

**Audesirk
Audesirk
Byers**

Décima edición

Biología

La vida en la Tierra

CON FISIOLÓGÍA



Pearson

DÉCIMA EDICIÓN

BIOLOGÍA

LA VIDA EN LA TIERRA CON FISIOLÓGÍA

Teresa Audesirk

UNIVERSITY OF COLORADO DENVER

Gerald Audesirk

UNIVERSITY OF COLORADO DENVER

Bruce E. Byers

UNIVERSITY OF MASSACHUSETTS AMHERST

TRADUCCIÓN

Víctor Campos Olguín

TRADUCTOR PROFESIONAL

REVISIÓN TÉCNICA

Mayori Grimaldo Salazar

UNIVERSIDAD LATINA DE COSTA RICA

Clementina de los Ángeles Equihua Zamora

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Autores: Audesirk, Teresa; Audesirk, Gerald;
Byers, Bruce E.

Biología. La vida en la Tierra con Fisiología

10ª edición

Pearson Educación de México, S.A. de C.V., 2017

ISBN: 978-607-32-4151-9

Área: Bachillerato / Ciencias

Formato: 21 x 27 cm

Páginas: 1016

Biología. La vida en la Tierra con Fisiología

Authorized translation from the English language edition, entitled BIOLOGY. LIFE ON EARTH WITH PSYSIOLOGY, by AUDESIRK, TERESA; AUDESIRK, GERALD; BYERS, BRUCE E, published by Pearson Education, Inc., publishing as Prentice Hall, Copyright © 2017. All rights reserved.

ISBN 978-0-133-92300-1

Traducción autorizada de la edición en idioma inglés titulada BIOLOGY. LIFE ON EARTH WITH PSYSIOLOGY, por AUDESIRK, TERESA; AUDESIRK, GERALD; BYERS, BRUCE E, publicada por Pearson Education, Inc., publicada como Prentice Hall, Copyright © 2017. Todos los derechos reservados.

Esta edición en español es la única autorizada.

Décima edición en español

■ **Director general:** Sergio Fonseca ■ **Director de innovación y servicios educativos:** Alan David Palau ■ **Gerente de contenidos y servicios editoriales:** Jorge Luis Íñiguez ■ **Gerente de arte y diseño:** Asbel Ramírez ■ **Coordinadora de contenidos de bachillerato y custom:** Lilia Moreno ■ **Especialista de contenidos de aprendizaje:** Berenice Torruco ■ **Coordinadora de arte y diseño:** Mónica Galván ■ **Supervisora de desarrollo:** Olga Sánchez ■ **Correctora de estilo:** Teresa Parra ■ **Composición y diagramación:** Carácter tipográfico/Eric Aguirre • Aarón León • Ernesto Aguirre ■ **Lectores de pruebas:** Javier García, Khalia Rubio, Sofía Aguirre

Contacto: soporte@pearson.com

Décima edición, 2017

ISBN LIBRO IMPRESO: 978-607-32-4151-9

ISBN LIBRO E-BOOK: 978-607-32-4155-7

D.R. © 2017 por Pearson Educación de México, S.A. de C.V.

Avenida Antonio Dovalí Jaime #70

Torre B, Piso 6, Colonia Zedec Ed. Plaza Santa Fe

Delegación Álvaro Obregón, México, Ciudad de México, C. P. 01210

www.pearsonenespañol.com

Impreso en México. *Printed in Mexico.*

1 2 3 4 5 6 7 8 9 0 - 19 18 17 16



Reservados todos los derechos. Ni la totalidad ni parte de esta publicación pueden reproducirse, registrarse o transmitirse, por un sistema de recuperación de información, en ninguna forma ni por ningún medio, sea electrónico, mecánico, fotoquímico, magnético o electroóptico, fotocopia, grabación o cualquier otro, sin permiso previo por escrito del editor.

Pearson Hispanoamérica

Argentina ■ Belice ■ Bolivia ■ Chile ■ Colombia ■ Costa Rica ■ Cuba ■ República Dominicana ■ Ecuador ■ El Salvador ■ Guatemala ■ Honduras ■ México ■ Nicaragua ■ Panamá ■ Paraguay ■ Perú ■ Uruguay ■ Venezuela

ACERCA DE LOS AUTORES

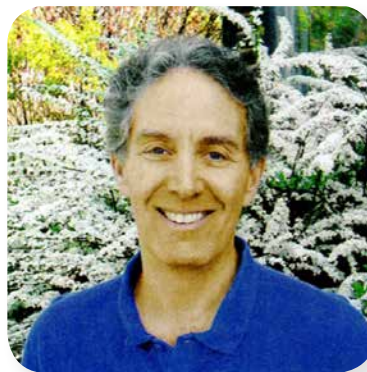


TERRY Y GERRY AUDESIRK crecieron en New Jersey, donde se conocieron como estudiantes universitarios, Gerry de la Rutgers University y Terry de la Bucknell University. Después de casarse en 1970, se mudaron a California, donde Terry obtuvo su doctorado en Ecología marina en la University of Southern California y Gerry obtuvo su doctorado en Neurobiología en el California Institute of Technology. Como estudiantes de posdoctorado en los laboratorios marinos de la University of Washington, trabajaron juntos acerca de las bases neuronales del comportamiento, usando moluscos marinos como un sistema modelo.

Ahora son profesores eméritos de Biología en la University of Colorado Denver, donde de 1982 a 2006 impartieron Introducción a la biología y Neurobiología. En su investigación, financiada sobre todo por los Institutos Nacionales de Salud (National Institutes of Health, NHI), investigaron los mecanismos mediante los cuales las neuronas son dañadas por bajos niveles de contaminantes ambientales y son protegidas mediante estrógeno.

Terry y Gerry son miembros de muchas organizaciones de conservación y comparten un profundo aprecio por la naturaleza y la vida al aire libre. Disfrutan de hacer excursiones por las Montañas Rocosas, caminar y montar a caballo cerca de su casa en las afueras de Steamboat Springs, y cantar en el coro comunitario. Mantenerse al día con el sorprendente e interminable flujo de nuevos descubrimientos en biología les proporciona una fuente continua de fascinación y estimulación. Están felices de que su hija Heather se haya convertido en profesora y esté inspirando a una nueva generación de estudiantes con su amor por la química.

BRUCE E. BYERS es un originario del medio oeste de Estados Unidos que se mudó a las colinas del oeste de Massachusetts, donde es profesor en el departamento de biología de la Universidad de Massachusetts Amherst. Ha sido miembro de la facultad de la UMass (donde también completó su doctorado) desde 1993. Bruce imparte cursos acerca de evolución, ornitología y comportamiento animal, y realiza investigación acerca de la función y la evolución de la vocalización de las aves.



ACERCA DE LA PORTADA Un joven búho boreal (*Aegolius funereus*) observa desde el interior de una cavidad. Los búhos boreales reciben su nombre del bosque boreal, el vasto bosque de coníferas septentrional donde viven. Los búhos habitan el bosque boreal de Escandinavia, Siberia, Canadá y Alaska, así como los bosques montañosos un poco más al sur. Los búhos boreales cazan de noche, usando su agudo oído para descubrir a los ratones, topillos y otros pequeños mamíferos que constituyen su dieta principal. Los búhos no construyen nidos. En vez de ello, la hembra pone sus huevos en una cavidad de un árbol, con frecuencia uno excavado y abandonado por un pájaro carpintero. Aproximadamente un mes más tarde, los huevos eclosionan. Más o menos durante otro mes, los búhos jóvenes permanecen en la cavidad y subsisten del alimento que les llevan sus progenitores. Sin embargo, con el tiempo, un búho joven se aventura hacia la boca de la cavidad y se prepara para emprender el vuelo. Vivirá siempre en un rincón del bosque boreal, que también es hogar de especies en peligro como el tigre Amur y la cigüeña siberiana. Por desgracia, el bioma del bosque boreal está amenazado por la extensa tala inmoderada y por el calentamiento global.

*Con amor para Jack,
Lori y Heather,
y en amoroso recuerdo
de Eve y Joe.*

— T. A. y G. A.

*En memoria de Bob
Byers, un biólogo
de corazón.*

—B. E. B.

CONTENIDO BREVE

1 Introducción a la vida sobre la Tierra 1

UNIDAD 1

La vida de la célula 17

- 2 Átomos, moléculas y vida 18
- 3 Moléculas biológicas 32
- 4 Estructura y funcionamiento celular 52
- 5 Estructura y funcionamiento de la membrana celular 75
- 6 Flujo de energía en la vida de una célula 93
- 7 Captura de energía solar: Fotosíntesis 108
- 8 Cosecha de energía: Glucólisis y respiración celular 123

UNIDAD 2

Herencia 139

- 9 Reproducción celular 140
- 10 Meiosis: Bases de la reproducción sexual 156
- 11 Patrones de herencia 174
- 12 ADN: La molécula de la herencia 198
- 13 Expresión y regulación génica 215
- 14 Biotecnología 236

UNIDAD 3

Evolución y diversidad de la vida 261

- 15 Principios de evolución 262
- 16 Cómo evolucionan las poblaciones 281
- 17 El origen de las especies 299
- 18 La historia de la vida 314
- 19 Sistemática: Búsqueda de orden entre la diversidad 340
- 20 La diversidad de procariontes y virus 352
- 21 La diversidad de protistas 368
- 22 La diversidad de plantas 383
- 23 La diversidad de hongos 402
- 24 Diversidad animal I: Invertebrados 420
- 25 Diversidad animal II: Vertebrados 448

UNIDAD 4

Comportamiento y ecología 465

- 26 Comportamiento animal 466
- 27 Crecimiento y regulación de poblaciones 490
- 28 Interacciones comunitarias 512
- 29 Flujo de energía y reciclamiento de nutrimentos en los ecosistemas 533
- 30 Diversos ecosistemas de la Tierra 554
- 31 Conservación de la biodiversidad de la Tierra 583

UNIDAD 5

Anatomía y fisiología animales 603

- 32 Homeostasis y la organización del cuerpo animal 604
- 33 Circulación 619
- 34 Respiración 640
- 35 Nutrición y digestión 656
- 36 El sistema urinario 677
- 37 Defensas contra las enfermedades 693
- 38 Control químico del cuerpo animal: El sistema endocrino 715
- 39 El sistema nervioso 733
- 40 Los sentidos 758
- 41 Acción y soporte: Los músculos y el esqueleto 774
- 42 Reproducción animal 792
- 43 Desarrollo animal 813

UNIDAD 6

Anatomía y fisiología de las plantas 833

- 44 Anatomía de las plantas y transporte de nutrimentos 834
- 45 Reproducción y desarrollo de las plantas 863
- 46 Respuestas de las plantas al ambiente 883

CONTENIDO DETALLADO

Prefacio xxi

1 Introducción a la vida sobre la Tierra 1

ESTUDIO DE CASO Las fronteras de la vida 1

1.1 ¿Qué es la vida? 2

Los organismos adquieren y usan materiales y energía 2
Los organismos mantienen de manera activa la complejidad organizada 2

Los organismos perciben y responden a los estímulos 3

Los organismos crecen 3

Los organismos se reproducen 3

Los organismos, de manera colectiva, tienen la capacidad de evolucionar 4

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Las fronteras de la vida 4

1.2 ¿Qué es evolución? 4

Tres procesos naturales subyacen a la evolución 5

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Las fronteras de la vida 6

1.3 ¿Cómo estudian la vida los científicos? 6

La vida se puede estudiar en diferentes niveles 7

Los biólogos clasifican los organismos con base en sus relaciones evolutivas 8

1.4 ¿Qué es ciencia? 9

La ciencia se basa en principios generales subyacentes 9

El método científico es una importante herramienta para la investigación científica 9

Los biólogos ponen a prueba hipótesis con el uso de experimentos controlados 10

Las teorías científicas se han puesto a prueba concienzudamente 10

La ciencia es una labor humana 11

¿CÓMO SABES ESO? Los experimentos controlados ofrecen datos confiables 12

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO Las fronteras de la vida 14

UNIDAD 1

La vida de la célula 17

2 Átomos, moléculas y vida 18

ESTUDIO DE CASO Átomos inestables desencadenados 18

2.1 ¿Qué son los átomos? 19

Los átomos son las unidades estructurales básicas de los elementos 19

Los átomos están compuestos por partículas todavía más pequeñas 19

Los elementos se definen por su número atómico 20

Los isótopos son átomos del mismo elemento con diferente número de neutrones 20

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Átomos inestables desencadenados 20

Los electrones son responsables de las interacciones entre los átomos 20

¿CÓMO SABES ESO? Revelaciones radiactivas 22

2.2 ¿Cómo interactúan los átomos para formar moléculas? 22

Los átomos forman moléculas al llenar las vacantes en sus capas de electrones externas 22

Los enlaces químicos mantienen a los átomos unidos en las moléculas 23

Entre los iones se forman enlaces iónicos 23

Los enlaces covalentes se forman cuando los átomos comparten electrones 24

GUARDIÁN DE LA SALUD Radicales libres: ¿Amigos o enemigos? 25



Los enlaces de hidrógeno son fuerzas atractivas entre ciertas moléculas polares 26

2.3 ¿Por qué el agua es tan importante para la vida? 26

Las moléculas de agua se atraen entre sí 26

El agua interactúa con muchas otras moléculas 27

El agua modera los efectos de los cambios de temperatura 28

El agua forma un sólido insólito: hielo 28

Las soluciones con base en agua pueden ser ácidas, alcalinas o neutras 28

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Átomos inestables desencadenados 28

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO Átomos inestables desencadenados 30

3 Moléculas biológicas 32

ESTUDIO DE CASO Proteínas desconcertantes 32

3.1 ¿Por qué el carbono es tan importante en las moléculas biológicas? 33

Las propiedades de enlace del carbono son claves para la complejidad de las moléculas orgánicas 33

Grupos funcionales se unen al esqueleto de carbono de las moléculas orgánicas 34

3.2 ¿Cómo se sintetizan las moléculas biológicas grandes? 34

Los polímeros biológicos se forman por la remoción de agua y se descomponen por la adición de agua 34

3.3 ¿Qué son los carbohidratos? 36

Diferentes monosacáridos tienen estructuras ligeramente distintas 36

Los disacáridos constan de dos monosacáridos ligados mediante síntesis de deshidratación 36

Los polisacáridos son cadenas de monosacáridos 37

GUARDIÁN DE LA SALUD Alimentos falsos 38

3.4 ¿Qué son las proteínas? 40

Las proteínas se forman a partir de cadenas de aminoácidos 40

Una proteína puede tener hasta cuatro niveles de estructura 41

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Proteínas insólitas 42

La función de la proteína está determinada por la estructura proteínica 43

3.5 ¿Qué son los nucleótidos y los ácidos nucleicos? 44

Algunos nucleótidos actúan como portadores de energía o mensajeros intracelulares 44
ADN y ARN, las moléculas de la herencia, son ácidos nucleicos 45
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Proteínas insólitas* 45

3.6 ¿Qué son los lípidos? 45

Aceites, grasas y ceras contienen sólo carbono, hidrógeno y oxígeno 46
Los fosfolípidos tienen “cabezas” solubles en agua y “colas” insolubles en agua 47
Los esteroides contienen cuatro anillos de carbono fusionados 47
GUARDIÁN DE LA SALUD *Coolesterol, grasas trans y tu corazón* 48
ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Proteínas insólitas* 49

4 Estructura y funcionamiento celular 52

ESTUDIO DE CASO *Nuevas partes para cuerpos humanos* 52

4.1 ¿Qué es la teoría celular? 53

4.2 ¿Cuáles son los atributos básicos de las células? 53

¿CÓMO SABES ESO? *La búsqueda de la célula* 54
Todas las células comparten características comunes 56
Existen dos tipos básicos de células: procariontes y eucariontes 56
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Nuevas partes para cuerpos humanos* 57

4.3 ¿Cuáles son las principales características de las células procariontes? 57

Las células procariontes tienen características superficiales especializadas 58
Las células procariontes tienen estructuras citoplasmáticas especializadas 58

4.4 ¿Cuáles son las principales características de las células eucariontes? 59

Estructuras extracelulares rodean las células animales y vegetales 60
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Nuevas partes para cuerpos humanos* 61
El citoesqueleto proporciona forma, soporte y movimiento 61
Cilios y flagelos pueden mover células a través de fluido o mover fluido alrededor de las células 62
El núcleo, que contiene ADN, es el centro de control de la célula eucarionte 63
GUARDIÁN DE LA TIERRA *¿Gustarías papas fritas con tu cultivo de células vacunas?* 65
El citoplasma eucarionte contiene membranas que dividen la célula 66
Las vacuolas atienden muchas funciones, incluidas regulación de agua, almacenamiento y soporte 68
Las mitocondrias extraen energía de las moléculas de alimento y los cloroplastos capturan energía solar 70
Las plantas usan algunos plástidos para almacenamiento 71
ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Nuevas partes para cuerpos humanos* 72

5 Estructura y funcionamiento de la membrana celular 75

ESTUDIO DE CASO *Venenos despiadados* 75

5.1 ¿Cómo se relaciona la estructura de la membrana celular con su función? 76

Las membranas son “mosaicos fluidos” donde las proteínas se mueven dentro de capas de lípidos 76
La bicapa fosfolípida fluida ayuda a aislar el contenido de la célula 77

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Venenos despiadados* 77

GUARDIÁN DE LA SALUD *Fluidez de membrana, fosfolípidos y dedos torpes* 78

Una diversidad de proteínas forma un mosaico dentro de la membrana 78

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Venenos despiadados* 80

5.2 ¿Cómo se mueven las sustancias a través de las membranas? 80

Las moléculas en los fluidos se difunden en respuesta a gradientes 80
El movimiento a través de las membranas ocurre mediante transporte pasivo y transporte que requiere energía 81
El transporte pasivo incluye difusión simple, difusión facilitada y ósmosis 81
¿CÓMO SABES ESO? *El descubrimiento de las acuaporinas* 83
El transporte que requiere energía incluye transporte activo, endocitosis y exocitosis 85
El intercambio de materiales a través de las membranas influye en el tamaño y la forma de la célula 88

5.3 ¿Cómo uniones especializadas permiten a las células conectarse y comunicarse? 89

Las uniones adhesivas unen células 89
Uniones estrechas hacen que las uniones de la célula sean a prueba de fugas 89
Uniones comunicantes y plasmodesmos permiten la comunicación directa entre células 90

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Venenos despiadados* 90

6 Flujo de energía en la vida de una célula 93

ESTUDIO DE CASO *Energía desencadenada* 93

6.1 ¿Qué es energía? 94

Las leyes de la termodinámica describen las propiedades básicas de la energía 94
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Energía desencadenada* 95
Las cosas vivientes usan energía solar para mantener la vida 95
GUARDIÁN DE LA TIERRA *Pisa el freno y recarga tu batería* 96

6.2 ¿Cómo se transforma la energía durante las reacciones químicas? 97

Las reacciones exergónicas liberan energía 97
Las reacciones endergónicas requieren una entrada neta de energía 97
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Energía desencadenada* 98

6.3 ¿Cómo se transporta la energía dentro de las células? 98

ATP y portadores de electrones transportan energía dentro de las células 98
Reacciones acopladas vinculan las reacciones exergónicas con las endergónicas 99

6.4 ¿Cómo las enzimas promueven las reacciones bioquímicas? 99

Los catalizadores reducen la energía requerida para iniciar una reacción 99
Las enzimas son catalizadores biológicos 100

6.5 ¿Cómo se regulan las enzimas? 101

Las células regulan las vías metabólicas al controlar la síntesis y la actividad de las enzimas 102

GUARDIÁN DE LA SALUD *La falta de una enzima conduce a intolerancia a la lactosa* 102



Venenos, drogas y condiciones ambientales influyen en la actividad enzimática 104

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Energía desencadenada* 106

7 Captura de energía solar: Fotosíntesis 108

ESTUDIO DE CASO *¿Los dinosaurios murieron por la falta de luz solar?* 108

7.1 ¿Qué es la fotosíntesis? 109

Hojas y cloroplastos son adaptaciones para la fotosíntesis 109
La fotosíntesis consta de las reacciones luminosas y el ciclo de Calvin 110

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *¿Los dinosaurios murieron por la falta de luz solar?* 111

7.2 Las reacciones luminosas: ¿Cómo es que la energía lumínica se convierte en energía química? 111

Los pigmentos en los cloroplastos capturan la luz 111
Las reacciones luminosas ocurren en asociación con las membranas tilacoides 112

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *¿Los dinosaurios murieron por la falta de luz solar?* 115

7.3 El ciclo de Calvin: ¿Cómo se almacena energía química en las moléculas de azúcar? 115

El ciclo de Calvin captura dióxido de carbono 115
CON MÁS DETALLE *Rutas alternas aumentan la fijación de carbono* 117

El carbono fijado durante el ciclo de Calvin se utiliza para sintetizar glucosa 118

GUARDIÁN DE LA TIERRA *Biocombustibles: ¿Sus beneficios son falsos?* 119

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *¿Los dinosaurios murieron por la falta de luz solar?* 120

8 Cosecha de energía: Glucólisis y respiración celular 123

ESTUDIO DE CASO *Ascensión de un rey* 123

8.1 ¿Cómo obtienen energía las células? 124

La fotosíntesis es la fuente más importante de energía celular 124
Todas las células pueden usar glucosa como fuente de energía 124

8.2 ¿Cómo comienza la glucólisis a descomponer la glucosa? 125

CON MÁS DETALLE *Glucólisis* 126

8.3 ¿Cómo la respiración celular extrae energía de la glucosa? 127

Respiración celular etapa 1: Se forma acetil CoA y viaja a través del ciclo de Krebs 127

Respiración celular etapa 2: Cadena transportadora de electrones o reoxidación de coenzimas 128

CON MÁS DETALLE *Producción de acetilcoenzima A y el ciclo de Krebs* 130

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Ascensión de un rey* 132

La respiración celular puede extraer energía de una variedad de alimentos 132

8.4 ¿Cómo la fermentación permite la continuación de la glucólisis cuando falta oxígeno? 132

GUARDIÁN DE LA SALUD *¿Cómo puedes engordar si comes azúcar?* 133

La fermentación produce o lactato o etanol y dióxido de carbono 134

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Ascensión de un rey* 134

La fermentación ha tenido un largo e importante papel en la dieta humana 134

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Ascensión de un rey* 135

UNIDAD 2

Herencia 139

9 Reproducción celular 140

ESTUDIO DE CASO *Cuerpo, sánate a ti mismo* 140

9.1 ¿Cuáles son las funciones de la división celular? 141

La división celular se requiere para el crecimiento, el desarrollo y la reparación de los organismos multicelulares 141
La división celular se requiere para las reproducciones sexual y asexual 142

9.2 ¿Qué ocurre durante el ciclo celular procarionte? 144

9.3 ¿Cómo está organizado el ADN en los cromosomas eucariontes? 145

El cromosoma eucarionte consta de una doble hélice lineal de ADN ligada a proteínas 145

9.4 ¿Qué ocurre durante el ciclo celular eucarionte? 146

El ciclo celular eucarionte consta de interfase y la división celular mitótica 146

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Cuerpo, sánate a ti mismo* 147

9.5 ¿Cómo la división celular mitótica produce células hijas genéticamente idénticas? 147

Durante la profase, los cromosomas se condensan, se forma el huso, se desensamblan la envoltura nuclear y los cromosomas son capturados por microtúbulos del huso 147

Durante la metafase, los cromosomas se alinean a lo largo del ecuador de la célula 149

Durante la anafase, cromátidas hermanas se separan y son empujadas hacia polos opuestos de la célula 149

Durante la telofase, se forma una envoltura nuclear alrededor de cada grupo de cromosomas 150

Durante la citocinesis, el citoplasma se divide entre dos células hijas 150

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Cuerpo, sánate a ti mismo* 150

9.6 ¿Cómo se controla el ciclo celular? 150

Actividades de proteínas específicas impulsan el ciclo celular 151
Los puntos de verificación regulan el avance del ciclo celular 151

GUARDIÁN DE LA SALUD *Cáncer: No respetar las señales de alto en los puntos de verificación del ciclo celular* 152

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Cuerpo, sánate a ti mismo* 153

10 Meiosis: Bases de la reproducción sexual 156

ESTUDIO DE CASO *La conexión arco iris* 156

10.1 ¿Cómo la reproducción sexual produce variabilidad genética? 157

La variabilidad genética se origina como mutaciones en el ADN 157

La reproducción sexual genera variabilidad genética entre los miembros de una especie 157

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *La conexión arco iris* 159



10.2 ¿Cómo la división celular meiótica produce células haploides genéticamente variables? 159

La meiosis I separa cromosomas homólogos en dos núcleos hijas haploides 160

La meiosis II separa cromátidas hijas en cuatro núcleos hijas 162

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN La conexión arco iris 163

¿CÓMO SABES ESO? La evolución de la reproducción sexual 164

10.3 ¿Cómo producen descendencia genéticamente variable la meiosis y la unión de gametos? 165

La mezcla de los homólogos crea combinaciones novedosas de cromosomas 165

El cruzamiento crea cromosomas con combinaciones novedosas de genes 166

La fusión de gametos agrega mayor variabilidad genética a la descendencia 167

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN La conexión arco iris 167

10.4 ¿Cuándo ocurren las divisiones celulares mitótica y meiótica durante los ciclos de vida de los eucariontes? 167

En los ciclos de vida diploides, la mayor parte del ciclo se pasa como células diploides 167

En los ciclos de vida haploides, la mayor parte del ciclo se pasa como células haploides 168

En los ciclos de vida de alternación de generaciones existen etapas multicelulares tanto diploides como haploides 168

10.5 ¿Cómo los errores en la meiosis producen trastornos genéticos humanos? 169

Algunos trastornos son causados por números anormales de cromosomas sexuales 170

Algunos trastornos son causados por números anormales de autosomas 170

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO La conexión arco iris 171

11 Patrones de herencia 174

ESTUDIO DE CASO Muerte súbita en la cancha 174

11.1 ¿Cuál es la base física de la herencia? 175

Los genes son secuencias de nucleótidos en ubicaciones específicas de los cromosomas 175

Las mutaciones son fuente de alelos 175

Los dos alelos de un organismo pueden ser iguales o diferentes 175

11.2 ¿Cómo se descubrieron los principios de la herencia? 176

Hacerlo bien: los secretos del éxito de Mendel 176

11.3 ¿Cómo se heredan rasgos individuales? 177

La herencia de alelos dominantes y recesivos en cromosomas homólogos explica los resultados de las cruas de Mendel 177

La "contabilidad genética" puede predecir los genotipos y fenotipos de la descendencia 179

La hipótesis de Mendel puede usarse para predecir el resultado de nuevos tipos de cruas de un solo rasgo 180

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Muerte súbita en la cancha 180

11.4 ¿Cómo se heredan los rasgos múltiples? 180

Mendel hipotetizó que los rasgos se heredan de manera independiente 181

11.5 ¿Las reglas mendelianas de la herencia se aplican a todos los rasgos? 182

En la dominancia incompleta, el fenotipo de los heterocigotos es intermedio entre los fenotipos de los homocigotos 182

Un solo gen puede tener alelos múltiples 183

Los genes individuales por lo general tienen efectos múltiples sobre el fenotipo 184

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Muerte súbita en la cancha 184

Muchos rasgos están influenciados por varios genes 185

El ambiente influye la expresión de los genes 185

11.6 ¿Cómo se heredan los genes ubicados en el mismo cromosoma? 186

Los genes en el mismo cromosoma tienden a heredarse juntos 186

El cruzamiento crea nuevas combinaciones de alelos ligados 186

11.7 ¿Cómo se heredan el sexo y los rasgos ligados al sexo? 187

En los mamíferos, el sexo de un descendiente está determinado por el cromosoma sexual en el espermatozoide 187

Los genes ligados al sexo se encuentran sólo en el cromosoma X o en el Y 188

11.8 ¿Cómo se heredan los trastornos genéticos humanos? 189

Algunos trastornos genéticos humanos son causados por alelos recesivos 190

Algunos trastornos genéticos humanos son causados por alelos incompletamente dominantes 191

Algunos trastornos genéticos humanos son causados por alelos dominantes 191

GUARDIÁN DE LA SALUD Alelos falsiformes y atletismo 192

Algunos trastornos genéticos humanos están ligados al sexo 192

GUARDIÁN DE LA SALUD Distrofia muscular 194

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO Muerte súbita en la cancha 195

12 ADN: La molécula de la herencia 198

ESTUDIO DE CASO Músculos, mutaciones y miostatina 198

12.1 ¿Cómo descubrieron los científicos que los genes están hechos de ADN? 199

La molécula transformadora es ADN 200

12.2 ¿Cuál es la estructura del ADN? 200

El ADN está compuesto por cuatro nucleótidos 200

El ADN es una doble hélice de dos cadenas de nucleótidos 201

¿CÓMO SABES ESO? El ADN es la molécula de la herencia 202

Enlaces de hidrógeno entre bases complementarias mantienen unidas dos cadenas de ADN en una doble hélice 204

12.3 ¿Cómo codifica el ADN información genética? 205

La información genética está codificada en la secuencia de nucleótidos 205

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Músculos, mutaciones y miostatina 205



- 12.4 ¿Cómo la replicación de ADN asegura la constancia genética durante la división celular?** 206
La replicación de ADN produce dos dobles hélices de ADN, cada una con una cadena original y una nueva cadena 206
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Músculos, mutaciones y miostatina* 207
- 12.5 ¿Qué son las mutaciones y cómo ocurren?** 207
Replicación precisa, revisión y reparación de ADN producen ADN casi libre de errores 207
Químicos tóxicos, radiación o errores ocasionales durante la replicación de ADN pueden causar mutaciones 207
CON MÁS DETALLE *Estructura y replicación del ADN* 208
Las mutaciones varían desde cambios en pares individuales de nucleótidos hasta movimientos de grandes trozos de cromosomas 211
ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Músculos, mutaciones y miostatina* 212

13 Expresión y regulación génica 215

- ESTUDIO DE CASO** *Fibrosis quística* 215
- 13.1 ¿Cómo la célula usa la información del ADN?** 216
El ADN da instrucciones para la síntesis de proteínas vía ARN intermediarios 216
Panorama: La información genética se transcribe en el ARN y luego se traduce en la proteína 217
El código genético usa tres bases para especificar un aminoácido 218
- 13.2 ¿Cómo se transcribe la información de un gen en el ARN?** 219
La transcripción comienza cuando el ARN polimerasa se liga al promotor de un gen 219
La elongación genera una cadena creciente de ARN 219
La transcripción se detiene cuando el ARN polimerasa alcanza la señal de terminación 220
En eucariontes se procesa un ARN precursor para formar ARNm 220
- 13.3 ¿Cómo la secuencia de bases del ARNm se traduce en proteína?** 222
Durante la traducción, ARNm, ARNt y ribosomas cooperan para sintetizar proteínas 222
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Fibrosis quística* 225
- 13.4 ¿Cómo las mutaciones afectan la estructura y el funcionamiento de las proteínas?** 225
Los efectos de las mutaciones dependen de cómo alteren los codones del ARNm 225
- 13.5 ¿Cómo se regula la expresión génica?** 226
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Fibrosis quística* 226
En procariontes, la expresión génica se regula sobre todo a nivel de la transcripción 226
En eucariontes, la expresión génica se regula en muchos niveles 228
GUARDIÁN DE LA SALUD *Síndrome de insensibilidad a los andrógenos* 230
GUARDIÁN DE LA SALUD *El extraño mundo de la epigenética* 231
ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Fibrosis quística* 233

14 Biotecnología 236

- ESTUDIO DE CASO** *¿Culpable o inocente?* 236
- 14.1 ¿Qué es la biotecnología?** 237
- 14.2 ¿Cuáles son los procesos naturales que recombinan ADN entre los organismos y entre las especies?** 237
La reproducción sexual recombina ADN 237
La transformación puede combinar ADN a partir de diferentes especies bacterianas 237
Los virus pueden transferir ADN entre especies 238

- 14.3 ¿Cómo se usa la biotecnología en la ciencia forense?** 239
La reacción en cadena de polimerasa amplifica el ADN 239
Las diferencias en repeticiones cortas en tándem se usan para identificar individuos mediante su ADN 240
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *¿Culpable o inocente?* 240
La electroforesis en gel separa segmentos de ADN 241
Las sondas de ADN se usan para marcar secuencias específicas de nucleótidos 241
Las personas no relacionadas casi nunca tienen perfiles de ADN idénticos 242
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *¿Culpable o inocente?* 243
La fenotipificación forense del ADN puede ayudar a buscar criminales y víctimas 243
GUARDIÁN DE LA TIERRA *¿Qué hay en realidad en el sushi?* 244
- 14.4 ¿Cómo se usa la biotecnología para producir organismos genéticamente modificados?** 245
El gen deseado se aísla o sintetiza 245
El gen se clona 245
El gen se inserta en un organismo huésped 246
- 14.5 ¿Cómo se usan los organismos transgénicos?** 246
Muchos cultivos están genéticamente modificados 246
Las plantas genéticamente modificadas pueden usarse para producir medicinas 247
Los animales genéticamente modificados pueden ser útiles para agricultura, medicina e industria 248
Los organismos genéticamente modificados pueden usarse para la bioingeniería del ambiente 248
- 14.6 ¿Cómo se usa la biotecnología para aprender acerca de los genomas de seres humanos y otros organismos?** 249
- 14.7 ¿Cómo se usa la biotecnología para diagnóstico y tratamiento médicos?** 250
La tecnología de ADN puede usarse para diagnosticar trastornos hereditarios 250
La tecnología de ADN puede usarse para diagnosticar enfermedades infecciosas 251
La tecnología de ADN puede ayudar a tratar enfermedades 251
¿CÓMO SABES ESO? *Tamizado genético prenatal* 252
- 14.8 ¿Cuáles son los principales problemas éticos de la biotecnología moderna?** 254
¿Deberían permitirse los organismos modificados genéticamente? 254
GUARDIÁN DE LA SALUD *Arroz dorado* 255
¿Debería cambiarse el genoma de los seres humanos mediante biotecnología? 256
ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *¿Culpable o inocente?* 258

UNIDAD 3

Evolución y diversidad de la vida 261

15 Principios de evolución 262

- ESTUDIO DE CASO** *¿Qué tan buenas son las muelas del juicio y las alas de los avestruces?* 262
- 15.1 ¿Cómo se desarrolló el pensamiento evolutivo?** 263
El pensamiento biológico temprano no incluyó el concepto de evolución 263
La exploración de nuevos territorios reveló una sorprendente diversidad de vida 263

Algunos científicos especularon que la vida había evolucionado 264
 Los descubrimientos fósiles mostraron que la vida ha cambiado a lo largo del tiempo 264
 Algunos científicos desarrollaron explicaciones no evolutivas para los fósiles 266
 La geología proporcionó evidencia de que la Tierra es extraordinariamente vieja 266
 Algunos biólogos anteriores a Darwin propusieron mecanismos para la evolución 266
 Darwin y Wallace propusieron un mecanismo de evolución 266

15.2 ¿Cómo opera la selección natural? 267

La teoría de Darwin y Wallace se apoya en cuatro postulados 267
¿CÓMO SABES ESO? Charles Darwin y los cenizales 268
 La selección natural modifica las poblaciones a lo largo del tiempo 270

15.3 ¿Cómo sabes que la evolución ha ocurrido? 270

Los fósiles proporcionan evidencia del cambio evolutivo a lo largo del tiempo 270
 La anatomía comparada ofrece evidencia de la descendencia con modificación 270
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN ¿Qué tan buenas son las muelas del juicio y las alas de los avestruces? 272
 Similitudes embriológicas sugieren ancestros comunes 273
 Modernos análisis bioquímicos y genéticos revelan relaciones entre diversos organismos 274
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN ¿Qué tan buenas son las muelas del juicio y las alas de los avestruces? 275

15.4 ¿Cuál es la evidencia de que las poblaciones evolucionaron mediante selección natural? 275

El cruzamiento controlado modifica organismos 275
 La evolución por selección natural ocurre en la actualidad 275
GUARDIÁN DE LA TIERRA Los seres humanos promueven la evolución a gran velocidad 277
ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO ¿Qué tan buenas son las muelas del juicio y las alas de los avestruces? 278

16 Cómo evolucionan las poblaciones 281

ESTUDIO DE CASO Evolución de una amenaza 281

16.1 ¿Cómo se relacionan poblaciones, genes y evolución? 282

Los genes y el ambiente interactúan para determinar rasgos 282
 La poza génica abarca todos los alelos en una población 283
 La evolución es el cambio en la frecuencia alélica en una población 283
 La población de equilibrio es una población hipotética en la que la evolución no ocurre 284

16.2 ¿Qué causa la evolución? 284

Las mutaciones son la fuente original de variabilidad genética 284
 El flujo génico entre poblaciones cambia las frecuencias alélicas 285
 Las frecuencias alélicas pueden cambiar por azar en poblaciones pequeñas 286
CON MÁS DETALLE El principio Hardy-Weinberg 289
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Evolución de una amenaza 290
 El apareamiento dentro de una población casi nunca es aleatorio 290
 No todos los genotipos son igualmente benéficos 290
GUARDIÁN DE LA TIERRA Los peligros de reducir la poza génica 291

16.3 ¿Cómo funciona la selección natural? 291

La selección natural surge de la reproducción desigual 291
GUARDIÁN DE LA SALUD Cáncer y medicina darwiniana 292
 La selección natural actúa sobre los fenotipos 292
 Algunos fenotipos se reproducen con más éxito que otros 293

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Evolución de una amenaza 293
 La selección sexual favorece rasgos que ayudan a un organismo a aparearse 294
 La selección puede influir las poblaciones en tres formas 295
ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO Evolución de una amenaza 296

17 El origen de las especies 299

ESTUDIO DE CASO Descubrimiento de la diversidad 299

17.1 ¿Qué es una especie? 300

Cada especie evoluciona de manera independiente 300
 La apariencia puede ser engañosa 300
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Descubrimiento de la diversidad 302

17.2 ¿Cómo se mantiene el aislamiento reproductivo entre especies? 302

Los mecanismos de aislamiento previos al apareamiento evitan el apareamiento entre especies 302
 Los mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento limitan la descendencia híbrida 304

17.3 ¿Cómo se forman nuevas especies? 305

La separación geográfica de una población puede conducir a especiación alopátrica 305
¿CÓMO SABES ESO? En busca de los secretos del mar 306
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Descubrimiento de la diversidad 307
 El aislamiento genético sin separación geográfica puede conducir a especiación simpátrica 307
 Bajo ciertas condiciones, pueden surgir muchas nuevas especies 308
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Descubrimiento de la diversidad 310

17.4 ¿Qué causa la extinción? 310

La distribución localizada hace vulnerables a las especies 310
 La especialización aumenta el riesgo de extinción 310
 Las interacciones con otras especies pueden conducir a la extinción de las especies 310
GUARDIÁN DE LA TIERRA ¿Por qué conservar la biodiversidad? 311
 El cambio y la destrucción de hábitats son las principales causas de extinción 312
ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO Descubrimiento de la diversidad 312



18 La historia de la vida 314

ESTUDIO DE CASO *El ADN antiguo tiene historias que contar* 314

18.1 ¿Cómo comenzó la vida? 315

Las primeras cosas vivientes surgieron de las no vivientes 315
El ARN tal vez fue la primera molécula autorreplicante 317
Vesículas parecidas a membrana quizás encerraron ribozimas 317
Pero, ¿en realidad ocurrió todo esto? 318

18.2 ¿Cómo eran los primeros organismos? 318

Los primeros organismos eran procariontes anaerobios 319
Algunos organismos evolucionaron la capacidad para capturar la energía del Sol 319
El metabolismo aerobio surgió en respuesta a los peligros planteados por el oxígeno 319
Algunos organismos adquirieron organelos encerrados en membrana 319

¿CÓMO SABES ESO? *Descubrimiento de la edad de un fósil* 321

18.3 ¿Cómo eran los primeros organismos multicelulares? 323

Algunas algas se volvieron multicelulares 323
La diversidad animal surgió en el Precámbrico 323

18.4 ¿Cómo la vida invadió la tierra? 324

Algunas plantas se adaptaron a la vida en tierra firme 325
Algunos animales se adaptaron a la vida en tierra firme 325

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *El ADN antiguo tiene historias que contar* 327

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *El ADN antiguo tiene historias que contar* 328

18.5 ¿Qué papel ha tenido la extinción en la historia de la vida? 328

La historia evolutiva ha estado marcada por extinciones masivas periódicas 328

18.6 ¿Cómo evolucionaron los seres humanos? 330

Los seres humanos heredaron algunas adaptaciones primates tempranas para vivir en los árboles 330
Los fósiles homíninos más antiguos son de África 330
El género *Homo* divergió de los australopithecinos hace 2.5 millones de años 331
Los seres humanos modernos surgieron hace menos de 200 mil años 334

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *El ADN antiguo tiene historias que contar* 335

El origen evolutivo de los cerebros grandes puede relacionarse con el consumo y la cocción de carne 335

El surgimiento de la cultura compleja es relativamente reciente 336

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *El ADN antiguo tiene historias que contar* 337

19 Sistemática: Búsqueda de orden entre la diversidad 340

ESTUDIO DE CASO *Origen de un asesino* 340

19.1 ¿Cómo se nombran y clasifican los organismos? 341

Cada especie tiene un nombre único con dos componentes 341
La clasificación moderna enfatiza los patrones de descendencia evolutiva 341
La sistemática identifica características que revelan relaciones evolutivas 341
La sistemática moderna se apoya en semejanzas moleculares para reconstruir filogenia 342

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Origen de un asesino* 343

Los sistemáticos nombran grupos de especies relacionadas 343

El uso de clasificaciones taxonómicas está en declive 343

CON MÁS DETALLE *Árboles filogenéticos* 344

19.2 ¿Cuáles son los dominios de la vida? 346

19.3 ¿Por qué cambian las clasificaciones? 346

Las designaciones de especies cambian cuando se descubre nueva información 346

La definición de especie biológica puede ser difícil o imposible de aplicar 348

19.4 ¿Cuántas especies existen? 348

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Origen de un asesino* 349

20 La diversidad de procariontes y virus 352

ESTUDIO DE CASO *Invitados a cenar no bienvenidos* 352

20.1 ¿Cuáles organismos son miembros de los dominios Archaea y Bacteria? 353

Bacteria y Archaea son fundamentalmente diferentes 353

La clasificación dentro de los dominios procariontes se basa en secuencias de ADN 354

La determinación de la historia evolutiva de los procariontes es difícil 354

20.2 ¿Cómo sobreviven y se reproducen los procariontes? 354

Algunos procariontes son móviles 355

Muchas bacterias forman películas protectoras sobre superficies 355

Endosporas protectoras permiten a algunas bacterias soportar condiciones adversas 356

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Invitados a cenar no bienvenidos* 356

Los procariontes están especializados para hábitats específicos 356

Los procariontes tienen diversos metabolismos 357

Los procariontes se reproducen mediante fisión 357

GUARDIÁN DE LA SALUD *¿El ecosistema de tu cuerpo es saludable?* 358

Los procariontes pueden intercambiar material genético sin reproducirse 359

20.3 ¿Cómo los procariontes afectan a los seres humanos y a otros organismos? 359

Los procariontes tienen un importante papel en la nutrición animal 359

Los procariontes capturan el nitrógeno que necesitan las plantas 360

Los procariontes son los recicladores de la naturaleza 360

Los procariontes pueden limpiar la contaminación 360

Algunas bacterias representan una amenaza para la salud humana 361

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Invitados a cenar no bienvenidos* 361

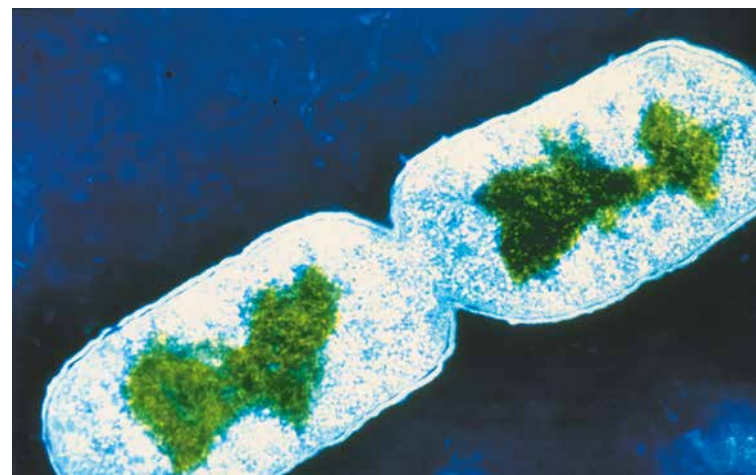
20.4 ¿Qué son los virus, viroides y priones? 361

Los virus son partículas no vivientes 362

Un virus consta de una molécula de ADN o ARN rodeada por un recubrimiento proteínico 362

Los virus requieren un huésped para reproducirse 363

CON MÁS DETALLE *Replicación de virus* 364



- ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN** *Invitados a cenar no bienvenidos* 365
 Algunas enfermedades vegetales son causadas por agentes
 infecciosos incluso más simples que los virus 365
 Algunas moléculas de proteína son infecciosas 365
ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Invitados a cenar no bienvenidos* 366

21 La diversidad de protistas 368

ESTUDIO DE CASO *Monstruo verde* 368

21.1 ¿Qué son los protistas? 369

- Los protistas usan diversos modos de reproducción 369
 Los protistas usan diversos modos de nutrición 369
 Los protistas afectan a los seres humanos y a otros organismos 370

21.2 ¿Cuáles son los principales grupos de protistas? 370

- Los excavados carecen de mitocondrias 370
 Los euglenozoos tienen mitocondrias distintivas 372
 Los estramenópilos tienen flagelos distintivos 373
 Los alveolados incluyen parásitos, depredadores y fitoplancton 374
GUARDIÁN DE LA SALUD *Infecciones protistas ignoradas* 375

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Monstruo verde* 376

- Los rizarios tienen pseudópodos delgados 377
 Los amebozoos tienen pseudópodos y carecen de conchas 378
 Las algas rojas contienen pigmentos fotosintéticos rojos 380
 Las clorofitas son algas verdes 380

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Monstruo verde* 381

22 La diversidad de plantas 383

ESTUDIO DE CASO *Reina de los parásitos* 383

22.1 ¿Cuáles son las principales características de las plantas? 384

- Las plantas son fotosintéticas 384
 Las plantas tienen embriones dependientes multicelulares 384
 Las plantas tienen generaciones haploides y diploides
 multicelulares alternadas 384

22.2 ¿Cómo evolucionaron las plantas? 385

- Los ancestros de las plantas vivieron en el agua 385
 Las primeras plantas invadieron la tierra 385
 Los cuerpos de las plantas evolucionaron para resistir
 la gravedad y la sequía 385
 Las plantas evolucionaron células sexuales que dispersan
 sin agua y protección para sus embriones 386
 Las plantas que evolucionaron más recientemente tienen
 gametofitos más pequeñas 386

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Reina de los parásitos* 386

22.3 ¿Cuáles son los principales grupos de plantas? 387

- Las plantas no vasculares carecen de estructuras conductoras 387
 Las plantas vasculares tienen células conductoras que también
 proporcionan soporte 389
 Las plantas vasculares sin semillas incluyen los licopodios,
 equisetos y helechos 390
 Las plantas con semilla reciben ayuda de dos adaptaciones
 importantes: polen y semillas 392
 Las gimnospermas son plantas con semillas sin flores 392
 Las angiospermas son plantas con semillas con flores 395

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Reina de los parásitos* 397

22.4 ¿Cómo las plantas afectan a otros organismos? 397

- Las plantas tienen un papel ecológico vital 397
GUARDIÁN DE LA SALUD *Salvavidas verde* 398
 Las plantas proporcionan a los seres humanos artículos de primera
 necesidad y lujos 399

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Reina de los parásitos* 399

23 La diversidad de hongos 402

ESTUDIO DE CASO *Hongos enormes* 402

23.1 ¿Cuáles son las principales características de los hongos? 403

- Los cuerpos de los hongos constan de filamentos delgados 403
 Los hongos obtienen sus nutrimentos de otros organismos 403
 Los hongos pueden reproducirse tanto asexual como
 sexualmente 404

23.2 ¿Cuáles son los principales grupos de hongos? 405

- Quítridos, hongos rumen y blastoclados producen esporas
 natatorias 406
 Los glomeromicetos se asocian con las raíces de las plantas 407
 Los basidiomicetos producen células reproductivas con forma
 de bastón 408

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Hongo enorme* 409

- Los ascomicetos forman esporas en una estructura con forma
 de saco 409
 Los mohos de pan están entre los hongos que pueden reproducirse
 mediante la formación de esporas diploides 411

23.3 ¿Cómo interactúan los hongos con otras especies? 412

- Los líquenes se forman a partir de hongos que viven con algas
 fotosintéticas o bacterias 412
 Las micorrizas son asociaciones entre las raíces de las plantas
 y hongos 413
 Las endofitas son hongos que viven dentro de los tallos y las hojas
 de las plantas 413

GUARDIÁN DE LA TIERRA *Asesino en las cuevas* 414

- Algunos hongos son descomponedores importantes 414

23.4 ¿Cómo afectan los hongos a los seres humanos? 415

- Los hongos atacan plantas que son importantes para las personas 415
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Hongos enormes* 415
 Los hongos causan enfermedades humanas 416
 Los hongos pueden producir toxinas 416
 Muchos antibióticos son derivados de hongos 417
 Los hongos hacen importantes aportaciones a la gastronomía 417
ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Hongos enormes* 418

24 Diversidad animal I: Invertebrados 420

ESTUDIO DE CASO *Asistentes de los médicos* 420

24.1 ¿Cuáles son las principales características de los animales? 421

24.2 ¿Qué características anatómicas marcan puntos de ramificación en el árbol evolutivo animal? 421

- La falta de tejidos separa a las esponjas de todos los otros
 animales 421
 Los animales con tejidos muestran simetría o radial o bilateral 421
 La mayoría de los animales bilaterales tienen cavidades corporales 423
 Los organismos bilaterales se desarrollan en una de dos formas 424
 Los protostomados incluyen dos líneas evolutivas distintas 424

24.3 ¿Cuáles son los principales fila de animales? 425

- Las esponjas son animales simples sésiles 425
 Los cnidarios son depredadores bien armados 426
 Los ctenóforos usan cilios para moverse 429
 Los platelmintos pueden ser parásitos o tener vida
 independiente 429
 Los anélidos son gusanos segmentados 430

GUARDIÁN DE LA TIERRA *Cuando los arrecifes se ponen muy
 calientes* 432

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Asistentes de los médicos* 434

- La mayoría de los moluscos tienen conchas 434

¿CÓMO SABES ESO? *Búsqueda de un monstruo marino* 436

- Los artrópodos son los animales más diversos y abundantes 437
 Los nematodos son abundantes y principalmente pequeños 442

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Asistentes de los médicos* 443
 Los equinodermos tienen un esqueleto de carbonato de calcio 443
 Algunos cordados son invertebrados 444
ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Asistentes de los médicos* 445

25 Diversidad animal II: Vertebrados 448

ESTUDIO DE CASO *Historia de un pez* 448

25.1 ¿Cuáles son las principales características de los cordados? 449

Todos los cordados comparten cuatro estructuras distintivas 449

25.2 ¿Cuáles animales son cordados? 450

Los tunicados son invertebrados marinos 450
 Los lanceolados viven sobre todo enterrados en arena 451
 Los craneados tienen cráneo 451

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Historia de un pez* 453

25.3 ¿Cuáles son los principales grupos de vertebrados? 453

Algunas lampreas parasitan peces 453
 Los peces cartilaginosos son depredadores marinos 453
 Los peces con aletas radiadas son los vertebrados más diversos 454
 Los celacantos y los peces pulmonados tienen aletas lobuladas 455

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Historia de un pez* 456

Los anfibios tienen una doble vida 456
 Los reptiles están adaptados para la vida sobre la tierra 457

GUARDIÁN DE LA TIERRA *Ranas en peligro* 458

Los mamíferos proporcionan leche a su descendencia 460

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Historia de un pez* 463

UNIDAD 4

Comportamiento y ecología 465

26 Comportamiento animal 466

ESTUDIO DE CASO *Sexo y simetría* 466

26.1 ¿Cómo surge el comportamiento? 467

Los genes influyen al comportamiento 467
 El ambiente influye al comportamiento 468

26.2 ¿Cómo los animales compiten por recursos? 472

El comportamiento agresivo ayuda a asegurar recursos 473
 Las jerarquías de dominio ayudan a gestionar las interacciones agresivas 473
 Los animales pueden defender territorios que contienen recursos 473

26.3 ¿Cómo se comportan los animales cuando se aparean? 474

Los machos pueden pelear por una pareja sexual 474
 Los machos pueden ofrecer regalos a sus parejas sexuales 474
 La competencia entre machos continúa después de la copulación 474
 Pueden coexistir múltiples comportamientos de apareamiento 475

26.4 ¿Cómo se comunican los animales? 476

La comunicación visual es más efectiva a corta distancia 476
 La comunicación mediante sonidos es efectiva a grandes distancias 476
 Los mensajes químicos persisten más tiempo pero son difíciles de variar 477

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Sexo y simetría* 478

La comunicación mediante contacto requiere proximidad 478
 Pueden explotarse canales de comunicación 478

26.5 ¿Qué comunican los animales? 478

Los animales se comunican para gestionar la agresión 479
 Las señales de apareamiento codifican sexo, especie y cualidad individual 480

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Sexo y simetría* 481

Los animales se advierten mutuamente acerca de los depredadores 481
 Los animales comparten información acerca de los alimentos 481
 La comunicación ayuda a la cohesión social 482

26.6 ¿Por qué juegan los animales? 482

Los animales juegan solos o con otros animales 483
 El juego ayuda al desarrollo comportamental 483

26.7 ¿Qué tipos de sociedades forman los animales? 483

La vida en grupo tiene ventajas y desventajas 484
 La sociabilidad varía entre especies 484
 La reciprocidad o el parentesco promueven la evolución de la cooperación 484

26.8 ¿La biología puede explicar el comportamiento humano? 485

El comportamiento de los recién nacidos tiene un gran componente innato 485
 Los seres humanos juveniles adquieren lenguaje con facilidad 485
 Los comportamientos compartidos por diversas culturas pueden ser innatos 486
 Los seres humanos pueden responder a las feromonas 486
 La investigación biológica del comportamiento humano es controversial 487

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Sexo y simetría* 487

27 Crecimiento y regulación de poblaciones 490

ESTUDIO DE CASO *El regreso de los elefantes marinos* 490

27.1 ¿Qué es una población y cómo cambia su tamaño? 491

Los cambios en el tamaño poblacional resultan del aumento natural y la migración neta 491

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *El regreso de los elefantes marinos* 491

El potencial biótico es la tasa máxima a la que puede crecer una población 492

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *El regreso de los elefantes marinos* 493

27.2 ¿Cómo se regula el crecimiento poblacional? 493

El crecimiento exponencial en las poblaciones naturales siempre es temporal 493

GUARDIÁN DE LA TIERRA *Los ciclos de auge y decadencia pueden ser malas noticias* 494

La resistencia ambiental limita el crecimiento poblacional a través de mecanismos dependientes de la densidad e independientes de la densidad 495

CON MÁS DETALLE *Crecimiento poblacional logístico* 496

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *El regreso de los elefantes marinos* 500

27.3 ¿Cómo difieren las estrategias de historia de vida entre las especies? 500

La historia de vida de una especie predice las tasas de supervivencia a lo largo del tiempo 501

27.4 ¿Cómo se distribuyen los organismos en las poblaciones? 502

27.5 ¿Cómo cambia la población humana? 503

La población humana ha crecido exponencialmente 503
 Las personas han aumentado la capacidad de la Tierra para sostener su población 504
 El crecimiento poblacional mundial está distribuido de manera desigual 504
 La estructura etaria de una población predice su crecimiento futuro 505
 La fecundidad en algunas naciones está por abajo del nivel de reemplazo 506

GUARDIÁN DE LA TIERRA *¿Hemos superado la capacidad de carga de la Tierra?* 508

La población estadounidense crece rápidamente 509

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *El regreso de los elefantes marinos* 509

28	Interacciones comunitarias	512
	ESTUDIO DE CASO <i>El cuento del zorro</i>	512
28.1	¿Por qué son importantes las interacciones comunitarias?	513
28.2	¿Cómo influye el nicho ecológico la competencia?	513
	La repartición de recursos reduce el traslape de nichos ecológicos entre las especies que coexisten	513
	La competencia interespecífica entre especies puede limitar el tamaño poblacional y la distribución de cada una	515
	La competencia dentro de una especie es un factor importante en el control del tamaño poblacional	515
	GUARDIÁN DE LA TIERRA <i>Especies invasoras perturban las interacciones comunitarias</i>	516
	ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN <i>El cuento del zorro</i>	517
28.3	¿Cómo las interacciones consumidor-presa dan forma a adaptaciones evolutivas?	517
	Depredadores y presas coevolucionaron adaptaciones que se contrarrestan	517
	ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN <i>El cuento del zorro</i>	522
	Los parásitos coevolucionaron con sus huéspedes	522
	GUARDIÁN DE LA SALUD <i>Parasitismo, coevolución y coexistencia</i>	523
28.4	¿Cómo los mutualismos benefician a diferentes especies?	524
28.5	¿Cómo las especies clave influyen la estructura comunitaria?	524
	ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN <i>El cuento del zorro</i>	525
28.6	¿Cómo las interacciones entre especies cambian la estructura comunitaria con el tiempo?	525
	Existen dos formas principales de sucesión: primaria y secundaria	526
	La sucesión también ocurre en estanques y lagos	528
	La sucesión culmina en una comunidad clímax	528
	Algunos ecosistemas se mantienen en etapas subclímax	529
	ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO <i>El cuento del zorro</i>	530
29	Flujo de energía y reciclamiento de nutrientes en los ecosistemas	533
	ESTUDIO DE CASO <i>Peces moribundos alimentan un ecosistema</i>	533
29.1	¿Cómo se mueven los nutrientes y la energía a través de los ecosistemas?	534
29.2	¿Cómo fluye la energía a través de los ecosistemas?	534
	La energía y los nutrientes entran a los ecosistemas a través de la fotosíntesis	534
	La energía pasa a través de los ecosistemas desde un nivel trófico hacia el siguiente	534
	La producción primaria neta es una medida de la energía almacenada en los productores	535
	Las cadenas y redes tróficas describen las relaciones de alimentación dentro de las comunidades	536
	La transferencia de energía entre niveles tróficos es ineficiente	536
	ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN <i>Peces moribundos alimentan un ecosistema</i>	539
29.3	¿Cómo se reciclan los nutrientes dentro y fuera de los ecosistemas?	539
	El ciclo hidrológico tiene su principal depósito en los océanos	539
	GUARDIÁN DE LA SALUD <i>Magnificación biológica de las sustancias tóxicas</i>	540
	El ciclo del carbono tiene sus principales depósitos en la atmósfera y los océanos	541
	El ciclo del nitrógeno tiene su principal depósito en la atmósfera	542

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN <i>Peces moribundos alimentan un ecosistema</i>	543
El ciclo del fósforo tiene su principal depósito en las rocas	543
29.4 ¿Qué ocurre cuando los seres humanos perturban los ciclos de nutrientes?	544
La sobrecarga de los ciclos del nitrógeno y el fósforo dañan los ecosistemas acuáticos	544
La sobrecarga de los ciclos del azufre y del nitrógeno causa deposición ácida	544
Interferir con el ciclo del carbono cambia el clima de la Tierra	545
¿CÓMO SABES ESO? <i>Monitorización de la salud de la Tierra</i>	548
GUARDIÁN DE LA TIERRA <i>Intervención climática: ¿Una solución al cambio climático?</i>	550
ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO <i>Peces moribundos alimentan un ecosistema</i>	551

30	Diversos ecosistemas de la Tierra	554
	ESTUDIO DE CASO <i>Alimento de los dioses</i>	554
30.1	¿Qué determina la distribución de la vida sobre la Tierra?	555
30.2	¿Qué factores influyen el clima de la Tierra?	555
	La curvatura de la Tierra y la inclinación sobre su eje determinan el ángulo al que la luz solar incide sobre la superficie	556
	Las corrientes de aire producen zonas climáticas de gran escala que difieren en temperatura y precipitación	556
	GUARDIÁN DE LA TIERRA <i>Taponando el agujero de ozono</i>	558
	Los climas terrestres son afectados por los vientos prevalecientes y la proximidad a los océanos	559
	Las montañas complican los patrones climáticos	561
	ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN <i>Alimento de los dioses</i>	562
30.3	¿Cuáles son los principales biomas terrestres?	562
	Bosques lluviosos tropicales	562
	Bosques caducifolios tropicales	563
	ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN <i>Alimento de los dioses</i>	563
	Bosques tropicales de arbustos y sabanas	563
	Desiertos	565
	Chaparral	566
	Pastizales	567
	Bosques caducifolios templados	568
	Bosques lluviosos templados	568
	Bosque septentrional de coníferas	569
	Tundra	570
30.4	¿Cuáles son los principales biomas acuáticos?	571
	Lagos de agua dulce	571
	Corrientes y ríos	573
	Humedales	574
	Biomas marinos	574
	ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO <i>Alimento de los dioses</i>	580

31	Conservación de la biodiversidad de la Tierra	583
	ESTUDIO DE CASO <i>Los lobos de Yellowstone</i>	583
31.1	¿Qué es la biología de conservación?	584
31.2	¿Por qué es importante la biodiversidad?	584
	Los servicios de los ecosistemas son usos prácticos para la biodiversidad	584
	La economía ecológica intenta medir el valor monetario de los servicios de los ecosistemas	586
	La biodiversidad apoya la función del ecosistema	586
	GUARDIÁN DE LA TIERRA <i>Ballenas: ¿Las piedras millares más grandes de todas?</i>	587
	ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN <i>Los lobos de Yellowstone</i>	587



31.3 ¿Está disminuyendo la biodiversidad de la Tierra? 587

La extinción es un proceso natural, pero las tasas han aumentado en forma dramática en años recientes 588

31.4 ¿Cuáles son las principales amenazas para la biodiversidad? 588

La huella ecológica de la humanidad supera los recursos de la Tierra 588
Muchas actividades humanas amenazan directamente la biodiversidad 589

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Los lobos de Yellowstone* 590

31.5 ¿Por qué es necesaria la protección del hábitat para preservar la biodiversidad? 593

Las reservas básicas preservan todos los niveles de biodiversidad 593
Los corredores de vida silvestre conectan hábitats 593

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Los lobos de Yellowstone* 593

31.6 ¿Por qué la sustentabilidad es esencial para un futuro saludable? 593

GUARDIÁN DE LA TIERRA *Salvando a las tortugas marinas* 594
El desarrollo sustentable promueve el bienestar ecológico y humano a largo plazo 594
El futuro de la Tierra está en tus manos 598

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Los lobos de Yellowstone* 600

UNIDAD 5

Anatomía y fisiología animales 603

32 Homeostasis y la organización del cuerpo animal 604

ESTUDIO DE CASO *Sobrecalentamiento* 604

32.1 Homeostasis: ¿Por qué y cómo regulan su ambiente interno los animales? 605

La homeostasis permite el funcionamiento de las enzimas 605
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Sobrecalentamiento* 605
Los animales difieren en cómo regulan la temperatura corporal 605
Los sistemas de realimentación regulan las condiciones internas 606
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Sobrecalentamiento* 608

32.2 ¿Cómo está organizado el cuerpo animal? 608

GUARDIÁN DE LA TIERRA *Realimentación positiva en el Ártico* 609
Los tejidos animales están compuestos por células similares que realizan una función específica 609
Los órganos incluyen dos o más tipos de tejidos en interacción 614

GUARDIÁN DE LA SALUD *¿Algunas grasas pueden quemar calorías?* 615

Los sistemas orgánicos constan de dos o más órganos en interacción 615

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Sobrecalentamiento* 617

33 Circulación 619

ESTUDIO DE CASO *Vivir de corazón a corazón* 619

33.1 ¿Cuáles son las principales características y funciones de los sistemas circulatorios? 620

En los animales se encuentran dos tipos de sistemas circulatorios 620
El sistema circulatorio vertebrado tiene diversas funciones 621

33.2 ¿Cómo funciona el corazón de los vertebrados? 621

El corazón de dos cámaras de los peces fue el primer corazón vertebrado en evolucionar 621
En los vertebrados terrestres evolucionaron corazones cada vez más complejos y eficientes 621
Los corazones de cuatro cámaras constan de dos bombas separadas 622
Las válvulas mantienen la dirección del flujo sanguíneo 622
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Vivir de corazón a corazón* 622
El músculo cardíaco está presente sólo en el corazón 623
Las contracciones coordinadas de aurículas y ventrículos producen el ciclo cardíaco 623
Impulsos eléctricos coordinan la secuencia de contracciones de la cámara cardíaca 625
El sistema nervioso y las hormonas influyen en la frecuencia cardíaca 626

33.3 ¿Qué es la sangre? 626

El plasma es principalmente agua en la están disueltos proteínas, sales, nutrimentos y desechos 627
Los componentes de la sangre con base celular se forman en la médula ósea 627
Los eritrocitos transportan oxígeno desde los pulmones hacia los tejidos 627
Los leucocitos defienden al cuerpo contra las enfermedades 628
Las plaquetas son fragmentos celulares que ayudan en la coagulación sanguínea 628

33.4 ¿Cuáles son los tipos y funciones de los vasos sanguíneos? 630

Arterias y arteriolas llevan sangre desde el corazón 630
Los capilares permiten el intercambio de nutrimentos y desechos 631
GUARDIÁN DE LA SALUD *Reparación de corazones rotos* 632
Venas y vénulas llevan sangre de vuelta al corazón 634

33.5 ¿Cómo funciona el sistema linfático con el sistema circulatorio? 635

Los vasos linfáticos son parecidos a los capilares y las venas del sistema circulatorio 635
El sistema linfático regresa fluido intersticial a la sangre 636
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Vivir de corazón a corazón* 636
El sistema linfático transporta ácidos grasos desde el intestino delgado hacia la sangre 636
Los órganos linfáticos filtran la sangre y alojan células del sistema inmunitario 636
ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Vivir de corazón a corazón* 637

34 Respiración 640

ESTUDIO DE CASO *Esforzarse para respirar, con alto riesgo* 640

34.1 ¿Por qué intercambiar gases y cuáles son los requisitos para el intercambio de gases? 641

El intercambio de gases sostiene la respiración celular 641

El intercambio de gases a través de células y tejidos se apoya en la difusión 641

34.2 ¿Cómo las adaptaciones respiratorias minimizan las distancias de difusión? 641

Los animales relativamente inactivos pueden carecer de órganos respiratorios especializados 641

Los sistemas respiratorio y circulatorio con frecuencia funcionan en conjunto para facilitar el intercambio de gases 642

Las branquias facilitan el intercambio de gases en los ambientes acuáticos 643

Los animales terrestres tienen estructuras respiratorias internas 644

CON MÁS DETALLE Branquias y gases: Intercambio a contracorriente 646

34.3 ¿Cómo se lleva aire a través del sistema respiratorio humano? 647

La porción conductora del sistema respiratorio lleva aire a los pulmones 647

El aire se inhala de manera activa y se exhala de manera pasiva 648

La tasa de respiración está controlada por el centro respiratorio del cerebro 648

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Esforzarse para respirar, con alto riesgo 649

GUARDIÁN DE LA SALUD Tabaquismo: Una decisión de vida y respiración 650

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Esforzarse para respirar, con alto riesgo 651

34.4 ¿Cómo ocurre el intercambio de gases en el sistema respiratorio humano? 651

El intercambio de gases ocurre en los alveolos 651

Oxígeno y dióxido de carbono se transportan en la sangre usando diferentes mecanismos 651

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO Esforzarse para respirar, con alto riesgo 653

35 Nutrición y digestión 656

ESTUDIO DE CASO Morir por ser delgado 656

35.1 ¿Qué nutrimentos necesitan los animales? 657

La energía proveniente de los alimentos impulsa las actividades metabólicas 657

Los nutrimentos esenciales proporcionan los materiales brutos para la salud 658

El cuerpo humano es aproximadamente sesenta por ciento agua 661

Muchas personas eligen una dieta no balanceada 661

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Morir por ser delgado 662

35.2 ¿Cómo ocurre la digestión? 662

En las esponjas, la digestión ocurre dentro de células individuales 662

El sistema digestivo más simple es una cámara con una abertura 662

La mayoría de los animales tienen sistemas digestivos tubulares con compartimientos especializados 662

Los sistemas digestivos vertebrados están especializados de acuerdo con sus dietas 664

35.3 ¿Cómo digieren los alimentos los seres humanos? 666

La digestión comienza en la boca 667

El esófago conduce el alimento hacia el estómago, donde continúa la digestión 668

¿CÓMO SABES ESO? Las bacterias causan úlceras 669

La mayor parte de la digestión y la absorción de nutrimentos ocurre en el intestino delgado 669

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Morir por ser delgado 670

En el intestino grueso se absorbe agua y se forman las heces 671

GUARDIÁN DE LA SALUD Superar la obesidad: Un desafío complejo 672

La digestión es controlada por el sistema nervioso y las hormonas 673

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO Morir por ser delgado 674

36 El sistema urinario 677

ESTUDIO DE CASO Cadena de favores 677

36.1 ¿Cuáles son las principales funciones del sistema urinario? 678

Los sistemas urinarios excretan desechos celulares 678

Los sistemas urinarios ayudan a mantener la homeostasis 679

36.2 ¿Cuáles son algunos ejemplos de sistemas urinarios en invertebrados? 679

Los protonefridios filtran fluido intersticial en los platelmintos 679

Los túbulos de Malpighi producen orina de la hemolinfa de los insectos 679

Los nefridios producen orina del fluido intersticial en anélidos y moluscos 680

36.3 ¿Cuáles son las estructuras del sistema urinario de los mamíferos? 680

Las estructuras del sistema urinario humano producen, almacenan y excretan orina 680

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Cadena de favores 681

Las nefronas en los riñones filtran la sangre y producen orina 681

36.4 ¿Cómo se forma la orina? 682

Los vasos sanguíneos apoyan el papel de las nefronas en el filtrado de la sangre 682

La filtración remueve moléculas pequeñas e iones de la sangre 682

La reabsorción regresa sustancias importantes hacia la sangre 683

La secreción transporta activamente sustancias en el túbulo renal para su excreción 683

36.5 ¿Cómo ayudan los sistemas urinarios de los vertebrados a mantener la homeostasis? 683

Los riñones regulan el agua y el contenido iónico de la sangre 683

GUARDIÁN DE LA SALUD Cuando los riñones colapsan 684

CON MÁS DETALLE Cómo forma orina la nefrona 686

Los riñones ayudan a mantener el pH sanguíneo 688

Los riñones ayudan a regular la presión arterial y los niveles de oxígeno 688

Los peces enfrentan retos homeostáticos en sus ambientes acuáticos 689

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Cadena de favores 689

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO Cadena de favores 690

37 Defensas contra las enfermedades 693

ESTUDIO DE CASO Bacterias comedoras de carne 693

37.1 ¿Cómo se defiende el cuerpo contra las enfermedades? 694

Los vertebrados tienen tres líneas principales de defensa 694

Los invertebrados poseen líneas inespecíficas de defensa 695

37.2 ¿Cómo funcionan las defensas inespecíficas? 695

La piel y las membranas mucosas forman barreras externas inespecíficas ante la invasión 695

La respuesta inmunitaria innata combate de manera no específica a los microbios invasores 696

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Bacterias comedoras de carne 698

37.3 ¿Cuáles son los principales componentes del sistema inmunitario adaptativo? 698

37.4 ¿Cómo reconoce el sistema inmunitario adaptativo a los invasores? 699

El sistema inmunitario adaptativo reconoce las moléculas complejas de los invasores 699

El sistema inmunitario adaptativo puede reconocer millones de antígenos diferentes 700

CON MÁS DETALLE ¿Cómo puede el sistema inmunitario reconocer tantos antígenos diferentes? 701

El sistema inmunitario adaptativo distingue lo propio de lo extraño 702

37.5 ¿Cómo ataca el sistema inmunitario adaptativo a los invasores? 702

La inmunidad humoral es producida por los anticuerpos disueltos en la sangre 702

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Bacterias comedoras de carne 704

La inmunidad mediada por células se produce mediante células T citotóxicas 704

Las células T auxiliares mejoran las respuestas humoral e inmunitaria mediada por célula 704

37.6 ¿Cómo recuerda el sistema inmunitario adaptativo sus victorias anteriores? 704

37.7 ¿Cómo la atención médica ayuda a la respuesta inmunitaria? 706

Los medicamentos antimicrobianos matan microbios o lentifican la reproducción microbiana 706

Las vacunas producen inmunidad contra las enfermedades 706

GUARDIÁN DE LA SALUD Virus mortales emergentes 707

¿CÓMO SABES ESO? Las vacunas pueden evitar enfermedades infecciosas 708

37.8 ¿Qué ocurre cuando el sistema inmunitario funciona mal? 709

Las alergias son respuestas inmunitarias mal dirigidas 709

Una enfermedad autoinmune es una respuesta inmunitaria contra las propias moléculas del cuerpo 709

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Bacterias comedoras de carne 709

Las enfermedades de inmunodeficiencia ocurren cuando el cuerpo no puede montar una respuesta inmunitaria efectiva 710

37.9 ¿Cómo combate el sistema inmunitario el cáncer? 711

El sistema inmunitario reconoce a la mayoría de las células cancerosas como ajenas 711

Las vacunas pueden evitar o tratar algunos tipos de cáncer 711

Los tratamientos médicos contra el cáncer dependen de la muerte selectiva de células cancerosas 711

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO Bacterias comedoras de carne 712

38 Control químico del cuerpo animal: El sistema endocrino 715

ESTUDIO DE CASO Resistencia a la insulina 715

38.1 ¿Cómo se comunican las células animales? 716

La comunicación paracrina actúa de manera local 717

La comunicación endocrina usa el sistema circulatorio para llevar hormonas hacia las células diana a lo largo del cuerpo 717

38.2 ¿Cómo producen sus efectos las hormonas endocrinas? 718

Las hormonas esteroides por lo general se ligan a receptores dentro de las células diana 718

Las hormonas peptídicas y las hormonas derivadas de aminoácidos por lo general se ligan a receptores sobre la superficie de las células diana 718

La liberación de hormonas se regula mediante mecanismos de realimentación 719

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Resistencia a la insulina 719

38.3 ¿Cuáles son las estructuras y funciones del sistema endocrino de los mamíferos? 720

Las hormonas del hipotálamo y la hipófisis regulan muchas funciones a lo largo del cuerpo 722

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Resistencia a la insulina 723

Las glándulas tiroideas y paratiroides influyen en el metabolismo y los niveles de calcio 724

El páncreas tiene funciones digestivas y endocrinas 725

Los órganos sexuales producen tanto gametos como hormonas sexuales 726

GUARDIÁN DE LA SALUD

Drogas para mejorar el rendimiento: ¿Oro de tontos? 727

Las glándulas suprarrenales secretan hormonas que regulan el metabolismo y las respuestas ante el estrés 728

La glándula pineal, el timo, los riñones, el sistema digestivo, las células grasas y el corazón también producen hormonas 728

GUARDIÁN DE LA TIERRA

Esgañando endocrino 729

ESTUDIO DE CASO OTRO

VISTAZO Resistencia a la insulina 730

39 El sistema nervioso 733

ESTUDIO DE CASO ¿Cómo te amo? 733

39.1 ¿Cuáles son las estructuras y funciones de las neuronas? 734

Las funciones de una neurona se localizan en partes separadas de la célula 734

39.2 ¿Cómo producen y transmiten información las neuronas? 735

La información dentro de una neurona se transporta mediante señales eléctricas 735

En las sinapsis, las neuronas usan químicos para comunicarse entre ellas 736

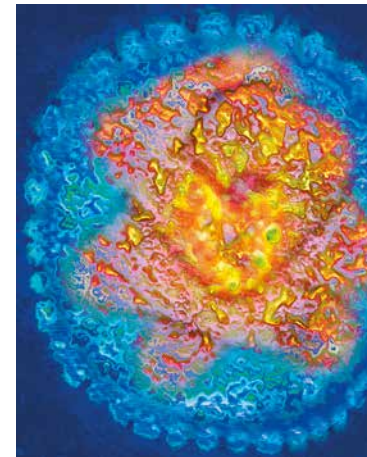
CON MÁS DETALLE Señalamiento eléctrico en las neuronas 738

CON MÁS DETALLE Transmisión sináptica 740

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN ¿Cómo te amo? 740

39.3 ¿Cómo procesa la información y controla el comportamiento el sistema nervioso? 740

La naturaleza de un estímulo está codificada por neuronas sensoriales y sus conexiones hacia partes específicas del encéfalo 741



La intensidad de un estímulo está codificada por la frecuencia de los potenciales de acción 741
 El sistema nervioso procesa información de muchas fuentes 742
 El sistema nervioso produce salidas hacia efectores 742
 Los comportamientos están controlados mediante redes de neuronas en el sistema nervioso 742

39.4 ¿Cómo está organizado el sistema nervioso? 742

39.5 ¿Cuáles son las estructuras y funciones del sistema nervioso humano? 743

El sistema nervioso periférico liga el sistema nervioso central con el resto del cuerpo 743
 El sistema nervioso central consta de la médula espinal y el encéfalo 745
 La médula espinal controla muchos reflejos y conduce información hacia y desde el encéfalo 745
 El encéfalo consta de muchas partes que realizan funciones específicas 747

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN ¿Cómo te amo? 749

GUARDIÁN DE LA SALUD Drogas, neurotransmisores y adicción 750

¿CÓMO SABES ESO? Neuroimagenología: Observación del cerebro en acción 752

Los lados izquierdo y derecho del cerebro están especializados para diferentes funciones 753
 Aprendizaje y memoria involucran cambios bioquímicos y estructurales en partes específicas del cerebro 754

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO ¿Cómo te amo? 755

40 Los sentidos 758

ESTUDIO DE CASO Oídos biónicos 758

40.1 ¿Cómo perciben su entorno los animales? 759

Los sentidos informan al cerebro acerca de la naturaleza y la intensidad de los estímulos ambientales 759

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Oídos biónicos 761

40.2 ¿Cómo se percibe la temperatura? 761

40.3 ¿Cómo se detectan los estímulos mecánicos? 761

40.4 ¿Cómo se detecta el sonido? 762

El oído convierte ondas sonoras en señales eléctricas 762

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Oídos biónicos 764

40.5 ¿Cómo se detectan la gravedad y el movimiento? 764

GUARDIÁN DE LA TIERRA ¿Lo repites? La contaminación sonora de los océanos interfiere con la comunicación de las ballenas 765

40.6 ¿Cómo se percibe la luz? 766

Los ojos compuestos de los artrópodos producen una imagen pixelada 766

El ojo de los mamíferos recolecta y enfoca la luz y la convierte en señales eléctricas 766

40.7 ¿Cómo se perciben los químicos? 769

Los receptores olfatorios detectan los químicos transportados en el aire 769

Los receptores del gusto detectan los químicos disueltos en los líquidos 770

40.8 ¿Cómo se percibe el dolor? 771

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO Oídos biónicos 771

41 Acción y soporte: Los músculos y el esqueleto 774

ESTUDIO DE CASO Piernas de oro 774

41.1 ¿Cómo se contraen los músculos? 775

Los músculos esqueléticos de los vertebrados tienen estructuras repetitivas enormemente organizadas 775

Las fibras musculares se contraen mediante interacciones entre filamentos delgados y gruesos 776

La contracción muscular usa energía de ATP 777

Las fibras musculares esqueléticas de contracción rápida y contracción lenta están especializadas para diferentes tipos de actividad 778

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Piernas de oro 779

El sistema nervioso controla la contracción de los músculos esqueléticos 779

41.2 ¿Cómo difieren los músculos cardíaco y liso de los músculos esqueléticos? 780

El músculo cardíaco impulsa al corazón 780

El músculo liso produce contracciones involuntarias lentas 781

41.3 ¿Cómo funcionan en conjunto músculos y esqueletos para proporcionar movimiento? 782

Las acciones de músculos antagonistas sobre los esqueletos mueven los cuerpos animales 782

El endoesqueleto vertebrado realiza múltiples funciones 783

El esqueleto vertebrado está formado por cartílago, ligamentos y huesos 784

GUARDIÁN DE LA SALUD Osteoporosis: Cuando los huesos se vuelven quebradizos 787

Músculos antagonistas mueven articulaciones en el esqueleto vertebrado 788

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Piernas de oro 788

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO Piernas de oro 789

42 Reproducción animal 792

ESTUDIO DE CASO Criar a un rinoceronte 792

42.1 ¿Cómo se reproducen los animales? 793

En la reproducción asexual, un organismo se reproduce sin apareamiento 793

En la reproducción sexual, un organismo se reproduce a través de la unión de espermatozoides y óvulos 794

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN Criar a un rinoceronte 796

42.2 ¿Cuáles son las estructuras y funciones de los sistemas reproductivos humanos? 796

La capacidad para reproducirse comienza en la pubertad 796



El sistema reproductivo masculino incluye los testículos y estructuras accesorias 796

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Criar a un rinoceronte* 799

El sistema reproductivo femenino incluye los ovarios y estructuras accesorias 800

CON MÁS DETALLE *Control hormonal del ciclo menstrual* 802

Durante la copulación se depositan espermatozoides en la vagina 803

Durante la fecundación, se unen los núcleos del espermatozoide y del óvulo 804

42.3 ¿Cómo pueden evitar el embarazo las personas? 805

La esterilización proporciona anticoncepción permanente 805

GUARDIÁN DE LA SALUD *Reproducción de alta tecnología* 806

Los métodos temporales de control de la natalidad son fácilmente reversibles 807

GUARDIÁN DE LA SALUD *Infecciones de transmisión sexual* 808

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Criar a un rinoceronte* 810

43 Desarrollo animal 813

ESTUDIO DE CASO *Volver a correr el programa de desarrollo* 813

43.1 ¿Cuáles son los principios del desarrollo animal? 814

43.2 ¿Cómo difieren los desarrollos directo e indirecto? 814

43.3 ¿Cómo avanza el desarrollo animal? 815

El clivaje del cigoto comienza el desarrollo 815

La gastrulación forma tres capas de tejido 816

Las grandes partes corporales se desarrollan durante la organogénesis 816

El desarrollo en reptiles y mamíferos depende de membranas extraembrionarias 817

43.4 ¿Cómo se controla el desarrollo? 818

Moléculas maternas en el óvulo pueden dirigir la diferenciación embrionaria temprana 818

La comunicación química entre células regula la mayor parte del desarrollo embrionario 818

Los genes homeobox regulan el desarrollo de segmentos completos del cuerpo 819

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Volver a correr el programa de desarrollo* 820

43.5 ¿Cómo se desarrollan los seres humanos? 820

Durante los primeros dos meses ocurren diferenciación celular, gastrulación y organogénesis 820

GUARDIÁN DE LA SALUD *La promesa de las células madre* 822

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Volver a correr el programa de desarrollo* 822

Crecimiento y desarrollo continúan durante los últimos siete meses 824

La placenta intercambia materiales entre madre y embrión 824

El embarazo culmina en el parto 825

La secreción de leche es estimulada por las hormonas del embarazo 826

43.6 ¿El envejecimiento es la etapa final del desarrollo humano? 827

GUARDIÁN DE LA SALUD *La placenta: ¿Barrera o puerta abierta?* 828

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Volver a correr el programa de desarrollo* 830

UNIDAD 6

Anatomía y fisiología de las plantas 833

44 Anatomía de las plantas y transporte de nutrientes 834

ESTUDIO DE CASO *Otoño en Vermont* 834

44.1 ¿Cómo está organizado el cuerpo de las plantas? 835

44.2 ¿Cómo crecen las plantas? 836

44.3 ¿Cuáles son los tejidos diferenciados y tipos de células de las plantas? 838

El sistema de tejido fundamental constituye la mayor parte del cuerpo de la planta joven 838

El sistema de tejido dérmico cubre el cuerpo de la planta 839

El sistema de tejido vascular transporta agua y nutrientes 840

44.4 ¿Cuáles son las estructuras y funciones de las hojas? 841

La epidermis regula el movimiento de gases hacia y desde una hoja 841

La fotosíntesis ocurre en las células mesófilas 841

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Otoño en Vermont* 842

Las venas transportan agua y nutrientes a toda la hoja 842

Muchas plantas producen hojas especializadas 842

44.5 ¿Cuáles son las estructuras y funciones de los tallos? 843

El crecimiento primario produce las estructuras de un tallo joven 843

El crecimiento secundario produce tallos más gruesos y más fuertes 843

Muchas plantas producen tallos o ramas especializados 846

44.6 ¿Cuáles son las estructuras y funciones de las raíces? 846

La piloriza blinda el meristemo apical 848

La epidermis de la raíz es permeable a agua y minerales 848

La corteza almacena alimento y controla la absorción de minerales hacia la raíz 849

El cilindro vascular contiene tejido conductor y forma raíces secundarias 849

Las raíces pueden experimentar crecimiento secundario 849



44.7 ¿Cómo adquieren nutrimentos las plantas? 849

Las raíces transportan minerales y agua desde el suelo hacia el xilema del cilindro vascular 850

Las relaciones simbióticas ayudan a las plantas a adquirir nutrimentos 852

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Otoño en Vermont* 853

44.8 ¿Cómo las plantas mueven agua y minerales desde las raíces hacia las hojas? 853

El mecanismo cohesión-tensión explica el movimiento del agua en el xilema 853

GUARDIÁN DE LA TIERRA *Los bosques riegan sus propios árboles* 855

Los minerales suben por el xilema disueltos en agua 856

Las estomas controlan la tasa de transpiración 856

44.9 ¿Cómo transportan azúcares las plantas? 857

El mecanismo de flujo por presión explica el movimiento de azúcar en el floema 858

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Otoño en Vermont* 859

45 Reproducción y desarrollo de las plantas 863

ESTUDIO DE CASO *Algunos lo prefieren caliente... ¡y apestoso!* 863

45.1 ¿Cómo se reproducen las plantas? 864

El ciclo de vida sexual de la planta alterna entre etapas diploide y haploide 864

45.2 ¿Cuáles son las funciones y estructuras de las flores? 866

Las flores son las estructuras reproductivas de las angiospermas 866

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Algunos lo prefieren caliente... ¡y apestoso!* 866

GUARDIÁN DE LA SALUD *¿Eres alérgico al polen?* 867

El polen es el gametofito macho 868

El gametofito hembra se forma dentro del óvulo 869

La polinización de la flor conduce a la fecundación 870

45.3 ¿Cómo se desarrollan frutos y semillas? 870

El fruto se desarrolla a partir del ovario 870

La semilla se desarrolla a partir del óvulo 871

45.4 ¿Cómo germinan y crecen las semillas? 872

La latencia de las semillas ayuda a asegurar la germinación en el momento adecuado 872

Durante la germinación, la raíz surge primero, seguida por el vástago 872

45.5 ¿Cómo interactúan las plantas y sus polinizadores? 873

Algunas flores proporcionan alimento para los polinizadores 874

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Algunos lo prefieren caliente... ¡y apestoso!* 874

GUARDIÁN DE LA TIERRA *Polinizadores, dispersores de semillas y remiendo del ecosistema* 875

Algunas flores son señuelos para el apareamiento 876

Algunas flores funcionan como guarderías para los polinizadores 876

45.6 ¿Cómo ayudan los frutos a dispersar semillas? 877

Los frutos pegajosos o comestibles son dispersados por los animales 877

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Algunos lo prefieren caliente... ¡y apestoso!* 878

Los frutos explosivos disparan semillas 878

Los frutos ligeros pueden ser transportados por el viento 878

Los frutos flotantes permiten la dispersión por agua 878

¿CÓMO SABES ESO? *¡Frutas y verduras más sabrosas vienen en camino!* 879

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Algunos lo prefieren caliente... ¡y apestoso!* 880

46 Respuestas de las plantas al ambiente 883

ESTUDIO DE CASO *Plantas depredadoras* 883

46.1 ¿Cuáles son algunas hormonas vegetales importantes? 884**46.2 ¿Cómo las hormonas regulan los ciclos vitales de las plantas?** 885

El ciclo vital de la planta comienza con una semilla 885

¿CÓMO SABES ESO? *Las hormonas regulan el crecimiento de las plantas* 886

La auxina controla la orientación de los brotes 887

GUARDIÁN DE LA TIERRA *Donde hay humo, hay germinación* 889

La planta en crecimiento emerge y se dirige hacia arriba 889

Auxina y citocinina controlan la ramificación del tallo y la raíz 890

Las plantas usan diferentes pistas para cronometrar su floración 891

Las hormonas coordinan el desarrollo y la maduración de frutos y semillas 892

Senescencia y latencia preparan a la planta para el invierno 893

46.3 ¿Cómo se comunican, defienden y capturan presas las plantas? 894

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN *Plantas depredadoras* 894

Las plantas pueden llamar a insectos “guardaespaldas” cuando son atacadas 894

Las plantas atacadas pueden defenderse por sí mismas 895

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO *Plantas depredadoras* 897

APÉNDICE I Vocabulario biológico: raíces, prefijos y sufijos comunes 899

APÉNDICE II Tabla periódica de los elementos 902

APÉNDICE III Conversiones del sistema métrico 903

APÉNDICE IV Clasificación de principales grupos de organismos eucariontes 904

Glosario 905

Respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios 934

Créditos 952

Índice 956



PREFACIO

EN DEFENSA DE LA CULTURA CIENTÍFICA

Cambio climático, biocombustibles frente a alimentos y bosques, bioingeniería, células madre en medicina, potenciales pandemias de influenza, apuros de los osos polares y los panda, crecimiento de la población humana y sustentabilidad; éstas son sólo algunas de las muy reales, urgentes e interrelacionadas preocupaciones que azotan a las sociedades humanas cada vez más conectadas. La Internet coloca un cúmulo de información —y un torrente de mala información— en la punta de los dedos. Nunca los estudiantes con cultura científica han sido más importantes para el futuro de la humanidad. Como educadores, nos sentimos humildes ante este enorme reto. Como autores, tenemos esperanza de que la décima edición de *Biología: La vida en la Tierra con Fisiología* ayudará a conducir a los estudiantes de introducción a la biología por caminos de comprensión.

La cultura científica requiere un cimiento de conocimiento empírico que ofrezca un sólido y preciso marco cognitivo en el cual pueda integrarse nueva información. Pero, más importante, dota a las personas con las herramientas mentales para separar el cúmulo de datos de las pilas de mala información. Los ciudadanos con cultura científica están mejor capacitados para evaluar los hechos y tomar decisiones informadas tanto en su vida personal como en la arena política.

Esta décima edición de *Biología: La vida en la Tierra con Fisiología* continúa con la tradición de:

- Ayudar a los instructores a presentar la información biológica en una forma que mejorará el conocimiento científico entre sus estudiantes.
- Ayudar a inspirar a los estudiantes con la sensación de maravilla acerca del mundo natural, lo que aumenta una actitud de investigación y aprecio entusiasta por el conocimiento obtenido a través de la ciencia.
- Ayudar a los estudiantes a reconocer la importancia de lo que aprende para sus futuros papeles en un mundo rápidamente cambiante.

¿QUÉ HAY DE NUEVO EN ESTA EDICIÓN?

Cada nueva edición brinda a los autores una oportunidad fresca para ponderar: “¿qué podemos mejorar?” Con extensa ayuda de revisores, editores de desarrollo y coautores, respondimos esta pregunta con los siguientes cambios organizados en torno a tres metas principales:

Destacar un enfoque para aprender impulsado por la investigación

- **Preguntas inquisitivas al final de los ampliamente revisados segmentos “Estudio de Caso Continuación”** que ayudan a los estudiantes a anticipar lo que aprenderán.

- **Tres tipos únicos de preguntas en los ensayos y pies de imagen** que alientan a los estudiantes a pensar de manera crítica acerca del contenido: las preguntas “Pensamiento crítico” se enfocan en resolver problemas, pensar acerca de los datos científicos o evaluar una hipótesis; las preguntas “Evalúa lo siguiente” piden a los estudiantes interpretar o extraer conclusiones a partir de un escenario hipotético, y las preguntas “Considera esto” invitan a los estudiantes a formar una opinión o plantear un argumento a favor o en contra de un tema, con base en información científica válida. Las respuestas a las preguntas “Pensamiento crítico” y “Evalúa lo siguiente” se incluyen en la parte final del libro.
- **Nuevas preguntas de opción múltiple al final de cada capítulo** que se dirigen a la memoria y la comprensión de los estudiantes, y los ayudan a prepararse para los exámenes.

Crear conexiones para los estudiantes

- **Los ensayos “Guardián de la salud” con frecuencia incluyen una pregunta “Evalúa lo siguiente”**, que alienta a los estudiantes a conectar temas de salud con ejemplos prácticos del mundo real.
- **Los temas de “enlace con la vida”** en capítulos pertinentes enlazan, dentro de la ciencia de la biología, con su diversidad única, campos que de otro modo parecen no estar relacionados. Estos enlaces, identificados en la lista de cambios que aparece más adelante, son el tema unificador de *Evolución*, la ciencia en expansión de la *Biotechnología*, el creciente reconocimiento de los impactos del *Cambio climático* y la emergente comprensión de lo importante de los *Microbios* a lo largo del mundo viviente.
- **Docenas de figuras completamente nuevas y revisadas** ilustran conceptos de manera más clara y atractiva que antes. Por ejemplo, los ciclos de realimentación negativa ahora se ilustran en una forma consistente que permite a los estudiantes reconocer de inmediato la cadena de eventos y relacionarlos con los eventos de realimentación negativa de otros capítulos.

Alentar el pensamiento crítico

- **Nuevos ensayos “¿Cómo sabes eso?”** muestran a los estudiantes el proceso de la ciencia en una forma sencilla, con énfasis sobre el proceso y el método que siguen los científicos. Los ensayos entran en los detalles de los experimentos, y resaltan tecnología y datos excitantes. Los ensayos “¿Cómo sabes eso?” incluyen preguntas “Pensamiento crítico” o “Considera esto”, y alientan a los estudiantes a analizar datos o involucrarlos con los temas presentados en el ensayo.
- **Los ensayos “Guardián de la Tierra” incluyen más datos.** Los estudiantes encontrarán más ejemplos de datos científicos reales en la forma de gráficas y tablas; los datos están acompañados de preguntas de “Pensamiento crítico” que retan a los estudiantes a interpretar los datos, al tiempo que aumentan la comprensión acerca de cómo se comunica la ciencia.

Además, **mitosis y meiosis ahora se cubren en capítulos separados** (Capítulos 9 y 10, respectivamente), de modo que los estudiantes logran una comprensión fundamental más fuerte de algunos de los temas más difíciles de la biología.

BIOLOGÍA: LA VIDA EN LA TIERRA CON FISIOLÓGÍA, DÉCIMA EDICIÓN

... está organizada clara y uniformemente

Auxiliares de navegación ayudan a los estudiantes a explorar cada capítulo. Una meta importante de esta organización es presentar la biología como una jerarquía de conceptos estrechamente relacionados en lugar de como un compendio de temas independientes.

- Las principales secciones se introducen como preguntas amplias que estimulan a los estudiantes a pensar en torno al material que sigue; los subtítulos son enunciados que resumen su contenido específico.
- Una sección de “Resumen de conceptos clave” finaliza cada capítulo, y proporciona una revisión concisa y eficiente de los principales temas del capítulo.

... involucra y motiva a los estudiantes

La cultura científica no puede imponerse a los estudiantes: ellos deben participar de manera activa en adquirir la información y habilidades necesarias. Para inspirarse a lograr esto, primero deben reconocer que la biología habla acerca de sus propias vidas. Por ejemplo, se ayuda a los estudiantes a adquirir una comprensión básica además de apreciar cómo funcionan sus propios cuerpos al incluir información acerca de dieta y peso, cáncer y dolor de la espalda baja.

Esperamos con fervor que los estudiantes que usen este libro llegarán a ver su mundo a través de ojos más entusiastas. Por ejemplo, percibirán los bosques, campos y estanques como ecosistemas vibrantes e interconectados rebotantes de diversas formas de vida en lugar de como mundanos componentes de sus entornos cotidianos. Si hicimos bien nuestro trabajo, los estudiantes también ganarán el interés, la comprensión y la información que necesitan para ver cómo la humanidad ha intervenido en el mundo natural. Si plantean la pregunta “¿ésta es una actividad sustentable?” y luego usan su nuevo conocimiento y sus habilidades de pensamiento crítico para buscar alguna respuesta, estaremos optimistas acerca del futuro.

Para apoyar estas metas, la décima edición actualizó características que hacen a la biología más atractiva y accesible.

- **Estudios de caso** Cada capítulo abre con un “Estudio de caso” que atrapa su atención, donde se destacan temas de gran relevancia en el mundo actual. Los Estudios de caso, que incluyen “Átomos inestables desencadenados” (Capítulo 2), “Nuevas partes para cuerpos humanos” (Capítulo 4) e “Invitados a cenar no bienvenidos” (Capítulo 20), se basan en eventos nuevos, historias de interés personal o temas biológicos en especial fascinantes. Los segmentos “Estudio de caso Continuación” enlazan los temas a lo largo del capítulo, mientras que los “Estudio de caso Otro vistazo” completan el capítulo, y exploran el tema aún más a la luz de la información presentada.

- **Ensayos en recuadros** Cuatro categorías de ensayos dan vida a este texto. Los ensayos “Guardián de la Tierra” examinan temas que exploran el ambiente; los ensayos “Guardián de la salud” cubren importantes e intrigantes temas médicos; los ensayos “¿Cómo sabes eso?” explican cómo se adquiere el conocimiento científico; y los ensayos “Con más detalle” hacen a este libro versátil para niveles de instrucción más profundos.
- **Preguntas “¿Te has preguntado?”** Esta popular característica sigue desmitificando preguntas comunes e intrigantes, y muestran la aplicación de la biología en el mundo real.
- **Preguntas al final del capítulo** Las preguntas que concluyen cada capítulo permiten a los estudiantes revisar el material en diferentes formatos (opción múltiple, llenar los espacios y ensayos) que los ayudan a estudiar y poner a prueba lo aprendido. En la parte final del libro se incluyen respuestas a las preguntas de opción múltiple y de llenar los espacios.
- **Términos clave y glosario completo** Conforme se introducen, los términos clave en negrillas se definen con claridad dentro del texto. Estos términos también se mencionan al final de cada capítulo, lo que ofrece a los usuarios una referencia rápida acerca del vocabulario importante del capítulo. El glosario, escrito con el mayor cuidado por los autores, proporciona definiciones excepcionalmente completas para todos los términos clave, así como para muchos otros importantes términos biológicos.

... es un paquete de aprendizaje abarcador

La décima edición de *Biología: La vida en la Tierra con Fisiología* es un paquete de aprendizaje completo, que ofrece auxiliares de enseñanza actualizados e innovadores para los instructores, y auxiliares de aprendizaje para los estudiantes.

RESUMEN POR CAPÍTULO DE CAMBIOS IMPORTANTES

Después de la revisión de los capítulos, en respuesta a las revisiones de instructores y expertos, el texto y el arte se revisaron con detalle por parte de cada uno de los otros dos autores y los editores de desarrollo. Los coautores proporcionaron valiosas ideas entre sí, e integraron los capítulos de manera más profunda, lo que mejoró la consistencia entre capítulos, a la vez que explicó los conceptos complejos con más claridad. Los editores de desarrollo pusieron sus entrenados ojos para ordenar y detallar nuestro trabajo, lo que nos ayudó a hacer el escrito incluso más amigable para los estudiantes. Después de este intenso escrutinio, cada revisión inicial experimentó una segunda revisión, en ocasiones extensiva. Dentro de los cambios específicos se incluyen los siguientes:

- **Capítulo 1: Introducción a la vida sobre la Tierra** incluye un Estudio de caso completamente actualizado para reflejar la reciente epidemia de Ébola. Un nuevo “¿Te has preguntado: por qué los científicos estudian organismos oscuros?” resalta los beneficios inesperados que han surgido a partir de investigar diferentes organismos. Se enfatiza el “enlace con la vida” *Evolución* y el *Cambio climático* se aprecia en el contexto de la evolución.

UNIDAD 1 La vida de la célula

- **Capítulo 2: Átomos, moléculas y vida** ofrece cobertura mejorada de las propiedades únicas del agua. El ensayo “¿Cómo sabes eso? Revelaciones radiactivas” incluye nuevas imágenes PET. El ensayo “Guardián de la salud: Radicales libres: ¿Amigos o enemigos?” incorpora nuevos hallazgos acerca de los complementos antioxidantes. Las Figuras 2-1, 2-2, 2-3, 2-4, 2-5 y 2-6 se revisaron para mayor claridad y consistencia.
- **Capítulo 3: Moléculas biológicas** ahora cubre los lípidos al final, porque son distintos en su diversidad estructural y en que no forman polímeros. La discusión de la estructura proteínica y las proteínas intrínsecamente desordenadas se revisó de manera extensa. El ensayo “Guardián de la salud” acerca de grasas trans y colesterol se actualizó y reescribió ampliamente, así como el ensayo “¿Te has preguntado...” acerca de la estructura del cabello. Las Figuras 3-1 y 3-3, y la Tabla 3-2, experimentaron grandes revisiones.
- **Capítulo 4: Estructura y funcionamiento celular** presenta un Estudio de caso nuevo que apoya nuestro hilo *Biología*. Hay nuevo arte para tamaños relativos así como cobertura mejorada y nuevo arte de la matriz extracelular y el citoesqueleto (Figuras 4-1, 4-6 y 4-7, respectivamente). Ahora las células procariontes se cubren antes que las eucariontes. Un nuevo ensayo “Guardián de la Tierra” discute el impacto ambiental de criar ganado y el cultivo de músculo vacuno en el laboratorio. El “¿Te has preguntado...?” se revisó e introduce nuestro hilo *Microbiología*.
- **Capítulo 5: Estructura y funcionamiento de la membrana celular** incluye figuras actualizadas de la membrana plasmática (Figura 5-1), fosfolípidos (Figura 5-2), receptores de membrana (Figura 5-3), ósmosis (Figura 5-6) y relación superficie/volumen (Figura 5-13). Micrografías añadidas ilustran las uniones celulares (Figura 5-14). El ensayo “¿Cómo sabes eso?” acerca de las acuaporinas se actualizó y ahora incluye una figura de datos. La fluidez de la membrana ahora se incorporó en un ensayo “Guardián de la salud”, y existe un nuevo ensayo “¿Te has preguntado...?” que describe cómo los antibióticos destruyen bacterias y apoya nuestro hilo *Evolución*.
- **Capítulo 6: Flujo de energía en la vida de una célula** incluye un Estudio de caso actualizado, así como arte revisado de las reacciones acopladas (Figura 6-7), inhibición de la realimentación (Figura 6-12) y frenado regenerativo (Figura E6-1). Hay nuevas imágenes para la entropía (Figura 6-3), energía de activación (Figura 6-5b) y preservación de alimentos (Figura 6-14). Nuestra explicación de la segunda ley de la termodinámica ahora usa la frase “sistema aislado”. La sección acerca de energía solar incorpora el hilo *Cambio climático*. El ensayo revisado “Guardián de la salud” acerca de la intolerancia a la lactosa apoya nuestro hilo *Evolución* y un revisado “¿Te has preguntado...?” acerca de las plantas que brillan apoya nuestro hilo *Biología*.

- **Capítulo 7: Captura de energía solar: Fotosíntesis** tiene un Estudio de caso revisado y actualizado, una nueva figura panorámica (Figura 7-1) y una micrografía de cloroplasto agregada a la figura que ilustra las estructuras fotosintéticas (Figura 7-3). Se han mejorado de manera significativa las figuras que describen la transferencia de energía en las reacciones luminosas (Figura 7-7) y las rutas C_4 y CAM (Figuras E7-1 y E7-2). La sección “El ciclo de Calvin captura dióxido de carbono” incorpora el hilo *Biología*. El ensayo “Guardián de la Tierra” acerca de biocombustibles se actualizó y apoya nuestro hilo *Cambio climático*.
- **Capítulo 8: Cosecha de energía: Glucólisis y respiración celular** presenta un Estudio de caso nuevo acerca del uso del ADN mitocondrial en la identificación del rey Ricardo III de Inglaterra. El ensayo “Guardián de la Salud: ¿Cómo puedes engordar si comes azúcar?” tiene nuevo arte que muestra la conversión de azúcar a grasa. A la Figura 8-4 se le agregó una micrografía de la mitocondria; se redibujó la cadena de transporte de electrones de la Figura 8-6; una nueva Figura 8-8 ilustra la extracción de energía de los alimentos, y una nueva Tabla 8-1 resume la descomposición de glucosa.

UNIDAD 2 Herencia

- **Capítulo 9: Reproducción celular** ahora cubre sólo división celular mitótica y el control del ciclo celular; la división celular meiótica y su importancia en la reproducción sexual se discuten en el Capítulo 10. El Capítulo 9 abre con un nuevo Estudio de caso que describe el potencial de la terapia con células madre para sanar lesiones. La Figura 9-2 ilustra las dos importantes propiedades de las células madre: autorrenovación y la capacidad de sus células hijas para diferenciarse en múltiples tipos de células. La clonación se introduce brevemente como una forma de reproducción asexual basada en la tecnología, y continúa el hilo *Evolución*.
- **Capítulo 10: Meiosis: Bases de la reproducción sexual** comienza con un nuevo Estudio de caso, que ilustra cómo la variabilidad genética producida por meiosis puede ser sorprendentemente visible en la vida cotidiana. A este capítulo se movieron descripciones de trastornos como el síndrome de Down y el síndrome de Turner. Un nuevo ensayo “¿Cómo sabes eso?” describe hipótesis y experimentos que exploran las fuerzas selectivas que pueden favorecer la evolución de la reproducción sexual, y continúa el hilo *Evolución*.
- **Capítulo 11: Patrones de herencia** ahora incluye fotografías en la Figura 11-21, que muestran cómo se ve el mundo para una persona con deficiencia de color, imágenes enormemente precisas, como verificó el autor que padece deficiencia de color. El ensayo “¿Te has preguntado...?” acerca de la herencia del tamaño corporal en perros incluye nueva información.
- **Capítulo 12: ADN: La molécula de la herencia** ahora presenta una descripción breve del importante experimento Hershey-Chase en “¿Cómo sabes eso? El ADN es la molécula de la herencia”.

- **Capítulo 13: Expresión y regulación génica** contiene un ensayo “Guardián de la salud” revisado y actualizado acerca del control epigenético de la expresión génica.
- **Capítulo 14: Biotecnología** comienza con un nuevo Estudio de caso. Todo el capítulo se actualizó con información reciente, incluidos métodos recién desarrollados para usar polimorfismos de un solo nucleótido para mejorar la información acerca de las características físicas tanto de los seres humanos vivos como antiguos; posibles aplicaciones de la biotecnología en la bioingeniería ambiental, y el uso de microarreglos de ADN para diagnosticar tanto los trastornos heredados como las enfermedades infecciosas. El ensayo “¿Cómo sabes eso?” acerca de tamizado genético prenatal pide a los estudiantes usar su conocimiento del ADN forense y las pruebas prenatales en un caso simulado de paternidad.

UNIDAD 3 Evolución y diversidad de la vida

- **Capítulo 15: Principios de evolución** incluye un ensayo “¿Cómo sabes eso?” nuevo que describe parte de la evidencia que condujo a Darwin a formular su teoría. La sección acerca de evidencia de la selección natural en la vida salvaje incluye un nuevo ejemplo. El “Guardián de la Tierra: Los seres humanos promueven la evolución a alta rapidez” apoya nuestro hilo *Cambio climático*.
- **Capítulo 16: Cómo evolucionan las poblaciones** incluye una explicación revisada de cómo el tamaño poblacional afecta la deriva genética, con una nueva figura acompañante (Figura 16-5). El ensayo “Con más detalle” incluye una nueva figura para auxiliar a la visualización del principio Hardy-Weinberg. La sección acerca de mutación se actualizó para reflejar la investigación más reciente acerca de las tasas de mutación. Un nuevo ensayo “Guardián de la salud” describe un enfoque darwiniano para pensar acerca del cáncer.
- **Capítulo 17: El origen de las especies** presenta un nuevo Estudio de caso acerca del descubrimiento de nuevas especies. Nuevos gráficos, basados en datos, se agregaron a “Guardián de la Tierra: ¿Por qué conservar la biodiversidad?” y a “¿Cómo sabes eso? En busca de los secretos del mar”.
- **Capítulo 18: La historia de la vida** incluye un nuevo Estudio de caso acerca de cómo la recién descubierta habilidad para recuperar y secuenciar ADN antiguo (fósil) ofrece la oportunidad de comprender la historia evolutiva. Se incluye información actualizada acerca de los fósiles encontrados desde la edición anterior. Todas las fechas se actualizaron para reflejar las más recientes revisiones de la Geological Society de la escala de tiempo geológico. La sección de evolución humana ahora contiene información acerca de *Homo floresiensis*. Hay una nueva fotografía de una protista con un alga endosimbiótica (Figura 18-6); nuevas fotografías de las primeras herramientas homíninas (Figura 18-1) y una nueva concepción artística de un paisaje carbonífero (Figura 18-8).
- **Capítulo 19: Sistemática: Búsqueda de orden entre la diversidad** incluye un nuevo ensayo “¿Te has preguntado...?” acerca del uso de la sistemática para estimar hace cuánto tiempo comenzaron a usar ropa los seres humanos. La explicación de las visiones actuales acerca de las clasificaciones taxonómicas se ha simplificado. El texto y las figuras de “Con más detalle: Árboles filogenéticos” se revisaron para mayor claridad.
- **Capítulo 20: La diversidad de procariontes y virus** presenta una sección revisada acerca de la sistemática procarionte que ahora incluye descripciones de algunos clados específicos. Una nueva Tabla 20-1 resume las diferencias entre Archaea y Bacteria. El capítulo incluye nuevas descripciones de bacterias fotosintéticas y subterráneas. El “Guardián de la salud: ¿El ecosistema de tu cuerpo es saludable?” apoya nuestro hilo *Microbioma*.
- **Capítulo 21: La diversidad de protistas** incluye un nuevo ensayo “Guardián de la salud” acerca de enfermedades causadas por protistas. Las secciones acerca de algas café y algas rojas ahora incluyen información acerca de alimentos derivados de estos organismos. La descripción de clorofitas se revisó para reflejar la mejor comprensión de la filogenia del grupo, y la sección también apoya nuestro hilo *Biotecnología*. El capítulo contiene nuevas fotografías de un parabasárido (Figura 21-3), un dinoflagelado (Figura 21-8) y clorofitas (Figura 21-19).
- **Capítulo 22: La diversidad de plantas** incluye un nuevo ensayo, “Guardián de la salud: Salvavidas verde”, acerca de un importante medicamento contra la malaria derivado de una planta, lo que destaca nuestro hilo *Biotecnología*. Una nueva figura (Figura 22-3) ilustra algunas adaptaciones clave para la vida en tierra.
- **Capítulo 23: La diversidad de hongos** contiene un nuevo ensayo, “Guardián de la Tierra: Asesino en las cuevas”, que describe una enfermedad producida por hongos que amenaza las poblaciones de murciélagos. El capítulo contiene nueva información acerca de las enfermedades de los seres humanos causadas por hongos que se transmiten por el aire, los peligros de los hongos tóxicos y los hongos conocidos sólo a partir de secuencias de ADN. Un nuevo segmento acerca de resistencia, modificada genéticamente, al chancro del castaño apoya nuestro hilo *Biotecnología*.
- **Capítulo 24: Diversidad animal I: Invertebrados** incluye un nuevo ensayo “Guardián de la Tierra” acerca del blanqueamiento de los arrecifes de coral. El “¿Cómo sabes eso? Búsqueda de un monstruo marino” se enfoca en la más reciente expedición para buscar calamares gigantes. Todos los conteos de especies se actualizaron para reflejar las cifras más recientes del Catálogo de la Vida.
- **Capítulo 25: Diversidad animal II: Vertebrados** contiene un nuevo “¿Te has preguntado...?” acerca de los ataques de tiburones. El capítulo contiene nueva información acerca de los mixinos y de la fisiología digestiva de las serpientes. El “Guardián de la Tierra: Ranas en peligro” se actualizó con nueva información y una nueva gráfica. Todos los conteos de especies se actualizaron para reflejar las cifras más recientes del Catálogo de la Vida.

UNIDAD 4 Comportamiento y ecología

- **Capítulo 26: Comportamiento animal** se revisó y actualizó de manera amplia, y se incluyó nuevo material y muchas nuevas figuras.
- **Capítulo 27: Crecimiento y regulación de poblaciones** abre con un nuevo Estudio de caso acerca del choque y posterior crecimiento de las poblaciones de elefantes marinos septentrionales. Se revisó la Figura 27-1, que ilustra el crecimiento exponencial. La Sección 27.3 ofrece una nueva discusión de las estrategias de historia de vida y su evolución, que también apoyan nuestro hilo *Evolución*. El capítulo se actualizó con estadísticas actuales y figuras relacionadas con el crecimiento de la población humana.
- **Capítulo 28: Interacciones comunitarias** comienza con un nuevo Estudio de caso acerca de los zorros en peligro de la isla Canal. La Sección 28.1 se amplió para describir los diferentes tipos de interacciones comunitarias. La Sección 28.3 se revisó de manera amplia para describir las interacciones consumidor-presa como una categoría general que incluye todas las situaciones en las que un organismo (el consumidor) se alimenta de otro (la presa) y abarca la depredación (incluidos herbívoros) y el parasitismo. Un nuevo ensayo “¿Te has preguntado...?” explica por qué las víboras de cascabel suenan su cascabel. Un nuevo ensayo “Guardián de la salud” explora cómo la coevolución entre parásitos y sus huéspedes puede producir varios resultados, lo que apoya nuestro hilo *Microbioma*.
- **Capítulo 29: Flujo de energía y reciclamiento de nutrientes en los ecosistemas** incluye información actualizada acerca del dióxido de carbono atmosférico y apoya nuestro hilo *Cambio climático*. Un nuevo ensayo “¿Cómo sabes eso?” explora las formas en las que los científicos monitorizan las condiciones de la Tierra. El ensayo “Guardián de la salud” acerca de magnificación biológica incluye una nueva figura.
- **Capítulo 30: Diversos ecosistemas de la Tierra** ofrece una explicación clara de por qué la temperatura global promedio disminuye con la latitud, e incluye una nueva ilustración en la Figura 30-2a. A la Sección 30.2 se le agregaron descripciones de monzones y de *El Niño*.
- **Capítulo 31: Conservación de la biodiversidad de la Tierra** abre con un nuevo Estudio de caso de los efectos de la eliminación, y luego reintroducción, de lobos en el parque nacional Yellowstone. La descripción de los servicios de los ecosistemas ahora se organiza en las cuatro categorías usadas por el *Millennium Ecosystem Assessment* y *The Economics of Ecosystems and Biodiversity (TEEB)*. Hay nuevas imágenes de la destrucción del bosque tropical lluvioso (Figura 31-4) y de los corredores de vida silvestre (Figura 31-8).

UNIDAD 5 Anatomía y fisiología animales

- **Capítulo 32: Homeostasis y la organización del cuerpo animal** incluye una gran revisión del Estudio de caso de hipotermia, y una pregunta Considera lo siguiente que apoya

nuestro hilo *Cambio climático*. Las figuras que ilustran la realimentación negativa (Figura 32-2) y la jerarquía de célula a órganos (Figura 32-3) experimentaron grandes revisiones, y los microófagos se agregaron a los tipos de célula epitelial (Figura 32-4). Un ensayo “Guardián de la Tierra” revisado enfatiza mejor los efectos de la realimentación positiva del *Cambio climático* en el Ártico.

- **Capítulo 33: Circulación** abre con un Estudio de caso reescrito por completo acerca de los trasplantes de corazón humano e introduce el hilo *Bioteología* en el Estudio de Caso Otro vistazo. La Figura 33-3 ahora muestra el corazón humano dentro de la cavidad torácica. Se volvió a dibujar la Figura 33-10, que muestra la regulación de eritrocitos.
- **Capítulo 34: Respiración** comienza con un Estudio de caso totalmente nuevo acerca del entrenamiento atlético a grandes alturas, que incluye secciones “Continuación” acerca de los trastornos respiratorios. Un nuevo “¿Te has preguntado...?” discute el nado y la respiración de tiburones, apoyado por la reescritura de “Con más detalle: Branquias y gases”, que cubre el intercambio a contracorriente. Nuestro hilo *Evolución* recibe apoyo de nuestra discusión de los corazones vertebrados de dos, tres y cuatro cámaras.
- **Capítulo 35: Nutrición y digestión** incluye una nueva figura para ilustrar el gasto de calorías en relación con la actividad y la ingesta de alimentos (Figura 35-1), recomendaciones actualizadas del USDA comparadas con dietas reales (Figura 35-6), una ilustración de los cambios propuestos en las etiquetas de información nutricional en alimentos (Figura 35-7), y una nueva figura de peristaltismo (Figura 35-16). Se agregaron micrografías a las estructuras del intestino delgado (Figura 35-19) y una nueva figura ilustra la realimentación negativa de la leptina sobre la grasa corporal (Figura 35-20). Una discusión de las comunidades bacterianas en los sistemas digestivos de vacas y seres humanos resalta nuestro hilo *Microbiomas*.
- **Capítulo 36: El sistema urinario** tiene una sección por completo reescrita acerca de la fisiología comparada de la excreción de desechos nitrogenados, incluida una nueva tabla (Tabla 36-1). Se introducen los términos corpúsculo renal, cápsula renal, asa de Henle, absorción y secreción. Nuevas ilustraciones de la estructura y función de la nefrona humana (Figuras 36-4 y 36-5) mejoran la claridad, y se volvió a dibujar el ciclo de realimentación negativa que involucra la liberación de ADH y retención de agua (Figura 36-6). El capítulo presenta un Estudio de caso y un ensayo “Guardián de la salud” actualizados, los cuales incorporan nuestro hilo *Bioteología*.
- **Capítulo 37: Defensas contra las enfermedades** incluye una descripción del virus Ébola en “Guardián de la salud: Virus mortales emergentes”. El ensayo “¿Cómo sabes eso? Las vacunas pueden evitar enfermedades infecciosas” discute los beneficios de la vacunación y pide a los estudiantes evaluar una gráfica.
- **Capítulo 38: Control químico del cuerpo animal: El sistema endocrino** comienza con un nuevo Estudio de caso acerca de la diabetes tipo 2. La Figura 38-9 se reelaboró por

completo para ilustrar con más claridad el interjuego entre glucagón e insulina en el control de la glucosa sanguínea. El ensayo “Guardián de la salud” se enfoca en los tipos de sustancias para mejorar el rendimiento (PED, por sus siglas en inglés) más utilizadas.

- **Capítulo 39: El sistema nervioso** incluye micrografías de neuronas y sinapsis (Figuras 39-1 y 39-4, respectivamente). Se revisó la Figura 39-10. Se discute la lateralización cerebral en vertebrados no humanos, una característica bastante constante a lo largo de la *Evolución* de los vertebrados. El ensayo “Guardián de la salud” acerca de adicciones ahora muestra tomografías PET. El ensayo “¿Cómo sabes eso?” acerca de neuroimagenología incluye excitantes experimentos nuevos que muestran que la actividad cerebral puede usarse para reconstruir y reconocer rostros específicos, e informa a los estudiantes que un estudiante de licenciatura tuvo la idea de la investigación.
- **Capítulo 40: Los sentidos** incluye una nueva Sección 40.2 acerca de termorrecepción. Se agregaron micrografías a las figuras que muestran las estructuras del oído (Figura 40-4), retina (Figura 40-7), epitelio olfatorio (Figura 40-11) y papilas gustativas (Figura 40-12). Un nuevo ensayo “Guardián de la Tierra” describe cómo la contaminación sonora en el océano puede deteriorar la comunicación entre ballenas e incorpora nuestro hilo *Evolución*. Una nueva pregunta de pensamiento crítico en el “Estudio de caso Otro vistazo” introduce nuestro hilo *Bioteología*.
- **Capítulo 41: Acción y soporte: Los músculos y el esqueleto** comienza con un Estudio de caso reescrito de manera sustancial. Las Secciones 41.1 y 41.2 se revisaron de forma significativa. Un nuevo “¿Te has preguntado...?” compara las carnes blanca y oscura. Una nueva figura (Figura 41-16) ofrece datos que comparan las proporciones de fibra en las personas promedio, maratonistas y velocistas; muchas otras figuras se revisaron sustancialmente.
- **Capítulo 42: Reproducción animal** incluye información actualizada acerca de las enfermedades sexualmente transmitidas, la anticoncepción y la fertilización *in vitro*, incluida una descripción de la tecnología para producir bebés de “tres padres”, lo que apoya el hilo *Bioingeniería*. Se agregaron micrografías de tubos seminíferos y cuerpo lúteo a las Figuras 42-10 y 42-16, respectivamente. La Figura 42-13, el control hormonal de la secreción de testosterona y la espermatogénesis, se revisaron ampliamente.
- **Capítulo 43: Desarrollo animal** ahora discute hipótesis que intentan explicar las ventajas selectivas de diferentes formas de envejecimiento. El “¿Te has preguntado... por qué el parto es tan difícil?” incluye un nuevo diagrama y nuevas hipótesis y datos, lo que apoya nuestro hilo *Evolución*.

UNIDAD 6 Anatomía y fisiología de las plantas

- **Capítulo 44: Anatomía de las plantas y transporte de nutrientes** incluye una amplia revisión de los sistemas tisulares básico y epidérmico e introduce los términos *tricomas* y *crecimiento indeterminado*. Se revisó la sección que describe la

estructura y el funcionamiento de las raíces. Nuevas fotografías ilustran el tejido básico (Figura 44-4) y los nódulos radiculares (Figura 44-22).

- **Capítulo 45: Reproducción y desarrollo de las plantas** tiene un Estudio de caso actualizado que describe las semillas de las flores apestosas y sus dispersores. Figuras revisadas ilustran mejor el desarrollo de las semillas (Figura 45-12) y la germinación (Figura 45-13). Un nuevo “¿Cómo sabes eso? ¡Frutas y verduras más sabrosas vienen en camino!” explica la nueva ciencia de la selección asistida por el fabricante y apoya nuestro hilo *Bioteología*.
- **Capítulo 46: Respuestas de las plantas al ambiente** incluyen una nueva fotografía que muestra los efectos de la giberelina (Figura 46-1), una sección revisada ampliamente acerca de la auxina y la germinación de semillas, y una gran revisión de la Figura 46-3 que ilustra el papel de la auxina en el gravitropismo. Arte que ilustra la interconversión de fitocromos ahora acompaña la Tabla 46-2 que describe este fenómeno.

AGRADECIMIENTOS

Biología: La vida en la Tierra con Fisiología entra a su décima edición vigorizada por la supervisión del excelente equipo de Pearson. Beth Wilbur, nuestra editora en jefe, sigue supervisando la enorme empresa con la calidez y competencia que la convierten en una excelente líder. Ginnie Simone Jutson, gerente ejecutiva de desarrollo, y Leata Holloway, gerente de programa, coordinaron esta compleja y multifacética labor. La editora en jefe de adquisiciones, Star Burruto Mackenzi, hizo una gran labor al ayudarnos a formar un plan de revisión que incluso amplió aún más el atractivo del texto y su capacidad para transmitir información fascinante en una forma amigable con el usuario. Ella escuchó y respondió amablemente a nuestras preguntas y sugerencias, todo mientras viajaba de manera incansable para compartir su entusiasmo por el texto y sus extensos recursos auxiliares con educadores en todo Estados Unidos. Mae Lum, como gerente de proyectos, hizo una maravillosa labor de mantener todo, en especial a los autores, sobre la pista y a tiempo, por no mencionar su ayuda a través de las complejidades de un proceso de permisos rigurosamente actualizado. Erin Schnair revisó con detalle cada palabra del manuscrito, asegurándose de que las en ocasiones extensas revisiones y reordenamientos fluyeran con suavidad en el texto existente. Su atención a los detalles y sus sugerencias razonadas contribuyeron de manera significativa a la organización y claridad del texto. Nuestra sorprendente editora, Joanna Dinsmore, no sólo negoció las complejidades de la gramática y la formación, sino que también pescó inconsistencias que pasamos por alto. Erin y Joanna también observaron con todo cuidado el arte, vigilando la consistencia de cada fragmento con el texto y nos ayudaron con indicaciones a los artistas. Conforme avanzó la producción, Kari Hopperstead contribuyó con sus habilidades de formación de primer grado para fundir imágenes y texto en un todo integrado. El libro cuenta con gran número de excelentes fo-

tografías nuevas, rastreadas con habilidad y persistencia por Kristin Piljay. Kristin siempre respondió con gusto a nuestras peticiones de incluso más fotografías cuando no nos satisfacía el primer lote.

Estamos agradecidos con Imagineering Art, bajo la dirección del gerente de proyecto Wynne Au-Yeung, por descifrar nuestras instrucciones artísticas y realizar con paciencia nuevos ajustes a las figuras ya sobresalientes. A Elise Lansdon debemos nuestro texto hermosamente rediseñado y la nueva cubierta deliciosa.

La producción de este texto no habría sido posible sin los considerables esfuerzos de Norine Strang, gerente ejecutiva de proyecto en Cenveo Publisher Services. Norine juntó

arte, fotos y manuscrito en un todo continuo y hermoso, y manejó con gentileza cambios de último minuto. Agradecemos a Lauren Harp, gerente ejecutiva de marketing, por asegurarse de que el producto final llegara a tu escritorio.

Somos en extremo afortunados de trabajar con el equipo de Pearson. Esta décima edición de *Biología: La vida en la Tierra con Fisiología* refleja sus excepcionales habilidades y dedicación.

Con gratitud,

TERRY AUDESIRK, GERRY AUDESIRK,
Y BRUCE BYERS

Revisores de la décima edición

Aekam Barot,
Lake Michigan College
Mark Belk,
Brigham Young University
Karen Bledsoe,
Western Oregon University
Christine Bozarth,
Northern Virginia Community College
Britt Canada,
Western Texas College
Reggie Cobb,
Nash Community College
Rachel Davenport,
Texas State University, San Marcos
Diane Day,
Clayton State University

Lewis Deaton,
University of Louisiana at Lafayette
Peter Ekechukwu,
Horry-Georgetown Technical College
Janet Gaston,
Troy University
Mijitaba Hamissou,
Jacksonville State University
Karen Hanson,
Carroll Community College
Brian Ingram,
Jacksonville State University
Karen Kendall-Fite,
Columbia State Community College

Neil Kirkpatrick,
Moraine Valley Community College
Damaris-Lois Lang,
Hostos Community College
Tiffany McFalls-Smith,
Elizabethtown Community and Technical College
Mark Meade,
Jacksonville State University
Samantha Parks,
Georgia State University
Indiren Pillay,
Georgia College
John Plunket,
Horry-Georgetown Technical College
Cameron Russell,
Tidewater Community College

Roger Sauterer,
Jacksonville State University
Terry Sellers,
Spartanburg Methodist College
David Serrano,
Broward College
Philip Snider,
Gadsden State Community College
Judy Staveley,
Carroll Community College
Katelynn Woodhams,
Lake Michigan College
Min Zhong,
Auburn University
Deborah Zies,
University of Mary Washington

Revisores de la edición anterior

Mike Aaron,
Shelton State Community College
Kammy Algiers,
Ventura College
W. Sylvester Allred,
Northern Arizona University
Judith Keller Amand,
Delaware County Community College
William Anderson,
Abraham Baldwin Agriculture College
Steve Arch,
Reed College
George C. Argyros,
Northeastern University
Kerri Lynn Armstrong,
Community College of Philadelphia
Ana Arnizaut-Vilella,
Mississippi University for Women

Dan Aruscavage,
State University of New York, Potsdam
G. D. Aumann,
University of Houston
Vernon Avila,
San Diego State University
J. Wesley Bahorik,
Kutztown University of Pennsylvania
Peter S. Baletsa,
Northwestern University
Isaac Barjis,
New York City College of Technology
John Barone,
Columbus State University
Bill Barstow,
University of Georgia–Athens
Mike Barton,
Centre College

Erin Baumgartner,
Western Oregon University
Michael C. Bell,
Richland College
Colleen Belk,
University of Minnesota, Duluth
Robert Benard,
American International College
Heather Bennett,
Illinois College
Gerald Bergtrom,
University of Wisconsin
Arlene Billock,
University of Southwestern Louisiana
Brenda C. Blackwelder,
Central Piedmont Community College
Melissa Blamires,
Salt Lake Community College

Karen E. Bledsoe,
Western Oregon University
Bruno Borsari,
Winona State University
Raymond Bower,
University of Arkansas
Robert Boyd,
Auburn University
Michael Boyle,
Seattle Central Community College
Marilyn Brady,
Centennial College of Applied Arts and Technology
David Brown,
Marietta College
Virginia Buckner,
Johnson County Community College
Arthur L. Buikema, Jr.,
Virginia Polytechnic Institute
Diep Burbridge,
Long Beach City College

- Jamie Burchill,
Troy University
- J. Gregory Burg,
University of Kansas
- William F. Burke,
University of Hawaii
- Robert Burkholter,
Louisiana State University
- Matthew R. Burnham,
Jones County Junior College
- Kathleen Burt-Utley,
University of New Orleans
- Linda Butler,
University of Texas–Austin
- W. Barkley Butler,
Indiana University of Pennsylvania
- Jerry Button,
Portland Community College
- Bruce E. Byers,
University of Massachusetts Amherst
- Anne Casper,
Eastern Michigan University
- Sara Chambers,
Long Island University
- Judy A. Chappell,
Luzerne County Community College
- Nora L. Chee,
Chaminade University
- Joseph P. Chinnici,
Virginia Commonwealth University
- Dan Chiras,
University of Colorado–Denver
- Nicole A. Cintas,
Northern Virginia Community College
- Bob Coburn,
Middlesex Community College
- Joseph Coelho,
Culver Stockton College
- Martin Cohen,
University of Hartford
- Mary Colavito,
Santa Monica College
- Jay L. Comeaux,
Louisiana State University
- Walter J. Conley,
State University of New York at Potsdam
- Mary U. Connell,
Appalachian State University
- Art Conway,
Randolph-Macon College
- Jerry Cook,
Sam Houston State University
- Sharon A. Coolican,
Cayuga Community College
- Clifton Cooper,
Linn-Benton Community College
- Joyce Corban,
Wright State University
- Brian E. Corner,
Augsburg College
- Ethel Cornforth,
San Jacinto College–South
- David J. Cotter,
Georgia College
- Lee Couch,
Albuquerque Technical Vocational Institute
- Donald C. Cox,
Miami University of Ohio
- Patricia B. Cox,
University of Tennessee
- Peter Crowcroft,
University of Texas–Austin
- Carol Crowder,
North Harris Montgomery College
- Mitchell B. Cruzan,
Portland State University
- Donald E. Culwell,
University of Central Arkansas
- Peter Cumbie,
Winthrop University
- Robert A. Cunningham,
Erie Community College, North
- Karen Dalton,
Community College of Baltimore County–Catonsville Campus
- Lydia Daniels,
University of Pittsburgh
- David H. Davis,
Asheville-Buncombe Technical Community College
- Jerry Davis,
University of Wisconsin, LaCrosse
- Douglas M. Deardon,
University of Minnesota
- Lewis Deaton,
University of Louisiana–Lafayette
- Fred Delcomyn,
University of Illinois–Urbana
- Joe Demasi,
Massachusetts College
- David M. Demers,
University of Hartford
- Kimberly Demnicki,
Thomas Nelson Community College
- Lorren Denney,
Southwest Missouri State University
- Katherine J. Denniston,
Towson State University
- Charles F. Denny,
University of South Carolina–Sumter
- Jean DeSaix,
University of North Carolina–Chapel Hill
- Ed DeWalt,
Louisiana State University
- Daniel F. Doak,
University of California–Santa Cruz
- Christy Donmoyer,
Winthrop University
- Matthew M. Douglas,
University of Kansas
- Ronald J. Downey,
Ohio University
- Ernest Dubrul,
University of Toledo
- Michael Dufresne,
University of Windsor
- Susan A. Dunford,
University of Cincinnati
- Mary Durant,
North Harris College
- Ronald Edwards,
University of Florida
- Rosemarie Elizondo,
Reedley College
- George Ellmore,
Tufts University
- Joanne T. Ellzey,
University of Texas–El Paso
- Wayne Elmore,
Marshall University
- Thomas Emmel,
University of Florida
- Carl Estrella,
Merced College
- Nancy Eyster-Smith,
Bentley College
- Gerald Farr,
Texas State University
- Rita Farrar,
Louisiana State University
- Marianne Feaver,
North Carolina State University
- Susannah Feldman,
Towson University
- Linnea Fletcher,
Austin Community College–Northridge
- Doug Florian,
Trident Technical College
- Charles V. Foltz,
Rhode Island College
- Dennis Forsythe,
The Citadel
- Douglas Fratianne,
Ohio State University
- Scott Freeman,
University of Washington
- Donald P. French,
Oklahoma State University
- Harvey Friedman,
University of Missouri–St. Louis
- Don Fritsch,
Virginia Commonwealth University
- Teresa Lane Fulcher,
Pellissippi State Technical Community College
- Michael Gaines,
University of Kansas
- Cynthia Galloway,
Texas A&M University–Kingsville
- Irja Galvan,
Western Oregon University
- Gail E. Gasparich,
Towson University
- Janet Gaston,
Troy University
- Farooka Gauhari,
University of Nebraska–Omaha
- John Geiser,
Western Michigan University
- Sandra Gibbons,
Moraine Valley Community College
- George W. Gilchrist,
University of Washington
- David Glenn-Lewin,
Iowa State University
- Elmer Gless,
Montana College of Mineral Sciences
- Charles W. Good,
Ohio State University–Lima
- Joan-Beth Gow,
Anna Maria College
- Mary Rose Grant,
St. Louis University
- Anjali Gray,
Lourdes College
- Margaret Green,
Broward Community College
- Ida Greidanus,
Passaic Community College
- Mary Ruth Griffin,
University of Charleston
- Wendy Grillo,
North Carolina Central University
- David Grise,
Southwest Texas State University
- Martha Groom,
University of Washington
- Lonnie J. Guralnick,
Western Oregon University
- Martin E. Hahn,
William Paterson College
- Madeline Hall,
Cleveland State University
- Georgia Ann Hammond,
Radford University
- Blanche C. Haning,
North Carolina State University
- Richard Hanke,
Rose State College
- Helen B. Hanten,
University of Minnesota
- Rebecca Hare,
Cleveland County Community College
- John P. Harley,
Eastern Kentucky University
- Robert Hatherill,
Del Mar College
- William Hayes,
Delta State University
- Kathleen Hecht,
Nassau Community College
- Stephen Hedman,
University of Minnesota
- Jean Helgeson,
Collins County Community College
- Alexander Henderson,
Millersville University
- Wiley Henderson,
Alabama A&M University
- Timothy L. Henry,
University of Texas–Arlington
- James Hewlett,
Finger Lakes Community College

- Alison G. Hoffman,
*University of Tennessee–
Chattanooga*
- Kelly Hogan,
*University of North Carolina–
Chapel Hill*
- Leland N. Holland,
*Paso-Hernando Community
College*
- Laura Mays Hoopes,
Occidental College
- Dale R. Horeth,
Tidewater Community College
- Harriette Howard-Lee Block,
Prairie View A&M University
- Adam Hrinkevich,
Louisiana State University
- Michael D. Hudgins,
Alabama State University
- David Huffman,
*Southwest Texas State
University*
- Joel Humphrey,
Cayuga Community College
- Donald A. Ingold,
East Texas State University
- Jon W. Jacklet,
*State University of New York–
Albany*
- Kesmic Jackson,
Georgia State University
- Rebecca M. Jessen,
Bowling Green State University
- J. Kelly Johnson,
University of Kansas
- James Johnson,
*Central Washington
University*
- Kristy Y. Johnson,
The Citadel
- Ross Johnson,
Chicago State University
- Florence Juillerat,
*Indiana University–Purdue
University at Indianapolis*
- Thomas W. Jurik,
Iowa State University
- Ragupathy Kannan,
*University of Arkansas, Fort
Smith*
- A. J. Karpoff,
University of Louisville
- L. Kavaljian,
California State University
- Joe Keen,
*Patrick Henry Community
College*
- Jeff Kenton,
Iowa State University
- Hendrick J. Ketellapper,
*University of California,
Davis*
- Jeffrey Kiggins,
*Blue Ridge Community
College*
- Michael Koban,
Morgan State University
- Aaron Krochmal,
*University of Houston–
Downtown*
- Harry Kurtz,
Sam Houston State University
- Kate Lajtha,
Oregon State University
- Tom Langen,
Clarkson University
- Patrick Larkin,
Santa Fe College
- Stephen Lebsack,
*Linn-Benton Community
College*
- Patricia Lee-Robinson,
*Chaminade University of
Honolulu*
- David E. Lemke,
Texas State University
- William H. Leonard,
Clemson University
- Edward Levri,
*Indiana University of
Pennsylvania*
- Graeme Lindbeck,
University of Central Florida
- Jerri K. Lindsey,
*Tarrant County Junior
College–Northeast*
- Mary Lipscomb,
*Virginia Polytechnic Institute
and State University*
- Richard W. Lo Pinto,
*Fairleigh Dickinson
University*
- Jonathan Lochamy,
Georgia Perimeter College
- Jason L. Locklin,
Temple College
- John Logue,
*University of South Carolina–
Sumter*
- Paul Lonquich,
*California State University
Northridge*
- William Lowen,
*Suffolk Community
College*
- Ann S. Lumsden,
Florida State University
- Steele R. Lunt,
*University of Nebraska–
Omaha*
- Fordyce Lux,
*Metropolitan State College of
Denver*
- Daniel D. Magoulick,
*The University of Central
Arkansas*
- Bernard Majdi,
Waycross College
- Cindy Malone,
*California State University–
Northridge*
- Paul Mangum,
Midland College
- Richard Manning,
*Southwest Texas State
University*
- Mark Manteuffel,
St. Louis Community College
- Barry Markillie,
*Cape Fear Community
College*
- Ken Marr,
*Green River Community
College*
- Kathleen A. Marrs,
*Indiana University–Purdue
University Indianapolis*
- Michael Martin,
University of Michigan
- Linda Martin-Morris,
University of Washington
- Kenneth A. Mason,
University of Kansas
- Daniel Matusiak,
*St. Charles Community
College*
- Margaret May,
*Virginia Commonwealth
University*
- D. J. McWhinnie,
De Paul University
- Gary L. Meeker,
*California State University,
Sacramento*
- Thoyd Melton,
*North Carolina State
University*
- Joseph R. Mendelson III,
Utah State University
- Karen E. Messley,
Rock Valley College
- Timothy Metz,
Campbell University
- Steven Mezik,
*Herkimer County Community
College*
- Glendon R. Miller,
Wichita State University
- Hugh Miller,
East Tennessee State University
- Neil Miller,
Memphis State University
- Jeanne Minnerath,
*St. Mary's University of
Minnesota*
- Christine Minor,
Clemson University
- Jeanne Mitchell,
Truman State University
- Lee Mitchell,
*Mt. Hood Community
College*
- Jack E. Mobley,
University of Central Arkansas
- John W. Moon,
Harding University
- Nicole Moore,
Austin Peay University
- Richard Mortenson,
Albion College
- Gisele Muller-Parker,
*Western Washington
University*
- James Mulrooney,
*Central Connecticut State
University*
- Kathleen Murray,
University of Maine
- Liz Nash,
*California State University,
Long Beach*
- Robert Neill,
University of Texas
- Russell Nemecek,
*Columbia College,
Hancock*
- Harry Nickla,
Creighton University
- Daniel Nickrent,
Southern Illinois University
- Jane Noble-Harvey,
University of Delaware
- Murad Odeh,
South Texas College
- David J. O'Neill,
*Community College of
Baltimore County–Dundalk
Campus*
- James T. Oris,
Miami University of Ohio
- Marcy Osgood,
University of Michigan
- C. O. Patterson,
Texas A&M University
- Fred Peabody,
*University of South
Dakota*
- Charlotte Pedersen,
Southern Utah University
- Harry Peery,
*Tompkins-Cortland
Community College*
- Luis J. Pelicot,
*City University of New York,
Hostos*
- Rhoda E. Perozzi,
*Virginia Commonwealth
University*
- Gary B. Peterson,
*South Dakota State
University*
- Bill Pfitsch,
Hamilton College
- Ronald Pfohl,
Miami University of Ohio
- Larry Pilgrim,
Tyler Junior College
- Therese Poole,
Georgia State University
- Robert Kyle Pope,
*Indiana University South
Bend*
- Bernard Possident,
Skidmore College
- Ina Pour-el,
DMACC–Boone Campus
- Elsa C. Price,
*Wallace State Community
College*
- Marvin Price,
Cedar Valley College
- Kelli Prior,
*Finger Lakes Community
College*
- Jennifer J. Quinlan,
Drexel University
- James A. Raines,
North Harris College
- Paul Ramp,
*Pellissippi State Technical
College*
- Robert N. Reed,
Southern Utah University
- Wenda Ribeiro,
*Thomas Nelson Community
College*
- Elizabeth Rich,
Drexel University

- Mark Richter,
University of Kansas
- Robert Robbins,
Michigan State University
- Jennifer Roberts,
Lewis University
- Frank Romano,
Jacksonville State University
- Chris Romero,
Front Range Community College
- David Rosen,
Lee College
- Paul Rosenbloom,
Southwest Texas State University
- Amanda Rosenzweig,
Delgado Community College
- K. Ross,
University of Delaware
- Mary Lou Rottman,
University of Colorado–Denver
- Albert Ruesink,
Indiana University
- Cameron Russell,
Tidewater Community College
- Connie Russell,
Angelo State University
- Marla Ruth,
Jones County Junior College
- Christopher F. Sacchi,
Kutztown University
- Eduardo Salazar,
Temple College
- Doug Schelhaas,
University of Mary
- Brian Schmaefsky,
Kingwood College
- Alan Schoenherr,
Fullerton College
- Brian W. Schwartz,
Columbus State University
- Edna Seaman,
University of Massachusetts, Boston
- Tim Sellers,
Keuka College
- Patricia Shields,
George Mason University
- Marilyn Shopper,
Johnson County Community College
- Jack Shurley,
Idaho State University
- Bill Simcik,
Lonestar College
- Rick L. Simonson,
University of Nebraska, Kearney
- Howard Singer,
New Jersey City University
- Anu Singh-Cundy,
Western Washington University
- Linda Simpson,
University of North Carolina–Charlotte
- Steven Skarda,
Linn-Benton Community College
- Russel V. Skavaril,
Ohio State University
- John Smarelli,
Loyola University
- Mark Smith,
Chaffey College
- Dale Smoak,
Piedmont Technical College
- Jay Snaric,
St. Louis Community College
- Phillip J. Snider,
University of Houston
- Shari Snitovsky,
Skyline College
- Gary Sojka,
Bucknell University
- John Sollinger,
Southern Oregon University
- Sally Sommers Smith,
Boston University
- Jim Sorenson,
Radford University
- Anna Bess Sorin,
University of Memphis
- Mary Spratt,
University of Missouri, Kansas City
- Bruce Stallsmith,
University of Alabama–Huntsville
- Anthony Stancampiano,
Oklahoma City University
- Theresa Stanley,
Gordon College
- Benjamin Stark,
Illinois Institute of Technology
- William Stark,
Saint Louis University
- Barbara Stebbins-Boaz,
Willamette University
- Mary-Pat Stein,
California State University, Northridge
- Kathleen M. Steinert,
Bellevue Community College
- Barbara Stotler,
Southern Illinois University
- Nathaniel J. Stricker,
Ohio State University
- Martha Sugermeyer,
Tidewater Community College
- Gerald Summers,
University of Missouri–Columbia
- Marshall Sundberg,
Louisiana State University
- Bill Surver,
Clemson University
- Eldon Sutton,
University of Texas–Austin
- Peter Svensson,
West Valley College
- Dan Tallman,
Northern State University
- Jose G. Tello,
Long Island University
- Julienne Thomas-Hall,
Kennedy King College
- David Thorndill,
Essex Community College
- William Thwaites,
San Diego State University
- Professor Peter Tobiessen,
Union College
- Richard Tolman,
Brigham Young University
- Sylvia Torti,
University of Utah
- Dennis Trelka,
Washington and Jefferson College
- Richard C. Tsou,
Gordon College
- Sharon Tucker,
University of Delaware
- Gail Turner,
Virginia Commonwealth University
- Glyn Turnipseed,
Arkansas Technical University
- Lloyd W. Turtinen,
University of Wisconsin, Eau Claire
- Robert Tyser,
University of Wisconsin, La Crosse
- Robin W. Tyser,
University of Wisconsin, La Crosse
- Kristin Uthus,
Virginia Commonwealth University
- Rani Vajravelu,
University of Central Florida
- Jim Van Brunt,
Rogue Community College
- F. Daniel Vogt,
State University of New York–Plattsburgh
- Nancy Wade,
Old Dominion University
- Susan M. Wadkowski,
Lakeland Community College
- Jyoti R. Wagle,
Houston Community College–Central
- Jerry G. Walls,
Louisiana State University, Alexandria
- Holly Walters,
Cape Fear Community College
- Winfred Watkins,
McLennan Community College
- Lisa Weasel,
Portland State University
- Janice Webster,
Ivy Tech Community College
- Michael Weis,
University of Windsor
- DeLoris Wenzel,
University of Georgia
- Jerry Wermuth,
Purdue University–Calumet
- Diana Wheat,
Linn-Benton Community College
- Richard Whittington,
Pellissippi State Technical Community College
- Jacob Wiebers,
Purdue University
- Roger K. Wiebusch,
Columbia College
- Carolyn Wilczynski,
Binghamton University
- Lawrence R. Williams,
University of Houston
- P. Kelly Williams,
University of Dayton
- Roberta Williams,
University of Nevada–Las Vegas
- Emily Willingham,
University of Texas–Austin
- Sandra Winicur,
Indiana University–South Bend
- Bill Wischusen,
Louisiana State University
- Michelle Withers,
Louisiana State University
- Chris Wolfe,
North Virginia Community College
- Stacy Wolfe,
Art Institutes International
- Colleen Wong,
Wilbur Wright College
- Wade Worthen,
Furman University
- Robin Wright,
University of Washington
- Taek H. You,
Campbell University
- Brenda L. Young,
Daemen College
- Cal Young,
Fullerton College
- Tim Young,
Mercer University
- Marty Zahn,
Thomas Nelson Community College
- Izanne Zorin,
Northern Virginia Community College–Alexandria
- Michelle Zurawski,
Moraine Valley Community College

1

INTRODUCCIÓN A LA VIDA SOBRE LA TIERRA



El virus de Ébola (inserto) es tan infeccioso y mortal que los cuidadores deben protegerse usando trajes aislantes.

ESTUDIO DE CASO

inicio de los síntomas, y no hay cura; la tasa de mortalidad varía de 25 a 90%. El Ébola es tan contagioso que los cuidadores usan “trajes espaciales” para evitar el contacto con cualquier fluido corporal de sus pacientes.

El Ébola es una de muchas enfermedades causadas por virus. Aunque algunas enfermedades virales, como

Las fronteras de la vida

EN UNA PEQUEÑA VILLA en Guinea, un enorme árbol hueco alberga miles de murciélagos. El árbol era un imán para los niños locales, quienes adoran jugar dentro de él y capturar los murciélagos. Los científicos hipotetizan que es ahí donde Emile Ouamouno, de dos años de edad, la primera víctima de la reciente epidemia de Ébola, pudo haberse infectado. Emile murió en diciembre de 2013, seguido por su madre y hermanos. Esto estableció una cadena de transmisión que desde entonces ha matado a más de 10500 personas, aproximadamente la mitad de quienes se infectaron. El virus de Ébola (que se ve en la fotografía inserta) puede florecer en animales de la selva tropical, incluidos ciertos tipos de murciélagos, puerco espines, chimpancés, gorilas y antílopes, todos los cuales son consumidos en partes de África.

La amenaza de la enfermedad del virus de Ébola (“Ébola”) despierta temor en cualquiera que esté familiarizado con sus síntomas, los cuales con frecuencia comienzan con fiebre, dolor de cabeza, de articulaciones y músculos, así como dolor estomacal que avanza hasta incluir vómito, diarrea sanguinolenta y falla orgánica. La hemorragia interna puede dejar a las víctimas sangrando casi por cualquier orificio. Por lo general, la muerte ocurre de 7 a 16 días después del

la viruela y la poliomielitis, se han erradicado enormemente, otras, como el resfriado común y la influenza, siguen causando malestares. Los más alarmantes son los virus contagiosos y mortales que han surgido en la historia reciente. El SIDA (causado por el virus de inmunodeficiencia humana, VIH) se documentó por primera vez en 1981, en San Francisco, y el Ébola, en 1976 (y se llamó así por el río Ébola de África, donde ocurrió uno de los primeros brotes). Nuevos tipos de virus de influenza surgen de manera regular; algunos de ellos causan una tasa de mortalidad muy alta y elevan los temores de una epidemia mundial.

Sin importar cómo lo midas, los virus son muy exitosos porque aumentan la permeabilidad en la membrana de la célula hospedera. Aunque muchos constan sólo de una pequeña cantidad de material genético rodeado por proteína, infectan toda forma conocida de vida y son la entidad biológica más abundante del planeta. Pueden aumentar con rapidez en número y dispersarse entre los organismos que infectan. Sin embargo, a pesar de estas cualidades parecidas a vida, no todos los científicos están de acuerdo acerca de si clasificar a los virus como organismos vivos o como partículas biológicas parásitas inertes. La base para este argumento puede sorprenderte: no hay una definición científica de la vida aceptada universalmente. En cualquier caso, ¿qué es la vida?

DE UN VISTAZO

1.1 ¿Qué es la vida?

1.2 ¿Qué es evolución?

1.3 ¿Cómo estudian la vida los científicos?

1.4 ¿Qué es ciencia?

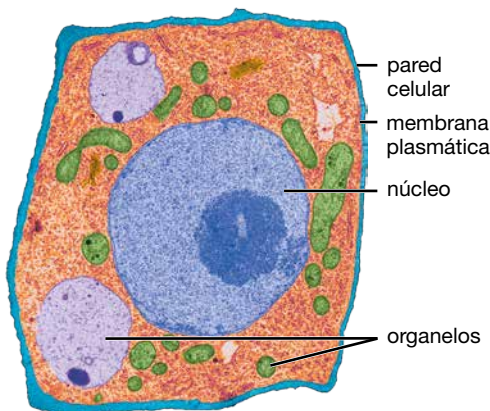
1.1 ¿QUÉ ES LA VIDA?

La palabra **biología** proviene de las raíces griegas “bio”, que significa “vida”, y “logía”, que significa “el estudio de” (véase el Apéndice I para más raíces de palabras). Pero, ¿qué es la vida? Si buscas “vida” en un diccionario, descubrirás definiciones como “la cualidad que distingue a un ser vital y funcional de un cuerpo muerto”, pero no descubrirás cuál es esa “cualidad”. La vida es intangible y desafía la definición simple, incluso para los biólogos. Sin embargo, la mayoría está de acuerdo en que las cosas vivientes, u **organismos**, comparten ciertas características que, en conjunto, definen la vida:

- Los organismos adquieren y usan materiales y energía.
- Los organismos mantienen de manera activa la complejidad organizada.
- Los organismos perciben y responden a los estímulos.
- Los organismos crecen.
- Los organismos se reproducen.
- Los organismos, de manera colectiva, evolucionan.

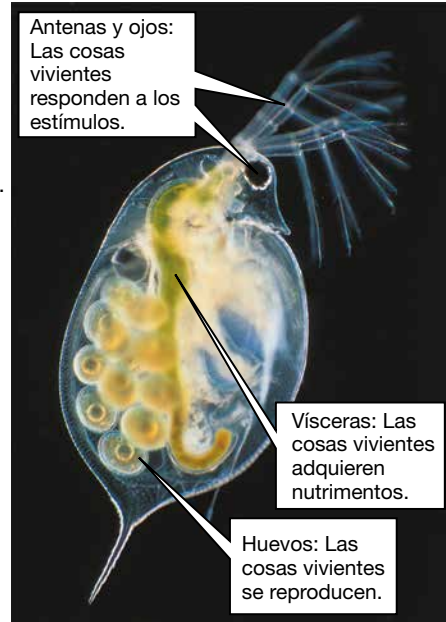
Los objetos no vivientes pueden poseer algunos de estos atributos. Los cristales pueden crecer, y una lámpara de escritorio adquiere energía de la electricidad y la convierte en calor y luz, pero sólo las cosas vivientes pueden hacer todo esto.

La **célula** es la unidad básica de la vida. Toda célula formada por cuatro componentes básicos: membrana plasmática, ribosomas, citoplasma y material genético (ADN). Las membranas plasmáticas de muchos tipos de células, incluidas las de microorganismos y plantas, están encerradas en una pared celular protectora (**FIG. 1-1**). Aunque los organismos más abundantes sobre la Tierra son **unicelulares** (existen como células solas), las cualidades de la vida se visualizan más fácilmente en los organismos **multicelulares** como la pulga de agua de la **FIGURA 1-2**, un animal más pequeño que esta letra “o”. En las siguientes secciones se introducen las características de la vida.



▲ **FIGURA 1-1** La célula es la unidad más pequeña de vida Esta micrografía coloreada artificialmente de una célula vegetal (una célula eucariote) muestra una pared celular de soporte (azul) que rodea las células vegetales. Justo adentro de la pared celular, la membrana plasmática (que se encuentra en todas las células) tiene control sobre qué sustancias entran y salen. Las células también contienen muchos tipos de organelos especializados, incluido el núcleo, suspendido dentro de un ambiente fluido (anaranjado).

► **FIGURA 1-2** **Propiedades de la vida** La pulga de agua usa energía de los organismos fotosintéticos que consume (material verde en sus vísceras) para mantener su sorprendente complejidad. Ojos y antenas responden a los estímulos. Esta hembra adulta se reproduce, y ella misma creció a partir de un huevo como los que ahora porta. Todas las adaptaciones que permiten a esta pulga de agua sobrevivir, crecer y reproducirse se han moldeado mediante evolución.



Los organismos adquieren y usan materiales y energía

Los organismos obtienen los materiales que constituyen sus cuerpos (como minerales, agua y otros bloques constructores químicos simples) del aire, el agua, el suelo y, en algunos casos, los cuerpos de otras cosas vivientes. Puesto que la vida no crea ni destruye materia, los materiales se intercambian y reciclan continuamente entre los organismos y sus alrededores no vivientes (**FIG. 1-3**).

Los organismos usan energía de manera continua para permanecer vivos. Por ejemplo, la energía es necesaria para moverse y construir las complejas moléculas que constituyen el cuerpo de un organismo. En esencia, toda la energía que sostiene la vida proviene de la luz solar. Algunos organismos capturan energía solar directamente mediante un proceso llamado **fotosíntesis**. Los organismos fotosintéticos (plantas y muchos organismos unicelulares) atrapan y almacenan la energía del Sol para su propio uso. La energía almacenada en sus cuerpos también impulsa a todos los organismos no fotosintéticos. De modo que la energía fluye en una vía de un sentido desde el Sol hacia los organismos fotosintéticos hasta todas las otras formas de vida (véase Fig. 1-3). En cada transferencia de un organismo a otro, algo de energía se pierde como calor, lo que hace que con cada transferencia haya menos energía disponible.

Los organismos mantienen de manera activa la complejidad organizada

Tanto para los libros y los papeles en tu escritorio, como para la frágil y dinámica complejidad de una célula, la organización tiende a desintegrarse a menos que se use energía para mantenerla (véase el Capítulo 6). Las cosas vivientes, que representan el clímax de la complejidad organizada, continuamente usan energía para mantenerse a sí mismas. La capacidad de un organismo para

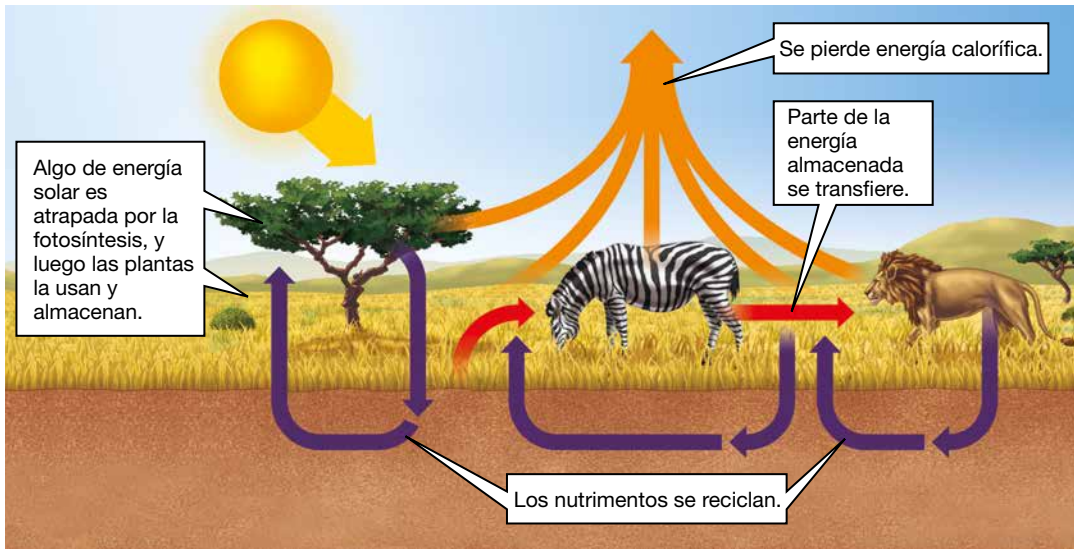


FIGURA 1-3 El flujo de energía y el reciclamiento de los nutrientes no vivos

PENSAMIENTO CRÍTICO

Describe la fuente de la energía almacenada en la carne y el pan de una hamburguesa, y explica cómo la energía llegó desde la fuente hasta los dos alimentos.



FIGURA 1-4 Los organismos mantienen condiciones internas relativamente constantes El enfriamiento por evaporación de agua, tanto del sudor como de una botella, ayudan a este atleta a mantener su temperatura corporal durante el ejercicio vigoroso.

mantener su ambiente interno dentro de los límites requeridos para sostener la vida se llama **homeostasis**. Para mantener la homeostasis, las membranas celulares constantemente bombean sustancias específicas adentro y afuera de la célula. Las personas y otros mamíferos usan mecanismos fisiológicos y comportamentales para mantener el estrecho rango de temperatura que permite

que las reacciones que sostienen la vida ocurran en sus células (**FIG. 1-4**). La vida, entonces, requiere condiciones internas muy precisas mantenidas por un gasto continuo de energía.

Los organismos perciben y responden a los estímulos

Para obtener energía y nutrientes, los organismos deben percibir y responder a los estímulos en sus ambientes. Los animales usan células especializadas para detectar luz, temperatura, sonido, gravedad, contacto, químicos y muchos otros estímulos provenientes de sus entornos externos e internos. Por ejemplo, cuando tu cerebro detecta un bajo nivel de azúcar en tu sangre (un estímulo interno), hace que tu boca “haga agua” ante el olor del alimento (un estímulo externo). Plantas, hongos y organismos unicelulares usan mecanismos muy diferentes que son igualmente efectivos para sus necesidades (**FIG. 1-5**). Incluso muchas bacterias, las formas de vida más pequeñas y simples, pueden moverse hacia condiciones favorables y alejarse de sustancias nocivas.

Los organismos crecen

En algún momento de su vida, todo organismo crece. La pulga de agua de la Figura 1-2 creció desde el tamaño de uno de los huevos que ves en su cuerpo. Los organismos unicelulares, como las bacterias, crecen hasta aproximadamente el doble de su tamaño original, copian su material genético y luego se dividen a la mitad para reproducirse (fisión binaria). Animales y plantas usan un proceso similar para producir más células dentro de sus cuerpos, y repiten la secuencia hasta que el crecimiento se detiene. Células individuales también pueden contribuir al crecimiento de un organismo al aumentar su tamaño, como ocurre en las células musculares y grasas en los animales y en las células que almacenan alimento en las plantas.

Los organismos se reproducen

Los organismos se reproducen de varias formas (**FIG. 1-6**). Entre ellas se incluyen: dividirse a la mitad, producir semillas, dar a luz jóvenes y producir huevos (véase Fig. 1-2). El resultado final siempre es el mismo: nuevas versiones de los organismos progenitores que heredan las instrucciones para producir y mantener su forma de vida particular. Estas instrucciones, copiadas en cada célula y transmitidas a los descendientes, son portadas en la



FIGURA 1-5
Inclinarse hacia la luz Las plantas perciben y con frecuencia se inclinan hacia la luz, la cual les ofrece la energía que necesitan para sobrevivir.

(a) División de la bacteria *Streptococcus*

(b) El diente de león produce semillas



(c) Panda con su bebé

▲ FIGURA 1-6 Los organismos se reproducen

estructura única de la molécula de la herencia, **ácido desoxirribonucleico (ADN)** (FIG. 1-7; véase el Capítulo 12). El conjunto completo de moléculas de ADN contenido en cada célula proporciona un detallado manual de instrucciones para la vida, en forma muy parecida a como un plano arquitectónico da instrucciones para la construcción de un edificio.



▲ FIGURA 1-7 ADN Como afirmó James Watson, el codescubridor de la estructura del ADN: “Tenía que existir una estructura así de hermosa”.

Los organismos, de manera colectiva, tienen la capacidad de evolucionar

Una definición simple de **evolución** es el cambio en ADN que ocurre en una población a lo largo del tiempo. A través del curso de las generaciones son inevitables los cambios en ADN dentro de cualquier **población** (un grupo del mismo tipo de organismos que habita la misma área). En palabras del biólogo Theodosius Dobzhansky: “nada en biología tiene sentido excepto a la luz de la evolución”. La siguiente sección ofrece una breve introducción a la evolución, el concepto unificador de la biología.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar las características que definen la vida?
- explicar por qué estas características son necesarias para sostener la vida?
- describir cómo la reproducción permite que ocurra la evolución?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Las fronteras de la vida

¿Los virus están vivos? Los virus liberan su material genético dentro de las células y luego roban los suministros de energía y la maquinaria bioquímica de la célula infectada, y convierten la célula en un tipo de fábrica que produce muchas copias de partes virales, las cuales se ensamblan en un ejército de partículas de virus. Después, los virus recién formados salen de la célula huésped, y con frecuencia la destruyen en el proceso. Algunos tipos de virus, incluidos VIH y Ébola, cuando emergen, adquieren una envoltura exterior hecha de la membrana plasmática de la célula infectada, característica propia de los virus que infectan células animales. Los virus no obtienen o usan su propia energía o materiales, se mantienen a sí mismos o crecen. Por tanto, los virus no satisfacen los criterios para la vida. Sin embargo, poseen algunas características de la vida: responden a los estímulos al ligarse a sitios específicos sobre las células que atacan, y algunos científicos consideran que la replicación viral es una forma de reproducción. Los virus también evolucionan, con frecuencia con rapidez sorprendente. ¿Cómo ocurre la evolución en los virus y otras entidades biológicas?

1.2 ¿QUÉ ES EVOLUCIÓN?

La evolución es el cambio genético en una población a lo largo del tiempo. Los cambios acumulados sobre vastas franjas de tiempo explican la asombrosa diversidad de organismos que ahora comparten este planeta. La teoría científica de la evolución se formuló a mediados del siglo XIX por parte de dos naturalistas ingleses, Charles Darwin y Alfred Russel Wallace. Desde aquella época ha recibido apoyo de fósiles, estudios geológicos, datación radiactiva de rocas, genética, biología molecular, bioquímica y experimentos de cruce. La evolución no sólo explica la enorme diversidad de la vida, sino también las notables semejanzas entre diferentes tipos de organismos. Por ejemplo, las personas comparten muchas características con los chimpancés, y la secuencia de



◀ **FIGURA 1-8** Chimpancés y personas están estrechamente relacionadas

su ADN es casi idéntica entre los dos. Esta semejanza es fuerte evidencia de que personas y chimpancés descendieron de un ancestro común, pero las diferencias obvias (**FIG. 1-8**) reflejan las diferencias en las vías evolutivas.

Tres procesos naturales subyacen a la evolución

La evolución es un resultado automático e inevitable

de tres ocurrencias naturales: (1) diferencia entre los miembros de una población, (2) herencia de estas diferencias por la descendencia, y (3) selección natural, el proceso mediante el cual los individuos que heredan ciertas características tienden a sobrevivir y reproducirse mejor que otros. Echa un vistazo cercano a estos tres factores.

Las mutaciones son la fuente de diferencias en ADN

Mira a tus compañeros de clase y observa cuán diferentes son, o fíjate cómo los perros difieren en tamaño, forma y color, longitud y textura de su pelaje. Aunque algunas de estas variaciones (en particular entre tus compañeros de clase) se deben a diferencias en el ambiente y el estilo de vida, muchas de ellas resultan de diferencias en genes. Los **genes**, que son segmentos específicos de ADN o secuencias de nucleótidos, son las unidades básicas de la herencia. Antes de que una célula se divida, todo su ADN se copia, lo que permite que sus genes se transmitan a las dos células resultantes. Tal como tú cometerías errores si intentas copiar un plano a mano, las células cometen algunos errores conforme copian su ADN. Los cambios en los genes, como los causados por estos errores aleatorios de copiado, se llaman **mutaciones**. Las mutaciones también pueden resultar de daño al ADN, causado, por ejemplo, por plantas de energía nuclear averiadas, o químicos tóxicos del humo de los cigarrillos. Así como los cambios en un plano producirán cambios en la estructura que se construya a partir de él, del mismo modo una célula nueva con ADN alterado puede diferir de su célula progenitora.

Algunas mutaciones son heredadas

Las mutaciones que ocurren en espermatozoides u óvulos pueden resultar en transmisión de ADN alterado de padres a hijos. Cada célula en la descendencia portará la mutación heredada. La mayoría de las mutaciones a los genes son o dañinas o neutras. Por ejemplo, las enfermedades genéticas como hemofilia, anemia falciforme y fibrosis quística son causadas por mutaciones dañinas. Otras mutaciones no tienen efectos observables o cambian

al organismo en una forma que es *neutra*, ni dañina ni benéfica. Casi toda la variabilidad heredada entre rasgos, como el color de ojos en los seres humanos, es causada por mutaciones neutras que ocurrieron en el pasado distante y se han transmitido sin daños a través de generaciones. Sin embargo, en raras ocasiones, una mutación heredada cambia un gen en una forma que ayuda a la descendencia a sobrevivir y reproducirse de manera más exitosa que quienes carecen de la mutación. Estos eventos raros ofrecen el material bruto para la evolución.

Algunas mutaciones heredadas ayudan a los individuos a sobrevivir y reproducirse

El proceso más importante en la evolución es la selección natural, que actúa sobre la variabilidad natural de los rasgos. La **selección natural** es el proceso mediante el cual los organismos con ciertos rasgos heredados sobreviven y se reproducen mejor que otros en un ambiente dado. Como resultado, los rasgos ventajosos heredados se vuelven cada vez más comunes en la población conforme pasan las generaciones. Puesto que estos rasgos son causados por diferencias en genes, la constitución genética de la población en su totalidad cambiará con el tiempo; esto es: la población evolucionará. Considera un escenario probable de selección natural. Imagina que castores primitivos tenían dientes frontales cortos como la mayoría de otros mamíferos. Si una mutación hizo que la descendencia de un castor desarrollara dientes frontales más largos, estos descendientes habrían roído árboles de manera más eficiente, construido presas y alojamientos más grandes, y comido más corteza que los castores que carecían de la mutación. Estos castores de dientes largos habrían estado mejor adaptados para sobrevivir y habrían criado más descendencia que heredaría los genes para dientes frontales largos. Con el tiempo, los castores con dientes largos se habrían vuelto más comunes; después de muchas generaciones, todos los castores tendrían dientes frontales largos.

Las estructuras, los procesos fisiológicos o comportamientos que ayudan a un organismo a sobrevivir y reproducirse en un ambiente particular se llaman **adaptaciones**. La mayoría de las características que uno admira tanto en otras formas de vida, como las rápidas y ágiles extremidades de los ciervos, las amplias alas de las águilas y los poderosos troncos de las secuoyas, son adaptaciones. Éstas ayudan a los organismos a escapar de los depredadores, capturar presas, alcanzar la luz solar o lograr otras hazañas que ayudan a garantizar su supervivencia y reproducción. El enorme arreglo de adaptaciones que se encuentran en las cosas vivientes de la actualidad se modeló mediante selección natural que actuó sobre mutaciones al azar.

Pero, ¿cómo la diversidad de la vida, incluidos ciervos, águilas, secuoyas y personas, surgieron a partir de la primera vida unicelular que apareció hace miles de millones de años? La selección natural no es uniforme; un rasgo que es adaptativo en un ambiente puede no ser útil (o incluso puede ser un obstáculo) en un escenario diferente. Después de que Darwin observara organismos diferentes, pero relacionados, en grupos de islas, planteó la hipótesis de que diferentes formas de vida pueden evolucionar si una población se fragmenta y grupos de individuos están sujetos a diferentes ambientes. Por ejemplo, una tormenta violenta puede llevar a algunos individuos desde tierra firme hacia una isla mar adentro. Las poblaciones de tierra firme y de la isla inicialmente consistirán de la misma **especie** (organismos del mismo tipo que pueden cruzarse). Pero si el ambiente de la isla



◀ **FIGURA 1-9 Fósil de un dinosaurio recientemente descubierto, *Titanosaurus*** La hipótesis más ampliamente aceptada para la extinción de los dinosaurios hace 65 millones de años es el impacto de un meteorito masivo que alteró rápida y radicalmente su ambiente. Este fémur, que se estima tiene 95 millones de años de antigüedad, es de un gigante herbívoro con una longitud estimada de 40 metros y un peso de alrededor de 80 toneladas.

PENSAMIENTO CRÍTICO Los dinosaurios más grandes eran herbívoros. Con base en la Figura 1-3, ¿puedes sugerir una razón de ello?

diffiere del de tierra firme, los recién llegados estarán sujetos a diferentes fuerzas de selección natural; como resultado, evolucionarán adaptaciones diferentes. Estas diferencias con el tiempo pueden volverse tan grandes como para que las dos poblaciones ya no puedan cruzarse; habrá evolucionado una nueva especie.

Lo que ayuda a un organismo a sobrevivir hoy puede convertirse en un lastre en el futuro. Si los ambientes cambian (por ejemplo, conforme ocurre el cambio climático global) los rasgos que mejor adaptan a los organismos a sus ambientes también cambiarán. En el caso del cambio climático global, si una mutación aleatoria ayuda a un organismo a sobrevivir y reproducirse en un clima más cálido, la mutación se favorecerá mediante selección natural y se volverá más común en la población con cada nueva generación.

Si no ocurren mutaciones que ayuden a un organismo a adaptarse, un ambiente cambiante podrá llevar a la especie a la **extinción**, la completa eliminación de esta forma de vida. Los dinosaurios florecieron durante 100 millones de años, pero, debido a que no evolucionaron con suficiente rapidez para adaptarse a condiciones rápidamente cambiantes, se extinguieron (**FIG. 1-9**). En décadas recientes, las actividades humanas como la quema de combustibles fósiles y la conversión de bosques tropicales en tierras de cultivo han acelerado drásticamente la tasa de cambio ambiental. Las mutaciones que mejor adaptan a los organismos a estos ambientes alterados son bastante raras y, en consecuencia, la tasa de extinción ha aumentado de manera dramática.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar qué son las mutaciones, cómo ocurren, qué les permite heredarse y qué tipos de cambios generales pueden ocasionar las mutaciones?
- explicar cómo los procesos naturales conducen inevitablemente a la evolución?
- describir cómo puede producirse una nueva especie por selección natural?

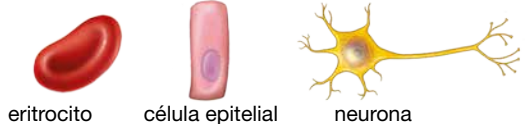
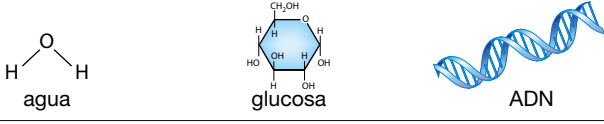
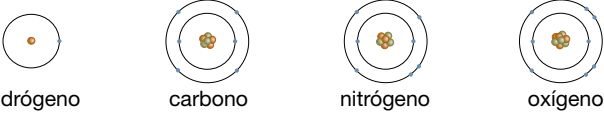
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Las fronteras de la vida

Una propiedad de los virus, parecida a la vida, es su capacidad de evolucionar. Mediante la evolución, los virus en ocasiones se vuelven más infecciosos o más mortales, o pueden adquirir la capacidad de infectar nuevos huéspedes. Ciertos tipos de virus, incluidos Ébola, VIH e influenza, son muy descuidados para copiar su material genético y mutan aproximadamente 1000 veces más que la célula animal promedio. Una consecuencia de ello es que los virus como el de la influenza evolucionan rápidamente; las vacunas contra la influenza deben inmunizarte contra distintos tipos de influenza cada año. Del mismo modo, más de 200 virus diferentes pueden causar síntomas del “resfriado común”, lo que explica por qué te resfrías nuevamente a lo largo de tu vida. El VIH en una persona infectada puede producir hasta 10 mil millones de nuevos virus cada día, y 10 millones de éstos llevan una mutación aleatoria. De manera inevitable, algunas de estas mutaciones producirán resistencia a un medicamento antiviral. Por tanto, los medicamentos antivirales actúan como agentes de selección natural que promueven la sobrevivencia y replicación exitosa de virus resistentes al medicamento. Por esta razón, a las víctimas de VIH se les dan “cócteles” de tres o cuatro medicamentos diferentes; la resistencia a todos ellos requeriría que, en un mismo virus, ocurrieran múltiples mutaciones específicas, un evento enormemente improbable.

1.3 ¿CÓMO ESTUDIAN LA VIDA LOS CIENTÍFICOS?

La ciencia de la biología comprende muchas áreas de investigación diferentes, y cada una de ellas requiere distintos tipos de conocimiento especializado. De hecho, la biología no es un campo simple, sino muchos, ligados mediante la sorprendente complejidad de la vida.

Biosfera	Toda la vida sobre la Tierra y las porciones no vivientes de la Tierra que sostienen la vida	 Superficie de la Tierra
Ecosistema	Una comunidad junto con su entorno no viviente	 serpiente, antilope americano, halcón, arbustos, césped, rocas, río
Comunidad	Poblaciones de diferentes especies que viven en la misma área e interactúan mutuamente	 serpiente, antilope americano, halcón, arbustos, césped
Especies	Todos los organismos que son similares como para cruzarse y tener una descendencia viable	 manada de antilopes americanos
Población	Todos los miembros de una especie que viven en la misma área	
Organismo multicelular	Una cosa viviente individual compuesta de muchas células	 antilope
Sistema orgánico	Dos o más órganos que funcionan en conjunto en la ejecución de una función corporal específica	 sistema digestivo
Órgano	Una estructura en general compuesta de varios tipos de tejido que forma una unidad funcional	 estómago
Tejido	Un grupo de células similares que realizan una función específica	 tejido epitelial
Célula	La unidad anatómica y funcional mas pequeña de vida	 eritrocito célula epitelial neurona
Molécula	Una combinación de átomos	 agua glucosa ADN
Átomo	La partícula más pequeña de un elemento que conserva las propiedades de dicho elemento	 hidrógeno carbono nitrógeno oxígeno

▲ **FIGURA 1-10 Niveles de organización biológica** Cada nivel proporciona bloques constructores para el que está arriba de él, que tiene nuevas propiedades surgidas a partir de la interacción de los niveles inferiores.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Qué cambio ambiental actual, en proceso, es probable que afecte a toda la biosfera?

La vida se puede estudiar en diferentes niveles

Observa los niveles de organización que comprende la vida sobre la Tierra (**FIG. 1-10**). Los biólogos realizan investigación casi en todo nivel, desde las complejas moléculas biológicas como el

ADN, hasta ecosistemas enteros (por ejemplo, cómo los bosques pueden alterarse por el cambio climático).

Cada nivel de organización ofrece un cimiento para el que está sobre él, y cada nivel superior tiene propiedades nuevas,

más incluyentes. Toda la materia consta de **elementos**, sustancias que no pueden descomponerse o convertirse en otras más simples. Un **átomo** es la partícula más pequeña de un elemento que conserva todas las propiedades de dicho elemento. Por ejemplo, un diamante es una forma del elemento carbono. La unidad más pequeña posible de un diamante es un átomo de carbono individual. Los átomos pueden combinarse en formas específicas para formar **moléculas**; por ejemplo, un átomo de oxígeno puede combinarse con dos átomos de hidrógeno para formar una molécula de agua. Las moléculas biológicas complejas que contienen átomos de carbono, como las proteínas y el ADN, forman los bloques constructores de las células, que son las unidades básicas de la vida. Aunque muchos organismos existen como células individuales, en los organismos multicelulares, células de un tipo similar pueden combinarse para formar **tejidos**, como el tejido epitelial que recubre el estómago. Diferentes tipos de tejidos, a su vez, se unen para formar unidades funcionales llamadas **órganos**, como todo el estómago. El agrupamiento de dos o más órganos que funcionan en conjunto para realizar una función corporal específica se llama **sistema orgánico**; por ejemplo, el estómago es parte del sistema digestivo. Los sistemas de órganos se combinan dentro de organismos multicelulares complejos para realizar las actividades de la vida.

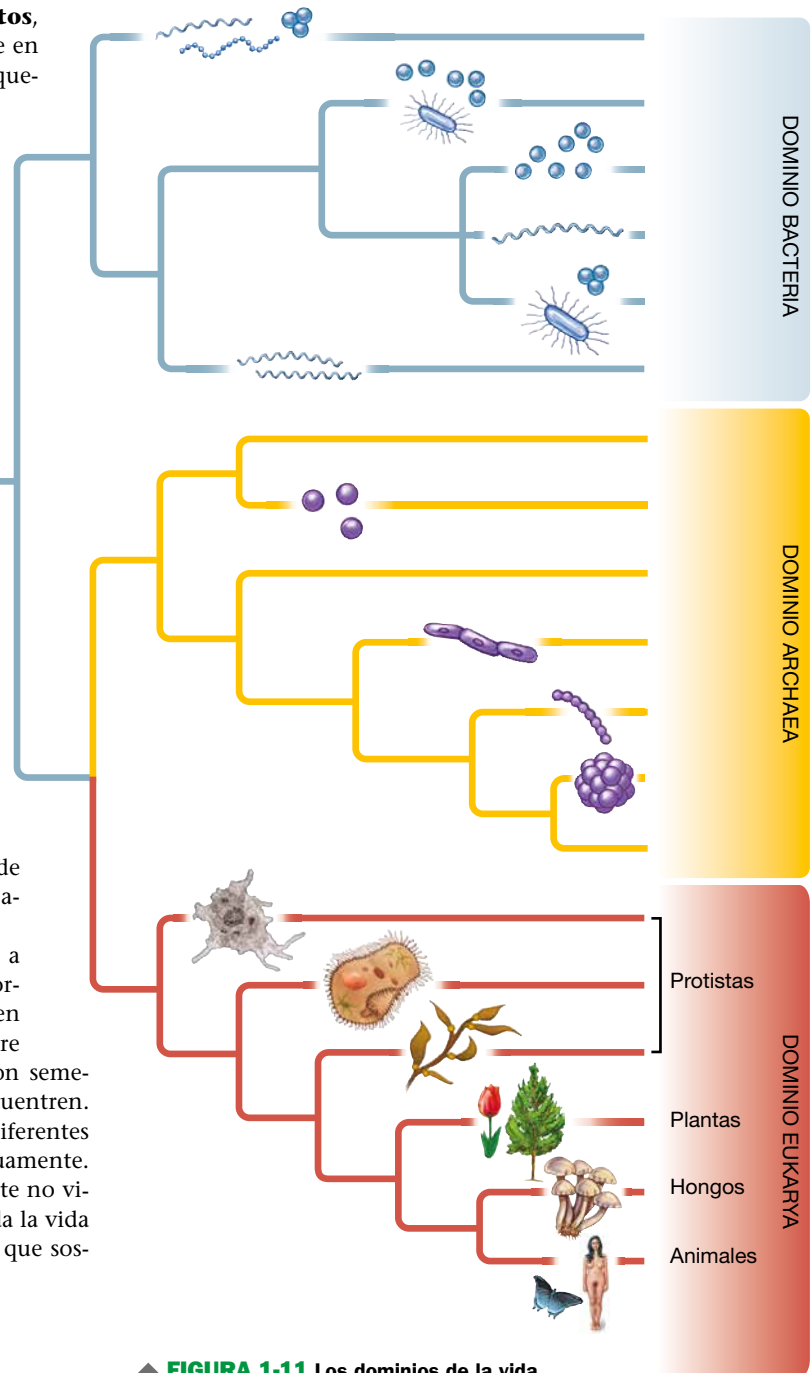
Los niveles de organización también se extienden a grupos de organismos. Una población es un grupo de organismos del mismo tipo (la misma especie) que viven en un área definida en la cual interactúan y se cruzan entre sí. Una especie consta de todos los organismos que son semejantes como para cruzarse, sin importar dónde se encuentren. Una **comunidad** se forma mediante poblaciones de diferentes especies que viven en la misma área e interactúan mutuamente. Un **ecosistema** consta de una comunidad y el ambiente no viviente que la rodea. Por último, la **biosfera** incluye toda la vida sobre la Tierra y las porciones no vivientes de la Tierra que sostienen la vida.

Los biólogos clasifican los organismos con base en sus relaciones evolutivas

Aunque todas las formas de vida comparten ciertas características, la evolución ha producido una sorprendente variedad de estas formas. Los científicos clasifican los organismos con base en sus parentescos evolutivos, y los colocan en tres grupos principales, o **dominios**: Bacteria, Archaea y Eukarya (**FIG. 1-11**).

Esta clasificación refleja diferencias fundamentales entre tipos de células. Los miembros de Bacteria y Archaea constan de una sola célula simple. Sin embargo, a nivel molecular, existen diferencias fundamentales entre ellas que indican que sólo están relacionadas de manera lejana. En contraste con las células simples de Bacteria y Archaea, los miembros de Eukarya tienen cuerpos compuestos por una o más células en extremo complejas. El

PRIMERAS CÉLULAS



▲ FIGURA 1-11 Los dominios de la vida

dominio Eukarya incluye una colección diversa de organismos que de manera colectiva se conocen como *protistas* y los hongos, plantas y animales. (En la Unidad 3 aprenderás mucho más acerca de la increíble diversidad de la vida y de cómo evolucionó.)

El tipo de célula distingue a Bacteria y Archaea de Eukarya

Todas las células están rodeadas por una delgada hoja de moléculas llamada **membrana plasmática** (véase Fig. 1-1). Todas contienen el material hereditario ADN. Todas las células contienen estructuras que les permiten realizar funciones específicas y las

células eucariotas contienen **organelas** las cuales cumplen funciones específicas y únicas como por ejemplo degradación de materiales, producción de energía en forma de ATP.

Existen dos tipos fundamentalmente diferentes de células: eucariontes y procariontes. Las células **eucariontes** son en extremo complejas y contienen varios organelos, los cuales pueden tener una o dos membranas (núcleo, mitocondria y cloroplasto). El término “eucarionte” viene de las palabras griegas que significan “verdadero” (*eu*) y “núcleo” (*kary*). Como el nombre sugiere, el **núcleo**, un organelo encerrado en membrana que contiene el ADN de la célula, es una característica destacada de las células eucariontes (véase la Fig. 1-1). Todos los miembros de Eukarya están compuestos por células eucariontes. Las células **procariontes**, que abarcan los dominios Bacteria y Archaea, son mucho más simples y por lo general más pequeñas que las células eucariontes, y carecen de organelos encerrados por membranas. Como su nombre sugiere [que significa “antes” (*pro*) del núcleo], el ADN de las células procariontes no está confinado dentro de un núcleo se encuentra en la región nucleoide. Aunque no son visibles a simple vista, las formas más abundantes de vida se encuentran en los dominios Bacteria y Archaea, formados por completo de células procariontes.

La multicelularidad ocurre sólo entre Eukarya

Los miembros de los dominios Bacteria y Archaea son unicelulares. Aunque algunos forman cadenas, marañas o biopelículas (delgadas capas de bacterias), existe relativamente poca comunicación, cooperación u organización entre ellas a comparación de los organismos multicelulares, que sólo se encuentran entre Eukarya. A pesar de que los protistas son eucariontes y muchos son unicelulares, todas las plantas y animales, y casi todos los hongos, son multicelulares; sus vidas dependen de la comunicación íntima y de la cooperación entre numerosas células especializadas.

Los biólogos usan el sistema binomial para nombrar organismos

Para proporcionar un nombre científico único para cada forma de vida, los biólogos usan un **sistema binomial** (literalmente “dos nombres”) que consta del género (un grupo de especies estrechamente relacionadas) y la especie. El nombre del género inicia con mayúscula y ambos nombres se escriben en itálica, con base en raíces latinas o griegas. El animal de la Figura 1-2 tiene el nombre común “pulga de agua”, pero existen muchos tipos de pulgas de agua, y las personas que las estudian necesitan ser precisas. De modo que a esta pulga de agua se le ha dado el nombre científico *Daphnia longispina*, que la coloca en el género *Daphnia* (que incluye muchas especies similares de pulgas de agua) y la especie *longispina* (que se refiere a su larga espina). Las personas se clasifican como *Homo sapiens*; los seres humanos son los únicos miembros sobrevivientes del género.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los niveles de organización biológica?
- explicar cómo los científicos nombran y categorizan diversas formas de vida?
- describir las diferencias fundamentales entre células procariontes y eucariontes?

1.4 ¿QUÉ ES CIENCIA?

La **ciencia** puede definirse como la investigación sistemática, mediante observación y experimentación, de todos los aspectos del universo físico.

La ciencia se basa en principios generales subyacentes

Existen tres principios básicos que proporcionan el cimiento para la investigación científica. El primero es que todos los eventos pueden rastrearse hasta causas naturales. En tiempos antiguos, en contraste, era común creer que fuerzas supernaturales eran responsables de los eventos naturales que parecían desafiar la explicación. Los antiguos griegos explicaron los relámpagos como armas lanzadas por el dios Zeus y atribuyeron las convulsiones epilépticas a una visita de los dioses. En la actualidad, la ciencia dice que los relámpagos son descargas eléctricas masivas, y que la epilepsia es un trastorno cerebral causado por disparos incontrolables de células nerviosas. La ciencia es una búsqueda interminable para descubrir las causas de los fenómenos que todavía no se entienden.

El segundo principio de la ciencia es que las leyes naturales no cambian con el correr del tiempo o la distancia. Las leyes de la gravedad, por ejemplo, son las mismas hoy día que hace 10 mil millones de años, y se aplican en todas partes del Universo.

El tercer principio es que los hallazgos científicos son “neutros”. La ciencia, en su forma ideal, ofrece hechos que son independientes de valores subjetivos; en otras palabras, los datos científicos existen al margen de cualquier sistema de creencia. Por ejemplo, la ciencia puede describir con detalle los eventos que ocurren cuando un óvulo humano es fertilizado, pero no puede decir si un óvulo fecundado es una persona.

El método científico es una importante herramienta para la investigación científica

Para aprender acerca del mundo, los científicos de muchas disciplinas, incluida la biología, usan alguna versión del **método científico**. Éste consta de seis elementos interrelacionados: *observación*, *preguntas*, *hipótesis*, *predicción*, *experimento* y *conclusión*. La investigación científica comienza con la **observación** de un fenómeno específico. La observación, a su vez, conduce a una **pregunta**: “¿Qué causó esto?” Después de estudiar con detalle investigaciones anteriores, pensar y con frecuencia conversar con colegas, el investigador plantea una hipótesis. Una **hipótesis** es una propuesta de explicación para el fenómeno, con base en la evidencia disponible. Para ser útil, la hipótesis debe conducir a una **predicción**, que es el resultado esperado de poner a prueba si la hipótesis es correcta. La predicción se pone a prueba mediante observaciones adicionales cuidadosamente diseñadas o manipulaciones muy controladas llamadas **experimentos**. Los experimentos producen resultados que o apoyan o refutan la hipótesis, lo que permite al científico llegar a una **conclusión** acerca de si la hipótesis es o no válida. Para que la conclusión sea válida, el experimento y sus resultados deben ser repetibles, no sólo por el investigador original, sino también por otros.

En la vida diaria se emplean versiones menos formales del método científico. Por ejemplo, supón que se te hizo tarde para

una cita importante, de modo que corres a tu auto, giras la llave de encendido y haces la *observación* de que el auto no arranca. Tu *pregunta*, “¿Por qué no enciende el auto?”, te conduce a una *hipótesis*: la batería está muerta. Esto conduce a la *predicción* de que pasar corriente a la batería resolverá el problema. Tú *experimentas* al conectar tu batería a la del auto de tu compañero mediante unos cables. ¿El resultado? Tu auto arranca de inmediato, lo que conduce a la *conclusión* de que tu experimento apoyó tu hipótesis acerca de la batería muerta de tu auto.

Los biólogos ponen a prueba hipótesis con el uso de experimentos controlados

En los experimentos controlados se establecen dos tipos de situaciones. Una es una situación de referencia, o **control**, en la que todos los posibles factores se mantienen constantes. La otra es la situación experimental, donde un factor, la **variable**, es manipulada para poner a prueba la hipótesis de que esta variable es la causa de una observación. Con frecuencia, la manipulación cambia de forma inadvertida más de un factor. En el anterior ejemplo del auto, pasar corriente al auto pudo tanto haber entregado una carga a la batería como quitado algo de corrosión de la terminal de la batería, lo que evitaban que entregara potencia: tu batería en realidad podría estar completamente cargada. En los experimentos reales, los científicos deben controlar todos los posibles efectos de cualquier manipulación que realicen, de modo que con frecuencia se necesita más de un control.

Los experimentos científicos válidos deben ser repetibles tanto por el investigador como por otros científicos. Para ayudar a garantizar esto, un investigador realiza múltiples repeticiones de un experimento, establece varias réplicas de cada grupo control y un igual número de grupos experimentales. Los datos de las situaciones de control y experimental con frecuencia se comparan usando *estadísticas*, fórmulas matemáticas que pueden ayudar a interpretar y extraer conclusiones de varios tipos de mediciones numéricas. La estadística puede determinar la probabilidad de que la diferencia entre los grupos de control y experimental surja por puro azar. Si las pruebas estadísticas demuestran que la posibilidad es improbable, la diferencia entre los grupos se describe como *estadísticamente significativa*.

La ciencia también debe comunicarse, o es inútil. Los buenos científicos publican sus resultados, y explican sus métodos con detalle para que otros puedan repetir y construir sobre sus experimentos. Francesco Redi reconoció esto en el siglo XVII, cuando registró con detalle los métodos de su clásico experimento controlado que puso a prueba la hipótesis de que las moscas hacían que sobre la carne podrida aparecieran gusanos (véase el “¿Cómo sabes eso? Los experimentos controlados ofrecen datos confiables”, en la página 12).

La experimentación que utiliza variables y controles es poderosa, pero es importante reconocer sus limitaciones. En particular, los científicos rara vez pueden estar seguros de que han controlado *todas* las posibles variables o realizado todas las manipulaciones que pudieran refutar sus hipótesis. Por tanto, la ciencia obliga a que las conclusiones siempre estén sujetas a revisión si nuevos experimentos u observaciones las contradicen.

Las teorías científicas se han puesto a prueba concienzudamente

Los científicos usan la palabra “teoría” en una forma que difiere de su uso diario. Si el Dr. Watson le pregunta a Sherlock

¿TE HAS PREGUNTADO...

Moscas de la fruta, bacterias de manantiales termales, medusas, monstruos de Gila,

espinas de cadillo: ¿por qué estudiar estas formas de vida oscuras? De hecho, la investigación de estos organismos, y muchos otros, ha mejorado la vida de las personas.

Las moscas de la fruta, por ejemplo, se han usado durante más de 100 años para estudiar cómo los genes influyen los rasgos. Sus genes son tan similares a los de los seres humanos que muchas enfermedades genéticas humanas pueden investigarse en cierta medida en estas moscas, un par de las cuales puede producir en pocas semanas varios cientos de descendientes genéticamente idénticos.

Una bacteria oscura de un manantial termal en el parque nacional Yellowstone es la fuente de una proteína vital para un proceso que copia ADN con rapidez. Gracias a

este descubrimiento, la cantidad de ADN en pocas células dérmicas dejadas en una escena criminal ahora puede generar una muestra suficiente para compararse con el ADN de un sospechoso. Una proteína fluorescente verde descubierta en una medusa puede unirse a un gen, proteína o virus y hacerlo brillar, lo que permite a los investigadores monitorizar su actividad. Una proteína que se encontró en la saliva venenosa del monstruo de Gila se aprobó en 2005 como medicamento para ayudar a los diabéticos a mantener más constantes los niveles de azúcar sanguíneos. ¿Y a qué condujo el examen microscópico de una espina? A la inspiración para el Velcro.

Algunas personas critican a los gobiernos por fondear la investigación de temas que parecen oscuros, como qué hace brillar a las medusas. Pero nadie puede predecir a dónde conducirán dichos estudios; incluso líneas de investigación que parecen ser callejones sin salida ofrecen inspiración inesperada y valiosa.

por qué los científicos estudian organismos oscuros?



Monstruo de Gila

Holmes: “¿Tiene alguna teoría acerca del perpetrador de este acto nauseabundo?”, en términos científicos le estaría pidiendo a Holmes una hipótesis: una propuesta de explicación con base en pistas que ofrece la evidencia incompleta. En contraste, una **teoría científica** es una explicación general y confiable de importantes fenómenos naturales que se desarrollaron mediante observaciones y experimentos extensos y reproducibles. En resumen, una teoría científica se describe mejor como una **ley natural**, un principio básico derivado del estudio de la naturaleza que nunca se ha refutado mediante investigación científica. Por ejemplo, teorías científicas como la teoría atómica (de que toda la materia está compuesta de átomos) y la teoría de la gravitación (de que los objetos ejercen atracción mutua) son fundamentales para la ciencia de la física. Del mismo modo, la **teoría celular** (de que todos los organismos vivos están compuestos por

células) y la teoría de la evolución son fundamentales para el estudio de la biología.

Los científicos describen los principios fundamentales como “teorías” en lugar de como “hechos”, porque incluso las teorías científicas pueden refutarse o falsificarse. Si surge evidencia convincente que vuelve inválida una teoría científica, ésta debe modificarse o descartarse. Un ejemplo moderno de la necesidad de modificar los principios básicos a la luz de nueva evidencia científica es el descubrimiento de los priones, que son proteínas infecciosas (véase el Capítulo 3). Antes de la década de 1980, todos los agentes patógenos infecciosos conocidos se copiaban a sí mismos usando instrucciones del material genético. Entonces, en 1982, el neurólogo Stanley Prusiner publicó evidencia de que la tembladera (una enfermedad infecciosa de las ovejas que causa degeneración cerebral) en realidad es disparada y transmitida por una proteína y no tiene material genético. Las proteínas infecciosas eran desconocidas para la ciencia, y los resultados de Prusiner fueron tomados con descrédito generalizado. Se requirieron casi dos décadas de mayor investigación para convencer a la mayoría de la comunidad científica de que una proteína sola podría actuar como un agente patógeno infeccioso. Ahora se sabe que los priones causan encefalopatía espongiforme vacuna y dos mortales trastornos cerebrales humanos. Stanley Prusiner recibió el Premio Nobel de Fisiología o Medicina por su trabajo pionero. La ciencia se basa en la premisa de que incluso los principios científicos básicos pueden modificarse a la luz de nuevos datos. Al aceptar los priones como proteínas infecciosas, los científicos mantuvieron la integridad del proceso científico al mismo tiempo que expandieron la comprensión de cómo pueden ocurrir las enfermedades.

La investigación científica en marcha continuamente pone a prueba las teorías científicas. Ésta es una gran diferencia entre los principios científicos y las doctrinas basadas en la fe (como el creacionismo), las cuales son imposibles de probar o refutar y por ende caen fuera del ámbito de la ciencia.

Las teorías científicas involucran razonamiento tanto inductivo como deductivo

Las teorías científicas surgen mediante **razonamiento inductivo**, el proceso de crear una generalización amplia con base en muchas observaciones que la apoyan y ninguna que la contradice. Por ejemplo, la teoría celular surge a partir de la observación de que todos los organismos que poseen las características de la vida están compuestos por una o más células y que nada que no esté compuesto por células comparte todos estos atributos.

Una vez formulada una teoría científica, puede usarse para apoyar el razonamiento deductivo. En ciencia, el **razonamiento deductivo** comienza con una generalización bien apoyada y la usa para generar hipótesis acerca de cómo resultará un experimento u observación específicos. Por ejemplo, con base en la teoría celular, si un científico descubre una nueva entidad que muestre todas las características de la vida, puede hipotetizar con confianza que estará compuesta por células. Desde luego, el nuevo organismo debe examinarse con cuidado para confirmar su estructura celular.

La ciencia es una labor humana

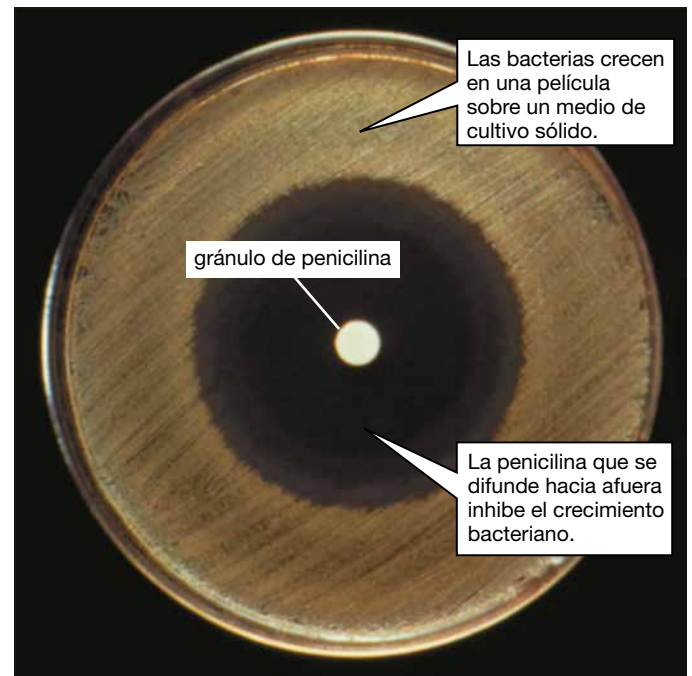
Los científicos son personas, impulsadas por el orgullo, los temores y la ambición común a la humanidad. Los accidentes, las suposiciones afortunadas, las controversias con científicos

competidores y, desde luego, la curiosidad intelectual de científicos individuales contribuirán a los avances científicos. Incluso los errores pueden tener un papel. Considera un caso real.

Los microbiólogos con frecuencia estudian cultivos puros: un solo tipo de bacteria crece en platos estériles cubiertos, libres de contaminación de otras bacterias y mohos. Al primer signo de contaminación, un cultivo generalmente se desecha, con frecuencia con murmullos de técnica descuidada. Sin embargo, a finales de la década de 1920, el bacteriólogo escocés Alexander Fleming convirtió un cultivo bacteriano arruinado en uno de los mayores avances médicos de la historia.

Uno de los cultivos de Fleming se contaminó con un moho (un tipo de hongo) llamado *Penicillium*. Pero, en lugar de desear el plato, Fleming observó que ninguna bacteria creció cerca del moho (FIG. 1-12). Él planteó la pregunta: “¿Por qué no crecen bacterias en esta región?” Entonces Fleming formuló la hipótesis de que *Penicillium* libera una sustancia que mata bacterias, y predijo que una solución en la que el hongo creciera contendría esta sustancia y mataría bacterias. Para poner a prueba esta hipótesis, Fleming realizó un experimento. Cultivó *Penicillium* en un caldo nutritivo líquido y luego filtró el hongo y vertió algo del caldo libre de moho en un plato con un cultivo bacteriano puro. Con seguridad, algo en el líquido mató a las bacterias, lo cual apoyó su hipótesis. Esto (y más experimentos que confirmaron este resultado) condujo a la conclusión de que *Penicillium* secreta una sustancia que mata bacterias. Mayor investigación acerca de estos extractos de hongos resultó en la producción del primer antibiótico: la penicilina.

Los experimentos de Fleming son un ejemplo clásico del método científico, pero nunca habría ocurrido sin la combinación de un error, una observación azarosa y la curiosidad por explorarlo. El resultado ha salvado millones de vidas. Como dijo el



▲ **FIGURA 1-12 La penicilina mata bacterias** Alexander Fleming observó igual inhibición del crecimiento bacteriano alrededor de colonias de hongo *Penicillium*.

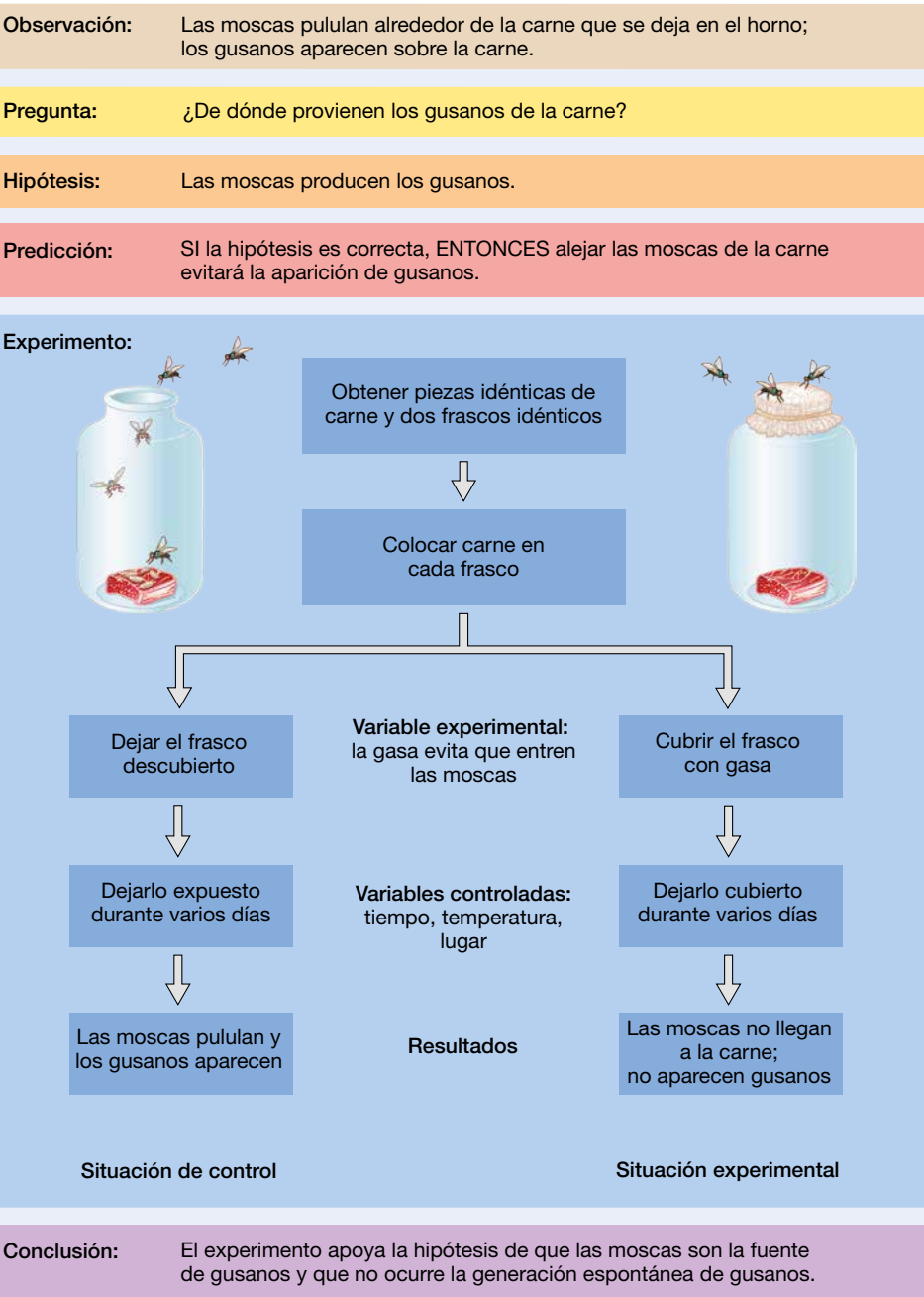
¿CÓMO
SABES ESO?

Los experimentos controlados ofrecen datos confiables

Un experimento clásico del médico italiano Francesco Redi (1621-1697) demuestra bellamente el método científico y ayuda a ilustrar el principio científico básico de que todos los eventos pueden rastrearse hasta causas naturales. Redi investigó por qué los gusanos (larvas de mosca) aparecen sobre carne podrida. En la época de Redi se desconocía la refrigeración, y la carne se almacenaba en el horno. Muchas personas de aquella época creían que la aparición de gusanos sobre la carne era evidencia de **generación espontánea**, el surgimiento de vida a partir de materia no viva.

Redi *observó* que las moscas pululaban alrededor de la carne fresca y que los gusanos aparecían sobre la carne después de algunos días. Él se *preguntó* de dónde provenían los gusanos. Entonces planteó una *hipótesis* para poner a prueba: las moscas producen los gusanos. Esto condujo a la *predicción* de que mantener las moscas lejos de la carne evitaría la aparición de gusanos. En su *experimento*, Redi quiso poner a prueba una variable: el acceso de las moscas a la carne. Por tanto, colocó trozos similares de carne en cada uno de dos frascos transparentes. Dejó un frasco abierto (el frasco de control) y cubrió el otro con gasa para mantener fuera las moscas (el frasco experimental). Hizo su mejor esfuerzo para mantener iguales todas las otras condiciones (por ejemplo, el tipo de frasco, el tipo de carne y la temperatura). Después de algunos días, observó gusanos sobre la carne en el frasco abierto pero ninguno en la carne del frasco cubierto. Redi *concluyó* que su hipótesis era correcta y que los gusanos se producían por las moscas, no por la carne no viva (**FIG. E1-1**). Sólo a través de éste y otros experimentos controlados pudieron enterrarse las viejas creencias de la *generación espontánea*.

En la actualidad, más de 300 años después, el método científico todavía se usa. Considera los experimentos de Malte Andersson, quien investigó las elecciones de apareamiento de las hembras del obispo colilargo. Andersson *observó* que los machos, mas no las hembras, de los obispo colilargo tienen colas extravagantemente largas, que despliegan mientras vuelan a través de las sabanas africanas. Andersson planteó la *pregunta*: ¿por qué los machos tienen colas tan largas? Su *hipótesis* fue que las hembras prefieren copular con machos de cola larga, y por ello estos machos tienen más descendencia, la cual hereda sus genes para colas largas. Andersson *predijo* que, si su hipótesis era correcta, más hebras construirían nidos



▲ **FIGURA E1-1** El experimento de Francesco Redi ilustra el método científico

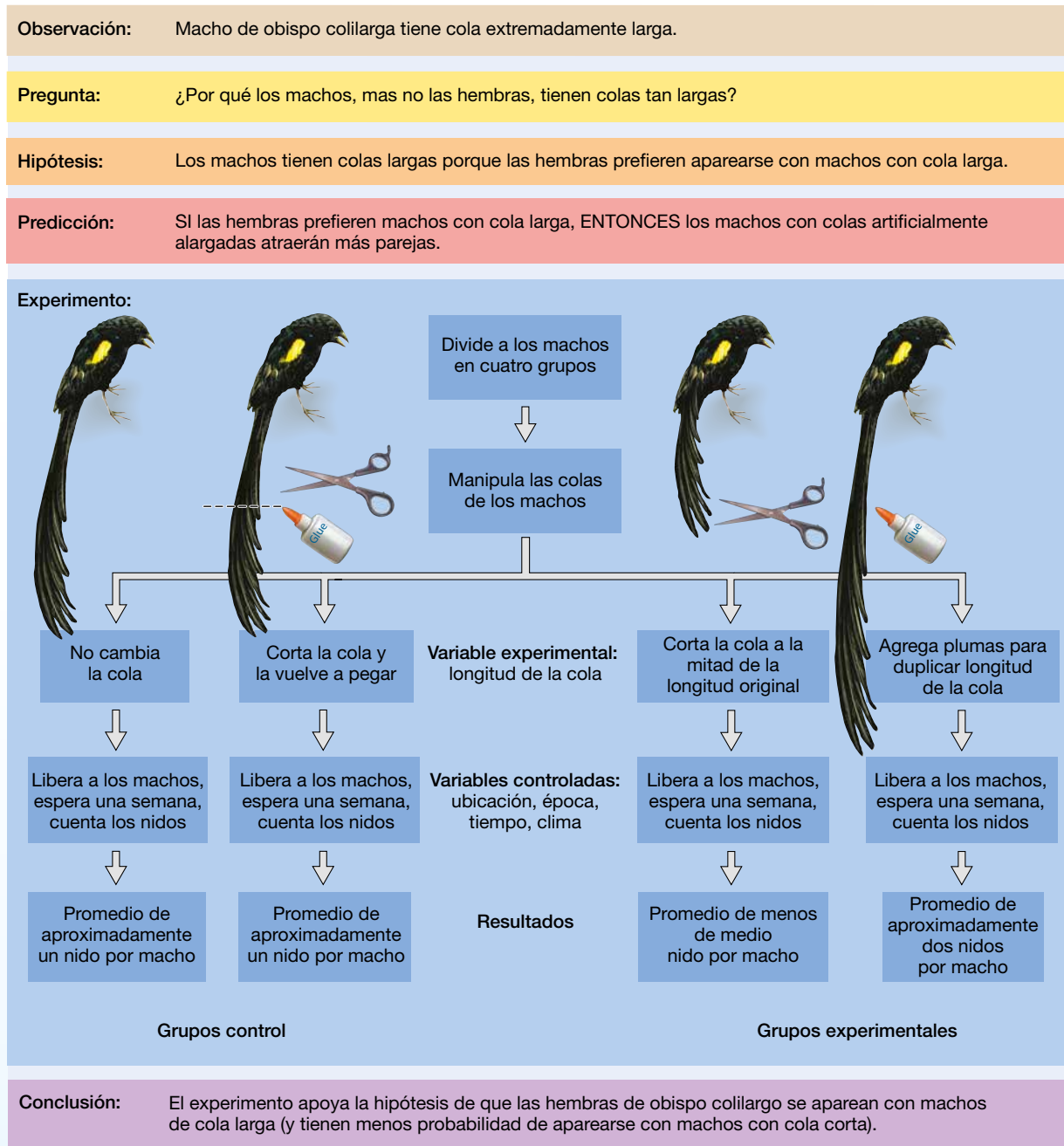
en los territorios de los machos con colas alargadas de manera artificial, que en los territorios de los machos con colas acortadas artificialmente. Para poner a prueba esto, capturó a algunos machos, les cortó las colas aproximadamente a la mitad de su longitud original, y los liberó (grupo *experimental 1*). Tomó otro grupo de machos y les pegó las

plumas que había removido del primer grupo, lo que creó colas excepcionalmente largas (grupo *experimental 2*). Luego, en el grupo *control 1*, cortó plumas de la cola pero luego las pegó de vuelta en su lugar (para controlar los efectos de capturar las aves y manipular sus plumas). En el grupo *control 2*, simplemente capturó y liberó un grupo de machos

para controlar los cambios comportamentales causados por el estrés de ser atrapado y manipulado. Más tarde, Andersson contó el número de nidos que construyeron las hembras en el territorio de cada macho, lo que indicó cuántas hembras habían copulado con dicho macho. Descubrió que los machos con colas alargadas tuvieron más nidos en sus

territorios, los machos con colas acortadas tuvieron menos, y los machos de control (con colas de longitud normal, sin tocar o manipuladas) tuvieron un número intermedio (**FIG. E1-2**). Andersson *concluyó* que sus resultados apoyaban la hipótesis de que las hembras de obispo colilargo prefieren copular con machos de cola larga.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿El experimento de Redi (Fig. E1-1) demuestra de manera convincente que las moscas producen gusanos? ¿Qué tipo de experimento de seguimiento ayudaría a confirmar la fuente de los gusanos?



▲ **FIGURA E1-2** El experimento de Malte Andersson

microbiólogo francés, Louis Pasteur: “el azar favorece a las mentes preparadas”.

El conocimiento de la biología ilumina la vida

Algunas personas consideran a la ciencia como una actividad deshumanizante, pues piensan que una comprensión muy profunda del mundo roba la maravilla y el asombro. Nada podría estar más lejos de la verdad. Por ejemplo, observa las flores del



▲ **FIGURA 1-13** Adaptaciones en las flores del altramuz azul Comprender la vida ayuda a las personas a notar y apreciar las pequeñas maravillas a sus pies. (Inserto) Una flor de altramuz azul deposita polen sobre el abdomen de una abeja obrera.

altramuz azul. Sus dos pétalos inferiores forman un tubo que rodea las partes reproductivas masculina y femenina (**FIG. 1-13**). En las flores jóvenes, el peso de una abeja sobre este tubo fuerza el polen (que porta espermatozoides) fuera del tubo hacia el abdomen de la abeja. En las flores del altramuz viejo, que están listas para ser fertilizadas, la parte femenina crece y emerge a través del extremo del tubo. Cuando una abeja cargada con polen la visita, deposita algo de polen sobre el órgano femenino, lo que permite que el altramuz azul produzca las semillas de su siguiente generación.

¿Estos conocimientos desmerecen nuestra apreciación del altramuz azul? Para nada. Hay mayor deleite al observar y entender la forma y función entrelazadas de abeja y flor que resultó conforme estos organismos evolucionaron juntos. Poco después de aprender el mecanismo de polinización del altramuz azul, dos de los autores de este libro se acucillaron junto a un altramuz azul silvestre para observar lo que ocurría. Un anciano que pasaba se detuvo para preguntar qué miraban con tanta intensidad. Escuchó con interés mientras le explicaban acerca de lo que ocurría cuando una abeja aterrizaba en los pétalos del altramuz e inmediatamente se fue a observar otro parche de altramuces azules donde forrajeaban las abejas. Él, también, percibió la sensación aumentada de aprecio y asombro que viene con la comprensión.

A lo largo de este texto intentaremos transmitir que la biología no es sólo otro conjunto de hechos a memorizar. Es una vía para entenderte a ti mismo y la vida que te rodea. También es importante reconocer que la biología no es una obra completada, sino una exploración en marcha. Como dijo Alan Alda, mejor conocido por interpretar a “Hawkeye” en la serie de televisión *M*A*S*H*: “con cada puerta de la naturaleza que abrimos a empujones, 100 nuevas puertas se vuelven visibles”.

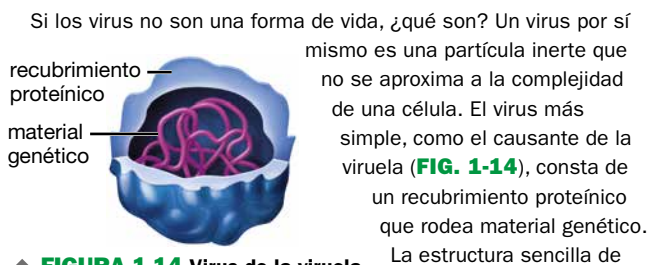
COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los principios que subyacen a la ciencia?
- delinear el método científico?
- explicar por qué los controles son importantes en los estudios biológicos?
- explicar por qué los principios científicos fundamentales se llaman teorías?
- distinguir entre razonamiento inductivo y deductivo?

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Las fronteras de la vida



▲ **FIGURA 1-14** Virus de la viruela

Si los virus no son una forma de vida, ¿qué son? Un virus por sí mismo es una partícula inerte que no se aproxima a la complejidad de una célula. El virus más simple, como el causante de la viruela (**FIG. 1-14**), consta de un recubrimiento proteínico que rodea material genético. La estructura sencilla de

los virus, junto con sorprendentes avances en biotecnología, permitieron que investigadores sintetizaran virus en el laboratorio. Han logrado esto usando el plano contenido en el material genético viral y químicos que se compran con facilidad. El primer virus en ser sintetizado fue el pequeño poliovirus simple. Esta hazaña la logró en 2002 Eckard Wimmer y colaboradores en la Stony Brook University, quien tituló su trabajo “The Test-Tube Synthesis of a Chemical Called Poliovirus” (Síntesis en tubo de ensayo de un químico llamado poliovirus).

¿Estos investigadores crearon vida en el laboratorio? Algunos científicos dirían “sí”, al definir la vida por su capacidad para copiarse a sí misma y evolucionar. El mismo Wimmer describe los virus como entidades que cambian entre una fase no viviente afuera de la célula y una fase viviente adentro. Aunque la mayoría de los científicos está de acuerdo en que los virus no están vivos y sostiene la definición de vida presentada en este texto, la controversia continúa. Como dice el virólogo Luis Villarreal: “los virus son parásitos que bordean la frontera entre vida y materia inerte”.

CONSIDERA ESTO Cuando Wimmer y colaboradores anunciaron que habían sintetizado el poliovirus, crearon considerable controversia. Algunas personas temieron que virus mortales y enormemente contagiosos podrían sintetizarse por parte de bioterroristas. Los investigadores respondieron que ellos sólo estaban aplicando el conocimiento y las técnicas actuales para demostrar el principio de que los virus básicamente son entidades químicas que pueden sintetizarse en el laboratorio. ¿Crees que los científicos deberían sintetizar virus u otros agentes que puedan causar enfermedades infecciosas? ¿Cuáles son las implicaciones de prohibir dicha investigación?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

1.1 ¿Qué es la vida?

Los organismos adquieren y usan materiales y energía. Los materiales se obtienen a partir de otros organismos o del ambiente no viviente, y se reciclan de manera repetida. La energía debe capturarse continuamente de la luz solar por parte de los organismos fotosintéticos, cuyos cuerpos suministran energía a todos los demás organismos. Los organismos, de manera activa, también mantienen organizada la complejidad, perciben y responden a los estímulos, crecen, se reproducen y, de manera colectiva, evolucionan.

1.2 ¿Qué es evolución?

Evolución es la teoría científica de que los organismos modernos descienden, con cambios, de organismos anteriores. La evolución ocurre como consecuencia de (1) diferencias genéticas, que originalmente surgieron como mutaciones, entre los miembros de una población; (2) herencia de estas diferencias a los descendientes, y (3) selección natural de las diferencias que producen las mejores adaptaciones al ambiente de los organismos.

1.3 ¿Cómo estudian la vida los científicos?

Los científicos identifican una jerarquía de niveles de organización, cada uno más abarcador que los que están bajo él (véase Fig. 1-10). Los biólogos categorizan los organismos en tres dominios: Archaea, Bacteria y Eukarya. Los miembros de Archaea y Bacteria constan de células procariontes unicelulares, pero los distinguen diferencias moleculares fundamentales. Los miembros de Eukarya están compuestos por una o más células eucariontes. A los organismos se les asignan nombres científicos que identifican a cada uno como una especie única dentro de un género específico.

1.4 ¿Qué es ciencia?

La ciencia se basa en tres principios: (1) todos los eventos pueden rastrearse hasta causas naturales que pueden investigarse; (2) las leyes de la naturaleza son invariables, y (3) los hallazgos científicos son independientes de valores, excepto de honestidad para reportar los datos. El conocimiento en biología se adquiere a través del método científico, en el que una observación conduce a una pregunta que lleva a una hipótesis. La hipótesis genera una predicción que entonces se pone a prueba mediante experimentos controlados u observación precisa. Los resultados experimentales, que deben ser repetibles, conducen a una conclusión que o apoya o refuta la hipótesis. Una

teoría científica es una explicación general de fenómenos naturales desarrollados mediante experimentos y observaciones extensos y reproducibles.

Términos clave

ácido	membrana plasmática 8
desoxirribonucleico	método científico 9
(ADN) 4	molécula 8
adaptación 5	multicelular 2
átomo 8	mutación 5
biología 2	núcleo 9
biosfera 8	observación 9
célula 2	organelo 9
ciencia 9	organismo 2
comunidad 8	órgano 8
conclusión 9	población 4
control 10	predicción 9
dominio 8	pregunta 9
ecosistema 8	procarionte 9
elemento 8	razonamiento
especie 5	deductivo 11
eucarionte 9	razonamiento
evolución 4	inductivo 11
experimento 9	selección natural 5
extinción 6	sistema binomial 9
fotosíntesis 2	sistema orgánico 8
gen 5	tejido 8
generación espontánea 12	teoría celular 10
hipótesis 9	teoría científica 10
homeostasis 3	unicelular 2
ley natural 10	variable 10

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- La evolución
 - es una creencia.
 - es una teoría científica.
 - es una hipótesis.
 - nunca se observado en el mundo moderno.

2. ¿Cuál de los siguientes *no* es verdadero para la ciencia?
 - a. La ciencia se basa en la premisa de que todos los eventos pueden rastrearse hasta causas naturales.
 - b. La ciencia importante puede basarse sobre observaciones azarosas.
 - c. Una hipótesis básicamente es una suposición sabia.
 - d. Las teorías científicas pueden refutarse.
3. ¿Cuál de los siguientes *no* se aplica a las mutaciones?
 - a. Ocurren para causar cambios adaptativos en respuesta al ambiente.
 - b. Por lo general son dañinas o neutras.
 - c. Sólo se heredan si ocurren en un espermatozoide u óvulo.
 - d. Con frecuencia ocurren cuando se copia el ADN.
4. Los virus
 - a. tienen ADN confinado en un núcleo.
 - b. son relativamente raros comparados con los organismos vivientes.
 - c. no evolucionan.
 - d. pueden estar rodeados por membrana plasmática de su célula huésped.
5. ¿Cuál de los siguientes es verdadero?
 - a. La presencia de un núcleo celular distingue Bacteria de Archaea.
 - b. Todas las células están rodeadas por una membrana plasmática.
 - c. Todos los miembros de Eukarya son multicelulares.
 - d. Los virus son las células más simples.

Llena los espacios

1. Los organismos responden a _____. Los organismos adquieren y usan _____ y _____ del ambiente. Los organismos están compuestos por células cuya estructura es tanto _____ como _____. Colectivamente, los organismos _____ a lo largo del tiempo.
2. La partícula más pequeña de un elemento que conserva todas las propiedades de dicho elemento es un(a) _____. La unidad más pequeña de vida es la _____. Las células de un tipo específico dentro de organismos multicelulares se combinan para formar _____. Un(a) _____ consta de todos los organismos del mismo tipo dentro de una área definida. Un(a) _____ consta de todas las poblaciones que interactúan dentro de la misma área. Un(a) _____ consta de la comunidad y sus entornos no vivientes.
3. Un(a) _____ es una explicación general de los fenómenos naturales apoyada por pruebas y observaciones extensas y reproducibles. En contraste, un(a) _____ es una explicación propuesta para los eventos observados. Para responder preguntas específicas acerca de la vida, los biólogos usan un proceso general llamado _____.
4. Una teoría científica importante que explica por qué los organismos son al mismo tiempo tan similares y tan diversos es la teoría de _____. Esta teoría explica que la diversidad de la vida se originó principalmente a través del proceso de _____.
5. La molécula que guía la construcción y operación del cuerpo de un organismo se llama (término completo) _____, que se abrevia como _____. Esta gran molécula contiene segmentos discretos con instrucciones específicas; estos segmentos se llaman _____.

Preguntas de repaso

1. ¿Qué propiedades comparten todas las formas de vida?
2. ¿Por qué requieren energía los organismos? ¿De dónde proviene la energía?
3. Define *evolución* y explica las tres ocurrencias naturales que hacen inevitable la evolución.
4. ¿Cuáles son los tres dominios de la vida?
5. ¿Cuáles son algunas diferencias entre las células procariontes y las eucariontes? ¿En cuál dominio se encuentra cada una?
6. ¿Cuáles principios básicos subyacen a la investigación científica?
7. ¿Cuál es la diferencia entre una teoría científica y una hipótesis? ¿Por qué los científicos se refieren a los principios científicos básicos como “teorías” en lugar de como “hechos”?
8. ¿Qué factores controló Redi en su frasco abierto de carne? ¿Qué factores controló Andersson?
9. Explica las diferencias entre razonamiento inductivo y deductivo. ¿Cuál de estos procesos genera teorías científicas?
10. Menciona los pasos del método científico con una breve descripción de cada uno.

Aplicación de conceptos

1. ¿Qué mala interpretación hace que las personas desechen la evolución como “sólo una teoría”?
2. ¿Cómo necesitaría cambiar la definición de vida de este libro para permitir que los virus califiquen como formas de vida? ¿Y para que los priones fueran considerados vivos?
3. Revisa el experimento de Alexander Fleming que condujo al descubrimiento de la penicilina. ¿Cuál sería un control adecuado para el experimento en el que Fleming aplicó medio filtrado de un cultivo de *Penicillium* a placas de bacterias?
4. Explica un ejemplo en el que tu comprensión de un fenómeno aumente tu apreciación del mismo.
5. Usando el método científico para ayudarte a arrancar tu auto, si no funciona el pasarle corriente, ¿qué hipótesis pondrías a prueba a continuación?



UNIDAD 1

La vida de la célula

Las células individuales pueden ser complejos organismos interdependientes como este protista de agua dulce del género *Dendrocometes*. Una región de unión redondeada ancla la célula firmemente a las branquias de peces o crustáceos. Tentáculos, que parecen astas microscópicas, atrapan alimento conforme el agua pasa sobre ellos.

“Cualquier célula viviente lleva consigo las experiencias de mil millones de años de experimentación de sus ancestros.” - MAX DELBRÜCK

2 ÁTOMOS, MOLÉCULAS Y VIDA

ESTUDIO DE CASO

Átomos inestables desencadenados

UN TERREMOTO CON MAGNITUD

ÉPICA, 9.0 en la escala Richter, sacudió la costa noreste de Japón el 11 de marzo de 2011. Fue el más violento terremoto en la historia de ese país, y uno de los más poderosos jamás registrados a nivel mundial. Poco después, un tsunami producido por el terremoto impactó la planta nuclear Fukushima Daiichi en la costa oriental de Japón. Altísimas olas, de más de 15 metros de altura, inundaron la planta y apagaron su principal suministro eléctrico y los generadores de respaldo, lo que provocó la falla de su sistema de enfriamiento.

Los núcleos de los reactores nucleares como los de la planta de Fukushima contienen miles de barras de combustible formadas por tubos metálicos de circonio llenos con combustible de uranio. Dos gruesos vasos contenedores de acero rodean el núcleo de la planta, y continuamente se bombea agua alrededor de los vasos para absorber el intenso calor generado por las reacciones nucleares dentro de ellos. El agua caliente produce vapor, que se expande e impulsa las turbinas que generan electricidad.

Cuando la falta de energía apagó las bombas de agua de la planta, los operadores usaron equipo contra incendio para inyectar agua de mar en los vasos contenedores internos en un intento desesperado por enfriarlo. Pero sus esfuerzos fracasaron; el calor y la presión rompieron el vaso contenedor interno, lo que permitió que escaparan agua y vapor. La temperatura del núcleo subió hasta apro-

Secuelas de las explosiones en la planta nuclear de Fukushima, en Japón.



ximadamente 1000 °C, lo que fundió los tubos de circonio y liberó el combustible radiactivo en el vaso interior.

Debido a las temperaturas tan altas, el circonio reaccionó con el vapor para generar gas hidrógeno. Conforme aumentaron la presión del vapor y del hidrógeno, amenazaron con romper el vaso contenedor exterior. Para evitar esto, los operadores de la planta descar-garon a la atmósfera la mezcla, que también contenía elementos radiactivos de las barras de combustible fundidas. Conforme el gas hidrógeno caliente encontró oxígeno en la atmósfera, los dos se combinaron de manera explosiva, lo que destruyó partes de los edificios que alojaban los vasos contenedores (véase la fotografía de arriba). A pesar de la descarga, el intenso calor y la presión que generaba con el tiempo hicieron que la estructura contenedora externa tuviera fugas y desalojara agua contaminada al océano durante los meses posteriores al desastre. Oficiales evacuaron decenas de miles de personas que vivían en un radio de 20 kilómetros de la planta, y muchas villas cercanas permanecen deshabitadas.

¿Por qué se evacuó a las personas de sus hogares cuando se liberaron en la atmósfera gases radiactivos? ¿De qué están compuestos los átomos? ¿Cómo difieren los átomos de los elementos radiactivos de los elementos no radiactivos?

DE UN VISTAZO

- 2.1 ¿Qué son los átomos?
- 2.2 ¿Cómo interactúan los átomos para formar moléculas?
- 2.3 ¿Por qué el agua es tan importante para la vida?

2.1 ¿QUÉ SON LOS ÁTOMOS?

Si escribes “átomo” con un lápiz, formas las letras con grafito, una forma de carbono. Ahora imagina cortar el carbono en partículas cada vez más finas, hasta que todo lo que quede sea una sustancia dividida en sus subunidades básicas: átomos de carbono individuales, cada uno con la estructura única del carbono. Un átomo de carbono es tan pequeño que 100 millones de ellos colocados en hilera abarcarían menos de un centímetro.

Los átomos son las unidades estructurales básicas de los elementos

El carbono es un ejemplo de un **elemento**, una sustancia que no puede separarse en otras más simples ni convertirse en una sustancia diferente mediante **reacciones químicas** ordinarias (procesos que forman o rompen enlaces entre átomos). Los elementos, tanto solos como combinados con otros, forman toda la materia. Un **átomo** es la unidad más pequeña de un elemento, y cada átomo conserva todas las propiedades químicas de dicho elemento.

En la naturaleza se presentan 92 elementos diferentes. A cada uno se le otorga una abreviatura, su *símbolo atómico*, con base en su nombre (en ocasiones en latín; por ejemplo, el plomo es Pb, por *plumbum*). La mayoría de los elementos están presentes sólo en pequeñas cantidades en la biosfera, y relativamente pocos son esenciales para la vida sobre la Tierra. La **TABLA 2-1** menciona los elementos más comunes en las cosas vivientes.

TABLA 2-1 Elementos comunes en los organismos vivientes			
Elemento	Número atómico ¹	Número de masa ²	% por peso en el cuerpo humano
Oxígeno (O)	8	16	65.0
Carbono (C)	6	12	18.5
Hidrógeno (H)	1	1	9.5
Nitrógeno (N)	7	14	3.0
Calcio (Ca)	20	40	1.5
Fósforo (P)	15	31	1.0
Potasio (K)	19	39	0.35
Azufre (S)	16	32	0.25
Sodio (Na)	11	23	0.15
Cloro (Cl)	17	35	0.15
Magnesio (Mg)	12	24	0.05
Hierro (Fe)	26	56	Rastro
Flúor (F)	9	19	Rastro
Zinc (Zn)	30	65	Rastro

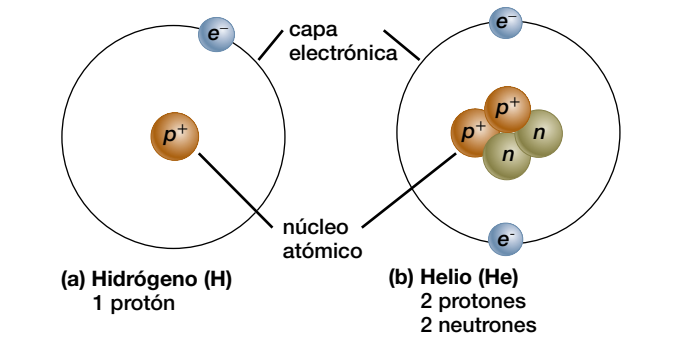
¹Número atómico: número de protones en el núcleo atómico.
²Número de masa: número total de protones y neutrones.

TABLA 2-2 Masa y carga de partículas subatómicas		
Partícula subatómica	Masa (en unidades de masa atómica)	Carga
Neutrón (n)	1	0
Protón (p ⁺)	1	+1
Electrón (e ⁻)	0.00055	-1

Los átomos están compuestos por partículas todavía más pequeñas

Los átomos están compuestos por *partículas subatómicas*: **neutrones** (n), que no tienen carga, **protones** (p⁺), cada uno de los cuales porta una sola carga positiva; y **electrones** (e⁻), cada uno de los cuales porta una sola carga negativa. Un átomo como totalidad no tiene carga, es *neutro*, puesto que contiene igual número de protones y electrones, cuyas cargas positiva y negativa se equilibran entre sí. A las partículas subatómicas se les asigna su propia unidad de masa, medida en *unidades de masa atómica*. Como puedes ver en la **TABLA 2-2**, cada protón y neutrón tiene una unidad de masa de 1, mientras que la masa de un electrón es despreciable comparada con la de las partículas más grandes. El **número de masa** de un átomo es el número total de protones y neutrones en su núcleo (que es igual a la masa total).

Protones y neutrones se agrupan en el centro de cada átomo y forman su **núcleo atómico**. Los pequeños electrones de un átomo están en continuo movimiento rápido alrededor de su núcleo dentro de un gran espacio tridimensional, como ilustran los dos átomos más simples, hidrógeno y helio, en **FIGURA 2-1**. Estos



▲ **FIGURA 2-1 Modelos atómicos** Modelos orbitales de (a) hidrógeno (el único átomo sin neutrones) y (b) helio. En estos modelos simplificados, los electrones (azul claro) se representan como planetas miniatura, que orbitan alrededor de un núcleo que contiene protones (café) y neutrones (verde olivo).

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cuál es el número de masa del hidrógeno? ¿Del helio?

modelos orbitales de estructura atómica están extremadamente simplificados para facilitar la visualización de los átomos. Los átomos nunca se dibujan a escala; si se hiciera, y si este punto • fuese el núcleo, los electrones estarían en alguna parte de la siguiente habitación (o afuera), ¡aproximadamente a 10 metros de distancia!

Los elementos se definen por su número atómico

El número de protones en el núcleo, llamado **número atómico**, es la característica que define a cada elemento y lo hace distinto de todos los demás. Por ejemplo, todo átomo de hidrógeno tiene un protón, todo átomo de carbono tiene seis, y todo átomo de oxígeno tiene ocho, lo que da a estos átomos números atómicos de 1, 6 y 8, respectivamente. La **tabla periódica** del Apéndice II organiza los elementos de acuerdo con sus números atómicos (filas) y sus propiedades químicas generales (columnas).

Los isótopos son átomos del mismo elemento con diferente número de neutrones

Aunque cada átomo de un elemento tiene el mismo número de protones, los átomos de dicho elemento pueden tener diferente número de neutrones. Los átomos del mismo elemento con diferente número de neutrones se llaman **isótopos**. Los isótopos pueden distinguirse entre sí porque cada uno tiene un número de masa diferente, que se escribe como superíndice que antecede al símbolo atómico.

Algunos isótopos son radiactivos

La mayoría de los isótopos son estables; sus núcleos no cambian de manera espontánea. Sin embargo, algunos son **radiactivos**, lo que significa que sus núcleos se rompen espontáneamente, o decaen. El decaimiento radiactivo siempre emite energía y con frecuencia también partículas subatómicas. El decaimiento de núcleos radiactivos puede formar diferentes elementos. Por ejemplo, casi todo el carbono existe como ^{12}C estable. Pero un isótopo radiactivo llamado carbono 14 (^{14}C ; 6 protones + 8 neutrones; 1 en cada billón de átomos de carbono) se produce continuamente por las reacciones atmosféricas que involucran rayos cósmicos. Los átomos de ^{14}C se desintegran de manera espontánea a una tasa lenta predecible. Cuando uno decae, se libera energía y un neutrón se convierte en protón, lo que produce un átomo de nitrógeno estable (^{14}N ; 7 protones + 7 neutrones).

Los isótopos radiactivos son importantes en la investigación científica y la medicina

Los científicos con frecuencia usan isótopos radiactivos. Por ejemplo, los arqueólogos sacan ventaja del hecho de que, después de que un organismo muere, la razón de ^{14}C a ^{12}C en su cuerpo declina de manera predecible conforme decae el ^{14}C . Al medir esta razón en artefactos como momias, árboles antiguos, esqueletos o herramientas hechas de madera o hueso, los investigadores pueden valorar con precisión la edad de los artefactos hasta unos 50 000 años de antigüedad.

En la investigación de laboratorio, los científicos con frecuencia exponen los organismos a isótopos radiactivos y rastrean los movimientos de los isótopos durante procesos fisiológicos. Por ejemplo, experimentos con ADN y proteínas radiactivas permitieron a los científicos concluir que el ADN es el material genético de las células (lo que se describe en el Capítulo 12).

La medicina moderna también usa ampliamente isótopos radiactivos. Por ejemplo, la terapia de radiación es de uso frecuente para tratar el cáncer. El ADN puede destruirse mediante radiación, de modo que las células cancerosas que se dividen con rapidez (y requieren ADN intacto para copiarse a sí mismas) son en particular vulnerables. Un isótopo radiactivo puede introducirse en el torrente sanguíneo o implantarse en el cuerpo cerca del cáncer, o puede dirigirse radiación hacia el tumor mediante un dispositivo externo. La radiación que mata las células cancerosas también puede causar mutaciones en el ADN de células sanas. Esto aumenta un poco la posibilidad de que el paciente de nuevo desarrolle cáncer en el futuro, pero la mayoría de los pacientes lo consideran un riesgo que vale la pena tomar. En la página 22 aprenderás más usos de los isótopos radiactivos, en el “¿Cómo sabes eso? Revelaciones radiactivas”.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Átomos inestables desencadenados

Puesto que la exposición a la radiactividad puede causar cáncer, las autoridades japonesas han realizado tamizados regulares para detectar cáncer entre cientos de miles de niños expuestos a la radiactividad del desastre en la planta nuclear de Fukushima. Por fortuna, sondeos recientes no han descubierto evidencia de aumento en las tasas de cáncer.

Pero meses después del desastre, ingenieros de la planta de Fukushima, con cámaras especiales ubicadas afuera de la planta, descubrieron puntos calientes de radiación tan intensa que una persona expuesta durante una hora moriría dentro de pocas semanas. ¿Cómo podría llegar la muerte tan rápido? Dosis extremadamente altas de radiación dañan el ADN y otras moléculas biológicas de forma tan severa que las células, en particular las que se dividen rápidamente, ya no pueden funcionar. Las células de piel se destruyen. Los recubrimientos celulares del estómago y los intestinos se desprenden, lo que produce náusea y vómito. La médula ósea, donde se producen las células sanguíneas y plaquetas, se destruye. La falta de leucocitos permite que las infecciones florezcan, y la pérdida de plaquetas cruciales para la coagulación sanguínea conduce a sangrado interno.

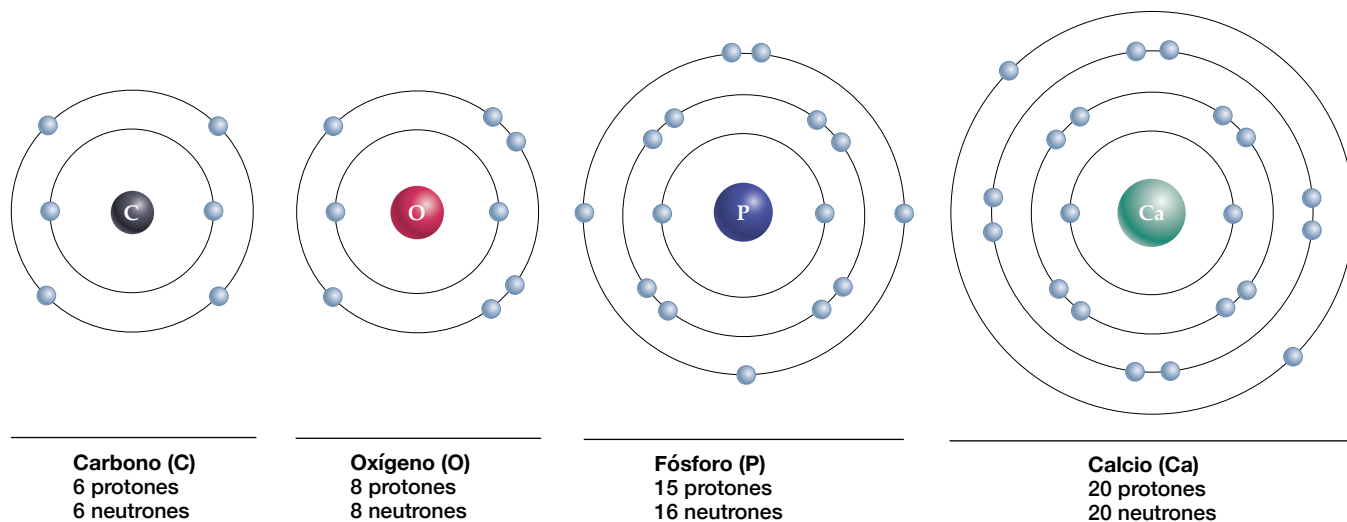
Por fortuna, las sustancias radiactivas como las relacionadas con el desastre de Fukushima son raras en la naturaleza. ¿Por qué la mayoría de los elementos permanecen estables?

Los electrones son responsables de las interacciones entre los átomos

Núcleos y electrones tienen papeles complementarios en los átomos. Los núcleos (a menos que sean radiactivos) proporcionan estabilidad; permanecen invariables durante las reacciones químicas ordinarias. Los electrones, en contraste, son dinámicos; pueden capturar y liberar energía y, como se describe más adelante, forman los enlaces que unen los átomos en moléculas.

Los electrones ocupan capas de energía creciente

Los electrones ocupan **capas electrónicas**, complejas regiones tridimensionales alrededor del núcleo. Por simplicidad, estas capas se presentarán como anillos concéntricos cada vez más



▲ **FIGURA 2-2 Capas electrónicas en átomos** La mayoría de los átomos con importancia biológica tienen dos o más capas de electrones. La capa más cercana al núcleo puede contener dos electrones; las siguientes tres capas pueden contener cada una ocho electrones.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué los átomos con capas electrónicas exteriores no llenas tienden a reaccionar mutuamente?

grandes alrededor del núcleo, donde los electrones viajan como planetas que orbitan el Sol (**FIG. 2-2**). Cada capa tiene asociada consigo una energía específica. Mientras más lejos estén del núcleo, mayor será la cantidad de energía almacenada en los electrones que ocupan la capa.

Los electrones pueden capturar y liberar energía

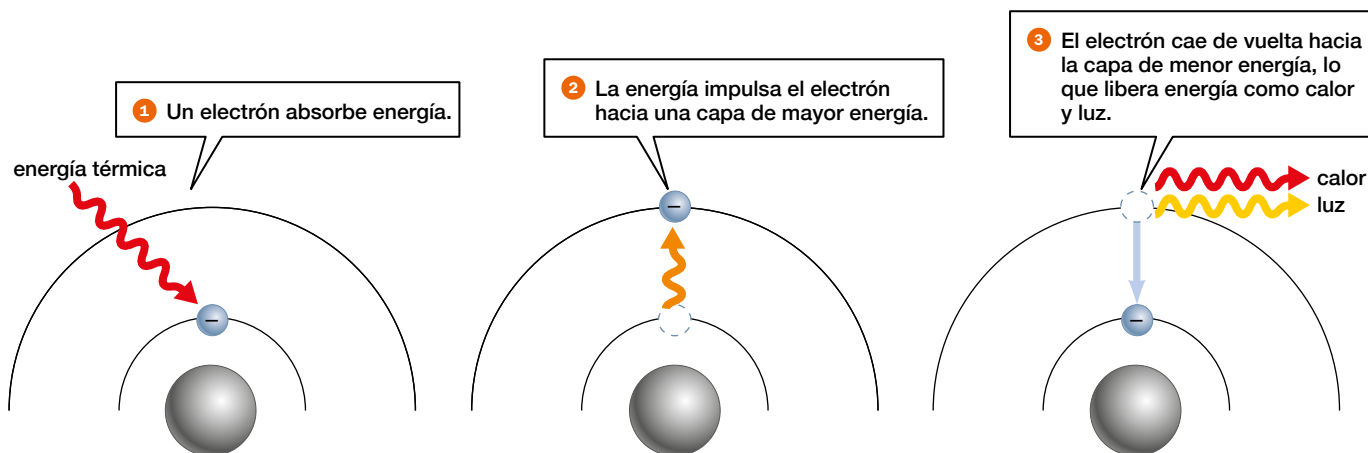
Cuando un átomo se excita mediante energía, como el calor o la luz, esta energía puede hacer que un electrón salte desde una capa electrónica de menor energía hacia una capa de mayor energía. Poco después, el electrón de manera espontánea cae de vuelta a su capa electrónica original y libera su energía adicional, alguna en forma de calor, y con frecuencia también en forma de luz (**FIG. 2-3**).

Las personas usan la capacidad de los electrones de capturar y liberar energía cada vez que encienden una bombilla. Aunque

las bombillas incandescentes rápidamente se vuelven obsoletas, son el tipo más sencillo de entender. La electricidad fluye a través de un delgado alambre, y lo calienta hasta alrededor de 2500 °C para una bombilla de 100 watts. La energía térmica bombea algunos electrones en el alambre hacia capas electrónicas de mayor energía. Conforme los electrones caen de vuelta en sus capas originales, emiten parte de la energía como luz. Por desgracia, más de 90% de la energía absorbida por el alambre se reemite como calor en lugar de como luz, lo que hace a las bombillas incandescentes una fuente de luz en extremo ineficiente.

Conforme el número atómico aumenta, los electrones llenan capas cada vez más distantes del núcleo

Cada capa electrónica puede contener un número específico de electrones; la más cercana al núcleo puede contener sólo dos, y las capas más distantes pueden contener ocho o más. Los electrones



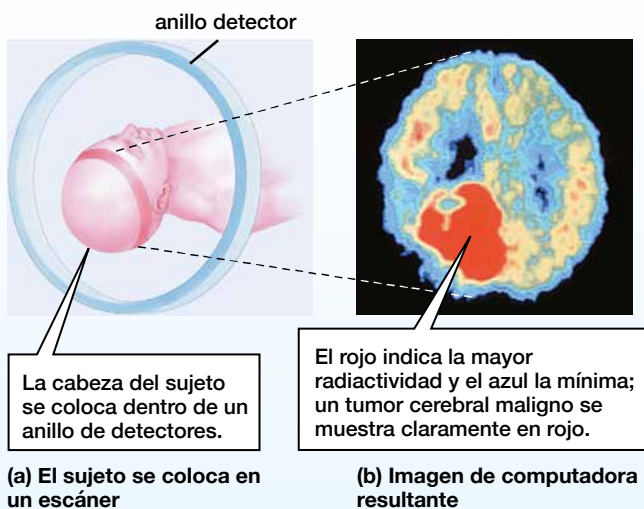
▲ **FIGURA 2-3 Captura y liberación de energía en una bombilla incandescente**

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Qué hace que brillen los carbones de una fogata?

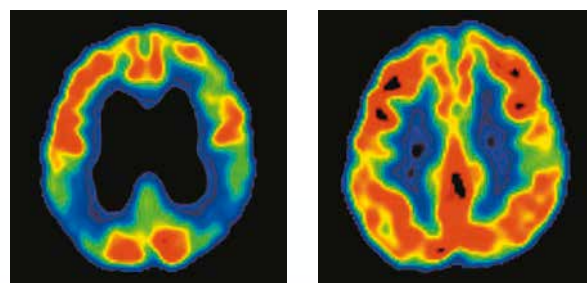
¿CÓMO SABES ES0?

Revelaciones radiactivas

¿Cómo saben los médicos la ubicación y el tamaño de un tumor cerebral canceroso? ¿O cómo la actividad cerebral disminuye con la enfermedad de Alzheimer? ¿O qué regiones del cerebro están activas cuando una persona realiza un problema matemático? Éstas y muchas preguntas más pueden investigarse usando tomografía por emisión de positrones (TEP; PET, por sus siglas en inglés). Para realizar escaneos TEP, moléculas de azúcar marcadas con un isótopo radiactivo se inyectan en el torrente sanguíneo de un paciente. Las regiones del cuerpo metabólicamente más activas usan más azúcar para obtener energía, y acumulan cantidades más grandes de radiactividad. Para identificar estas regiones, el cuerpo de la persona se mueve a través de un anillo de detectores que responden a las partículas energéticas (positrones) emitidas conforme el isótopo decae. Entonces una poderosa computa-



▲ FIGURA E2-1 Tomografía por emisión de positrones



(a) Paciente con Alzheimer (b) Cerebro sano

▲ FIGURA E2-2 TEP revela diferencias en el funcionamiento cerebral

La actividad cerebral es un arco iris de colores, donde el rojo indica la mayor actividad y el azul, la menor; las áreas negras están llenas con fluido.

dora usa estos datos para calcular con precisión dónde ocurrieron los decaimientos y genera un mapa a color de la frecuencia de decaimientos dentro de cada "rebanada" del cuerpo que pasa a través del anillo detector (FIG. E2-1a). Las TEP pueden ser utilizadas para estudiar el cerebro en funcionamiento, porque las regiones activadas por una tarea mental específica, como un problema matemático, tendrán necesidades energéticas crecientes y "encenderán" conforme acumulen más glucosa radiactiva. Los tumores cancerosos se muestran en las TEP como "puntos calientes" porque su rápida división celular usa grandes cantidades de glucosa (FIG. E2-1b). Las TEP también revelan que el cerebro de un paciente con Alzheimer es mucho menos activo que el de un individuo sano (FIG. E2-2).

PENSAMIENTO CRÍTICO Además de menor actividad cerebral, ¿qué otro problema ocurrió en el cerebro de la víctima de Alzheimer, como se muestra en las imágenes de la figura E2-2?

siempre llenan primero la capa con menor energía (la más cercana al núcleo), y luego, las capas con más energía. Los elementos con números cada vez más grandes de protones en sus núcleos requieren más electrones para equilibrar estos protones, de modo que sus electrones ocuparán capas a distancias cada vez mayores desde el núcleo. Por ejemplo, los dos electrones en el helio (He) ocupan la primera capa electrónica (véase Fig. 2-1b). Un átomo de carbono (C) con seis electrones tendrá dos electrones que llenen su primera capa y cuatro ocupando su segunda capa, que puede contener un total de ocho electrones (véase Fig. 2-2).

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- definir *elemento* y *átomo*?
- nombrar y describir las *partículas subatómicas* que constituyen el átomo?
- explicar el número atómico y el número de masa?
- explicar la radiactividad y sus peligros y beneficios?
- describir las capas electrónicas?

2.2 ¿CÓMO INTERACTÚAN LOS ÁTOMOS PARA FORMAR MOLÉCULAS?

La mayoría de las formas de materia que uno encuentra en la vida diaria constan de átomos del mismo elemento o diferentes elementos unidos para formar **moléculas**. Ejemplos simples son el gas oxígeno (O_2 ; dos átomos de oxígeno) y el agua (H_2O ; dos átomos de hidrógeno y uno de oxígeno). ¿Cómo y por qué se forman moléculas?

Los átomos forman moléculas al llenar las vacantes en sus capas de electrones externas

En la mayoría de los elementos, los electrones necesitan equilibrar los protones que llenan una o más capas interiores, pero no llenan por completo la capa exterior. Por lo general, los átomos se comportan de acuerdo con dos principios básicos:

- Un átomo cuya capa electrónica más externa está por completo llena no reaccionará con otros átomos. Tal átomo (por ejemplo, el helio en la Fig. 2-1b) es en extremo estable y se describe como *inerte*.

TABLA 2-3 Tipos comunes de enlaces en moléculas biológicas

Tipo	Tipo de interacción	Ejemplo
Enlace iónico	Un electrón se transfiere entre átomos, lo que crea iones positivos y negativos que se atraen entre sí fuerzas de atracción entre iones de cargas opuestas.	Ocurre entre los iones de sodio (Na^+) y el cloro (Cl^-) de la sal de mesa (NaCl).
Enlace covalente	Los electrones se comparten entre átomos.	
No polar	Los electrones se comparten igualmente entre átomos.	Ocurre entre los dos átomos de hidrógeno en el gas hidrógeno (H_2).
Polar	Los electrones se comparten de modo desigual entre átomos.	Ocurre entre los átomos de hidrógeno y oxígeno de una molécula de agua (H_2O).
Enlace de hidrógeno	Las atracciones ocurren entre moléculas polares en las que el hidrógeno se enlace a oxígeno o nitrógeno. El hidrógeno ligeramente positivo atrae el oxígeno o nitrógeno ligeramente negativo de una molécula polar cercana.	Ocurre entre las moléculas de agua, donde cargas ligeramente positivas en los átomos de hidrógeno atraen cargas ligeramente negativas en los átomos de oxígeno de moléculas cercanas.

- Un átomo cuya capa electrónica externa está parcialmente llena reaccionará con otros átomos. Tal átomo (por ejemplo, el hidrógeno en la Fig. 2-1a) se describe como *reactivo*.

Entre los átomos y las moléculas con capas exteriores no llenas, algunos, llamados **radicales libres**, son tan reactivos que rompen otras moléculas, además alteran el ADN que causa envejecimiento celular. Los radicales libres se producen en gran cantidad en el cuerpo mediante reacciones que ponen energía disponible a las células. Aunque dichas reacciones son esenciales para la vida, con el tiempo, el estrés que los radicales libres colocan sobre las células vivientes puede contribuir al envejecimiento y después a la muerte. En la página 25 puedes aprender más en “Guardián de la salud: Radicales libres: ¿Amigos o enemigos?”

Los enlaces químicos mantienen a los átomos unidos en las moléculas

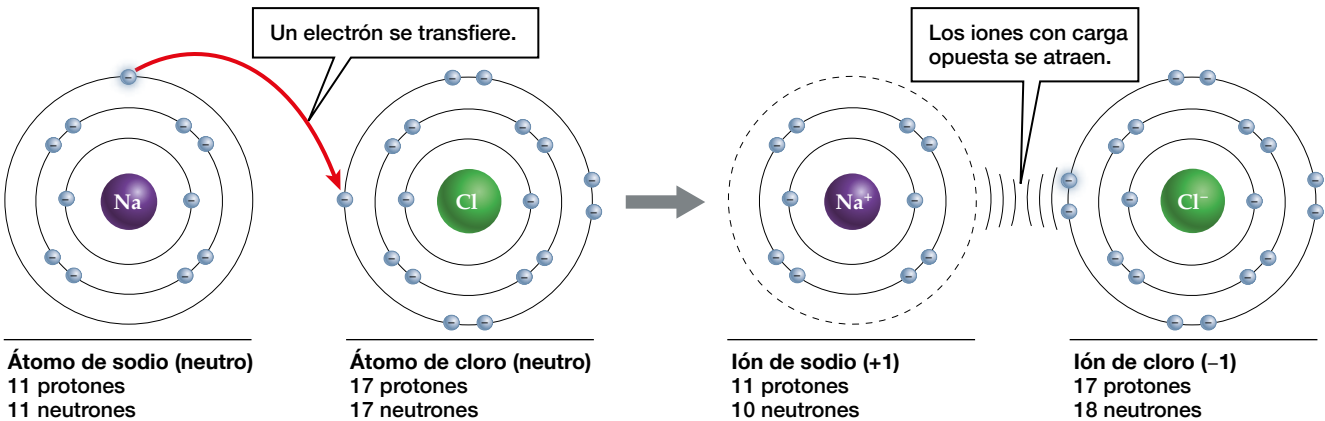
Los átomos reactivos forman **enlaces químicos**, que son fuerzas atractivas que mantienen unidos a los átomos en las moléculas.

Los enlaces se forman cuando los átomos adquieren, pierden o comparten electrones para ganar estabilidad. Existen tres tipos principales de enlaces: *enlaces iónicos*, *enlaces covalentes* y *enlaces hidrógeno* (TABLA 2-3).

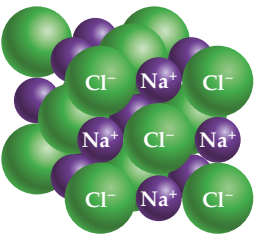
Entre los iones se forman enlaces iónicos

Los átomos, incluidos los que son reactivos, tienen igual número de protones y electrones, lo cual da a los átomos una carga global neutra, pero no los hace estables. Un átomo con una capa electrónica externa casi vacía puede volverse más estable al perder electrones y vaciar por completo la capa exterior; esto le da una carga positiva. Un átomo con una capa exterior casi llena puede volverse más estable al ganar electrones y llenar la capa por completo, lo que le da una carga negativa.

Cuando un átomo se vuelve estable al perder o ganar uno o algunos electrones, y en consecuencia adquirir una carga global positiva o negativa, se convierte en **ión** (FIG. 2-4). Los iones con carga opuesta se atraen entre sí, y la atracción eléctrica entre iones con cargas positiva y negativa forma **enlaces iónicos**.



(a) La formación de iones a partir de átomos



(b) Una molécula iónica: NaCl



◀ **FIGURA 2-4 Iones y enlaces iónicos** (a) Los iones estables se forman cuando el sodio pierde un electrón (Na^+) y el cloro gana un electrón (Cl^-). (b) Los iones de sodio y cloro se acurruca estrechamente en cristales cúbicos en un cristal de sal de mesa (NaCl).

Por ejemplo, los cristales blancos en tu salero son iones de sodio y cloro ligados mediante enlaces iónicos. El sodio (Na) sólo tiene un electrón en su capa electrónica externa, de modo que puede volverse estable al perder este electrón, lo que forma el ión Na^+ . El cloro (Cl) tiene siete electrones en su capa exterior, que puede contener ocho electrones. De modo que el cloro puede volverse estable al ganar un electrón (en este caso del sodio), lo que forma el ión Cl^- (FIG. 2-4a) y produce un enlace iónico entre Na^+ y Cl^- . Estos enlaces iónicos resultan en cristales compuestos por un arreglo repetitivo ordenado de Na^+ y Cl^- (FIG. 2-4). Como se describe más adelante, el agua se atrae hacia iones y puede romper enlaces iónicos, como ocurre cuando el agua disuelve sal. Puesto que las moléculas biológicas funcionan en un ambiente acuoso, la mayoría se mantienen firmemente unidas mediante enlaces covalentes.

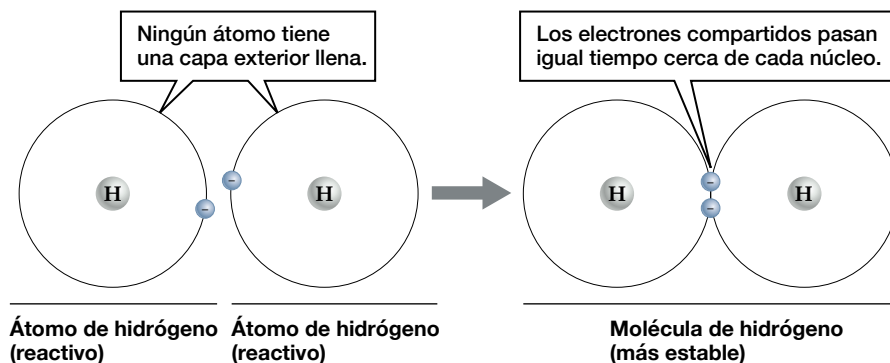
Los enlaces covalentes se forman cuando los átomos comparten electrones

Los átomos con capas electrónicas externas parcialmente llenas pueden volverse estables al compartir electrones entre sí, llenar ambos sus capas exteriores y formar **enlaces covalentes**. Los átomos en la mayoría de las moléculas biológicas, como proteínas, azúcares y grasas, están unidos mediante enlaces covalentes (TABLA 2-4).

TABLA 2-4			
Electrones y enlaces en átomos comunes en moléculas biológicas			
Átomo	Capacidad de capa electrónica exterior	Electrones en capa exterior	Número de enlaces covalentes usualmente formados
Hidrógeno (H)	2	1	1
Carbono (C)	8	4	4
Nitrógeno (N)	8	5	3
Oxígeno (O)	8	6	2
Azufre (S)	8	6	2

Los enlaces covalentes pueden producir moléculas no polares o polares

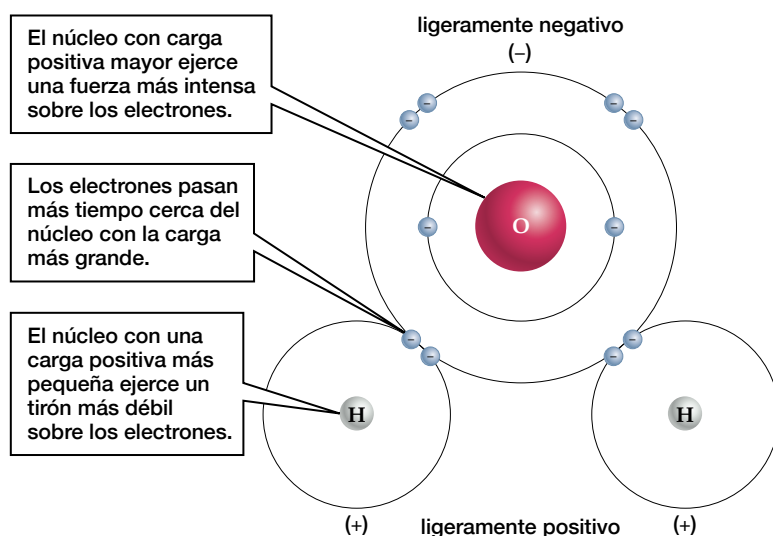
En todos los enlaces covalentes entre átomos del mismo elemento, y en los enlaces covalentes entre algunos pares de átomos de diferentes elementos, los átomos participantes comparten electrones de manera equitativa o casi equitativa. Esto crea **enlaces covalentes no polares** en los que no hay carga en alguna parte de la molécula. Por ejemplo, dos átomos de hidrógeno pueden volverse más estables si comparten sus electrones exteriores, lo que permite a cada uno comportarse casi como si tuviera dos electrones en su capa exterior (FIG. 2-5). Esta reacción forma gas hidrógeno (H_2). Puesto que los dos núcleos H son idénticos, sus



▲ FIGURA 2-5 Enlaces covalentes no polares Una molécula de hidrógeno (H_2) se forma cuando un electrón de cada uno de los dos átomos de hidrógeno se comparte igualmente, lo que forma un solo enlace covalente no polar.

electrones pasan igual tiempo cerca de cada uno, y por tanto ningún extremo, o *polo*, de la molécula está cargado. Otros ejemplos de moléculas no polares incluyen gas oxígeno (O_2), gas nitrógeno (N_2), dióxido de carbono (CO_2) y ciertas moléculas biológicas como aceites y grasas (que se describen en el Capítulo 3). En cada una de estas moléculas, los núcleos ejercen un tirón más o menos igual sobre los electrones compartidos.

Algunos átomos enlazados covalentemente comparten electrones de manera desigual, porque el núcleo de una molécula atrae los electrones más fuerte que el núcleo de la otra. La compartición desigual de electrones produce **enlaces covalentes polares** en las moléculas, que entonces se describen como *moléculas polares*. Aunque la molécula como totalidad es eléctricamente neutra, una molécula polar tiene polos cargados. En el agua (H_2O), por ejemplo, cada átomo de hidrógeno comparte un electrón con el átomo de oxígeno individual (FIG. 2-6). El núcleo de oxígeno ejerce una atracción más intensa sobre los electrones que cualquiera de los núcleos hidrógeno. Al atraer electrones, el polo oxígeno de una molécula de agua se vuelve ligeramente negativo, lo que deja a cada átomo de hidrógeno ligeramente positivo.



▲ FIGURA 2-6 Enlaces covalentes polares El oxígeno (O) necesita dos electrones para llenar su capa exterior, lo que le permite formar enlaces covalentes con dos átomos de hidrógeno (H); esto produce agua (H_2O). El átomo de oxígeno ejerce un tirón más fuerte sobre los electrones que los átomos de hidrógeno, lo cual produce una ligera carga negativa cerca del oxígeno y una ligera carga positiva cerca de los dos hidrógenos.



Radicales libres: ¿Amigos o enemigos?

Cualquier átomo con una capa electrónica exterior parcialmente llena será reactivo, pero esta reactividad aumenta de manera dramática si la capa no llena también contiene un número impar de electrones. Como las personas, los electrones gustan de aparearse. Los radicales libres son moléculas que contienen átomos con electrones no pareados en sus capas exteriores. Reaccionan en forma vigorosa con otras moléculas, y capturan o liberan electrones para lograr un orden más estable. Dichas reacciones pueden resultar en daño a moléculas biológicas cruciales, incluidas proteínas y ADN.

El cuerpo de manera continua produce radicales libres que contienen oxígeno, como el peróxido de hidrógeno (H_2O_2), como subproducto de reacciones que generan energía celular. Los radicales libres también se forman cuando las células son bombardeadas por luz solar, rayos X, isótopos radiactivos y varios químicos tóxicos en el ambiente. El cuerpo contrarresta los radicales libres al generar **antioxidantes**, moléculas que reaccionan con los radicales libres y los vuelven inofensivos. También se obtienen antioxidantes en la dieta, pues se presentan en la naturaleza en muchos alimentos derivados de plantas. Pero cuando se producen radicales libres que sobrepasan la capacidad del cuerpo para contrarrestarlos, el **estrés oxidativo** resultante puede dañar las células. Por ejemplo, los radicales libres generados por los rayos ultravioleta pueden dañar el ADN y promover cáncer de piel. El estrés oxidativo contribuye a enfermedades cardiovasculares, trastornos pulmonares como el asma y enfermedades neurológicas, incluido el Alzheimer. Los signos más visibles del envejecimiento (cabello grisáceo producido por el daño de los radicales libres a los folículos pilosos y arrugas que ocurren cuando la luz ultravioleta de la luz solar daña las proteínas en la piel) son resultado del estrés oxidativo (**FIG. E2-3**).

Fuerte evidencia sugiere que las dietas altas en frutas y vegetales que contienen antioxidantes están asociadas con una menor incidencia de enfermedad cardiovascular y algunos cánceres. Se ha concluido que un acceso directo a la salud puede proporcionarse mediante complementos antioxidantes como vitaminas C y E y betacaroteno (que se encuentra en muchos frutos y vegetales). Pero un análisis que combina numerosos estudios sobre grupos grandes de personas no mostró beneficios para la salud a partir de ingerir estos complementos y sugirió que los complementos de betacaroteno y vitamina E en algunos casos pueden tener efectos adversos para la salud. ¿Por qué podría ser esto?

Durante el curso de la evolución, los organismos continuamente han estado expuestos a radicales libres y evolucionaron formas tanto de usarlos de manera constructiva como de desactivarlos. Los radicales libres están involucrados en la regulación de la presión arterial, la curación de las heridas y la defensa contra los microbios patógenos. Creciente evidencia apoya la hipótesis de que la salud requiere un complejo equilibrio de radicales libres y antioxidantes, y que las dosis altas de antioxi-

dantes purificados en los complementos pueden alterar este delicado equilibrio. Frutos y vegetales contienen antioxidantes naturales a niveles en general muy por debajo de los que se encuentran en los complementos, de modo que es más prudente obtener antioxidantes a partir de una dieta rica en frutas y vegetales (a menos que una condición médica requiera el uso de complementos).

¿Qué tipos de frutos y vegetales deberías comer? Aunque es una exageración poner al chocolate en la categoría de fruto o vegetal, la cocoa (el polvo hecho a partir de la vaina de cacao; **FIG. E2-4**) es en especial rica en moléculas vegetales naturales llamadas **flavonoides**. Los flavonoides (que también se encuentran en el té verde, arándanos, manzanas, cebollas, repollo rizado y otras plantas) poseen antioxidantes y otras propiedades benéficas. Aunque suena casi demasiado bueno para ser cierto, estudios controlados han reportado efectos benéficos del consumo de chocolate oscuro (con un alto porcentaje de cocoa) sobre factores de riesgo para enfermedad cardiovascular, incluida presión arterial alta. Muchos grandes estudios sobre poblaciones humanas también han encontrado una correlación entre mayor consumo de chocolate y otros alimentos ricos en flavonoides y una reducción en la incidencia de enfermedad cardiovascular, incluidos presión arterial alta, ictus y ataques cardíacos (estudios de correlación proporcionan evidencia sugerente, pero son mucho menos rigurosos que los estudios controlados).

EVALÚA LO SIGUIENTE En un examen médico, Thomas, un individuo sedentario, fue advertido de su presión arterial peligrosamente elevada. Después de leer que el chocolate es bueno para la salud cardiovascular, de inmediato se abasteció con barras de chocolate oscuro de 170 g y decidió agregar una diaria a su dieta regular. Predice algunos resultados de su siguiente examen médico anual y ofrécele algún buen consejo sobre su salud.



◀ **FIGURA E2-3 Daño de radicales libres** Los radicales libres interfieren con la producción de pigmento del cabello y dañan proteínas que dan elasticidad a la piel. ¿Los resultados? Cabello gris o blanco y piel arrugada.



▲ **FIGURA E2-4 Chocolate** Esta sustancia proviene de granos de cacao que se encuentran dentro de vainas (inserto) que crecen de los troncos de árboles nativos de Sudamérica.

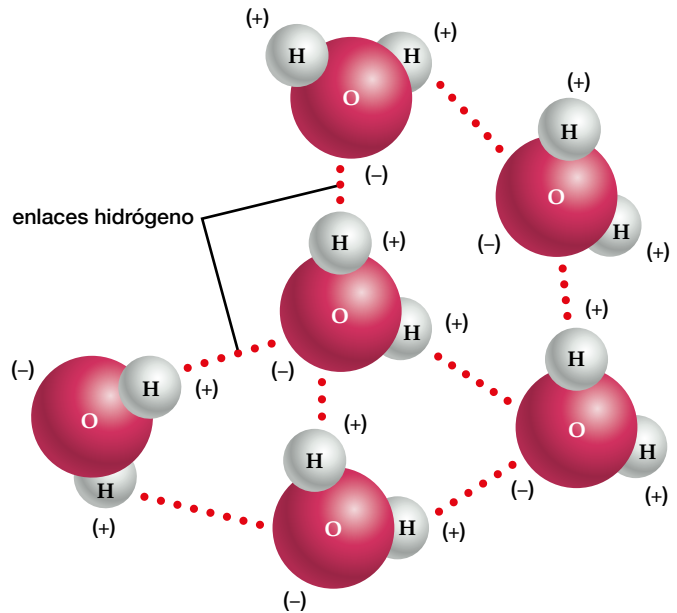
Los enlaces de hidrógeno son fuerzas atractivas entre ciertas moléculas polares

Las moléculas biológicas, incluidos azúcares, proteínas y ácidos nucleicos, con frecuencia tienen muchos enlaces covalentes polares entre el hidrógeno y el oxígeno o el hidrógeno y el nitrógeno. En estos casos, el hidrógeno es ligeramente positivo y el oxígeno o el nitrógeno es ligeramente negativo. Como sabes, cargas opuestas se atraen. Un **enlace de hidrógeno** es la atracción entre las regiones ligeramente positiva y ligeramente negativa de las moléculas polares. El enlace de hidrógeno ocurre en moléculas de agua entre sus polos de hidrógeno ligeramente positivos y los polos de oxígeno ligeramente negativos, lo que une las moléculas de agua en una red holgadamente conectada siempre cambiante (**FIG. 2-7**). Como verás dentro de poco, los enlaces de hidrógeno entre las moléculas de agua les proporcionan muchas propiedades extrañas que hacen al agua crucial para la vida como se le conoce.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar qué hace reactivo a un átomo?
- definir *moléculas* y *enlaces químicos*?
- describir y ofrecer ejemplos de enlaces iónicos, covalentes y de hidrógeno?



▲ **FIGURA 2-7 Enlaces de hidrógeno en el agua** Las ligeras cargas en los polos opuestos de las moléculas de agua (que se muestran entre paréntesis) producen enlaces de hidrógeno (líneas punteadas) entre los átomos de oxígeno e hidrógeno en moléculas de agua adyacentes. Cada molécula de agua puede formar hasta cuatro enlaces de hidrógeno. En el agua líquida, estos enlaces se rompen de manera continua conforme se forman otros.

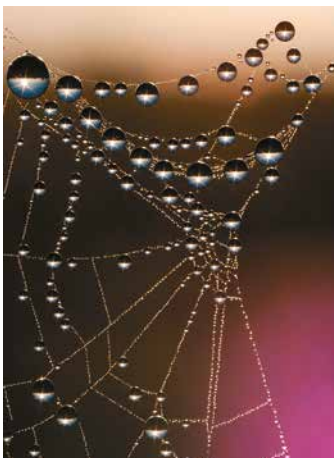
2.3 ¿POR QUÉ EL AGUA ES TAN IMPORTANTE PARA LA VIDA?

Como el naturalista Loren Eiseley afirmó de manera elocuente: “si hay magia en este planeta, está contenida en el agua”. El agua tiene muchas propiedades especiales que resultan de la polaridad de sus moléculas y de los enlaces de hidrógeno que se forman entre ellas. ¿Qué hace única al agua?

Las moléculas de agua se atraen entre sí

Los enlaces de hidrógeno interconectan moléculas de agua. Pero, como en las danzas tradicionales, donde las personas continua-

mente cambian de pareja, mientras juntan y sueltan sus manos entre ellas, los enlaces de hidrógeno en el agua líquida se rompen y se vuelven a formar, lo que permite al agua fluir. Los enlaces de hidrógeno entre las moléculas de agua producen la **cohesión**, la tendencia de las moléculas de un solo tipo a unirse; esto hace que el agua forme gotas (**FIG. 2-8a**). La cohesión también produce **tensión superficial**, la tendencia de que una superficie de agua se resista a ser rota. Las moléculas de agua superficiales



(a) Cohesión y adhesión



(b) La cohesión produce la tensión superficial



(c) Capilaridad

▲ **FIGURA 2-8 Las moléculas de agua tienen propiedades cohesivas y adhesivas** (a) La cohesión hace que el agua forme gotas; la adhesión las pega a una telaraña. (b) Este basilisco usa la tensión superficial mientras corre sobre la superficie del agua para escapar de un depredador. (c) Cohesión y adhesión funcionan en conjunto en la capilaridad, que extrae agua hacia estrechos espacios entre las superficies cargadas.

no tienen nada sobre ellas que las ligue, de modo que son atraídas con más fuerza entre ellas y hacia las moléculas de agua bajo ellas. Por ejemplo, el agua que rebosa ligeramente sobre lo alto de un vaso justo antes de desbordarse se acumula por tensión superficial. La tensión superficial en un estanque puede sostener a los insectos acuáticos e incluso a un basilisco corredor (FIG. 2-8b).

El agua también presenta **adhesión**, la tendencia a que diferentes superficies escalen una sobre otra. El agua se adhiere a sustancias cuyas moléculas contienen regiones cargadas; estas sustancias incluyen vidrio, la celulosa en la madera y el papel, y la seda de las telarañas (véase Fig. 2-8a).

Cuando el agua es atraída hacia una superficie por adhesión y luego extrae más moléculas de agua por cohesión, esto produce **capilaridad**. Durante la capilaridad, el agua se mueve de manera espontánea hacia espacios muy estrechos, como los que se encuentran entre las fibras de celulosa de una toalla de papel (FIG. 2-8c).

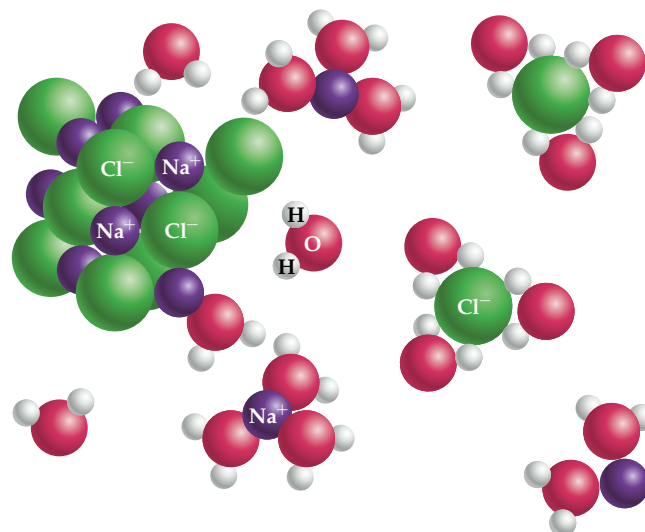
La fuerte cohesión entre moléculas de agua polares tiene un importante papel en la vida de las plantas terrestres. ¿Cómo el agua cargada con nutrientes absorbida por las raíces de una planta llega a sus hojas, en especial si la planta es una secuoya que mide 100 m de alto? El agua llena conductos que conectan las raíces, el tallo y las hojas. Conforme las moléculas de agua se evaporan continuamente de las hojas, cada una jala la molécula de agua bajo ella hacia la superficie de la hoja, en forma muy parecida a una cadena que se arrastra hacia arriba desde lo alto. Los enlaces hidrógeno que unen las moléculas de agua son más fuertes que el tirón descendente de la gravedad, de modo que la cadena de agua no se rompe. Además, el agua se adhiere a las paredes de los tubos conductores, que están compuestos por celulosa y son microscópicamente estrechos. Estas propiedades permiten que la capilaridad contribuya al transporte del agua desde las raíces hacia las hojas. Sin la cohesión del agua, no podría haber plantas terrestres grandes, y la vida sobre la Tierra sería radicalmente diferente.

El agua interactúa con muchas otras moléculas

Un **solvente** es una sustancia que rodea por completo y dispersa los átomos o moléculas individuales de otra sustancia. Cuando esto ocurre, se dice que el solvente **disuelve** la sustancia que dispersa. Un solvente que contiene una o más sustancias disueltas se llama **solución**. Los polos positivo y negativo del agua son atraídos hacia cargas en otras moléculas polares e iones, lo que hace al agua un excelente solvente. Las moléculas polares e iones se describen como **hidrofílicos** (del griego *hydro*, agua, y *phyllos*, amor) porque son atraídos hacia (y se disuelven en) el agua.

Un cristal de sal de mesa, por ejemplo, se mantiene unido mediante enlaces iónicos entre iones de sodio con carga positiva (Na^+) e iones de cloro con carga negativa (Cl^- ; véase Fig. 2-4b). Cuando un cristal de sal se suelta en agua, los polos hidrógeno con carga positiva de las moléculas de agua son atraídos hacia el Cl^- , y los polos oxígeno con carga negativa son atraídos hacia el Na^+ . Conforme las moléculas de agua rodean los iones, y los protegen de interactuar entre sí, los iones se separan del cristal y van a la deriva en el agua; por tanto, la sal se disuelve (FIG. 2-9).

Gases como el oxígeno y el dióxido de carbono también se disuelven en agua aun cuando no sean polares. ¿Por qué? Estas moléculas son tan pequeñas que embonan en los espacios entre las moléculas de agua sin perturbar los enlaces hidrógeno. La



▲ **FIGURA 2-9 El agua como solvente** Cuando un cristal de sal (NaCl) se suelta en agua, el agua rodea los iones de sodio y cloro, los polos positivos del agua dan frente al Cl^- y los polos negativos al Na^+ . Los iones se dispersan conforme las moléculas de agua circundante los aíslan unos de otros, lo que disuelve el cristal de sal.

PENSAMIENTO CRÍTICO Si colocas un cristal de sal en un líquido no polar (como aceite), ¿se disolverá?

capacidad del agua para disolver oxígeno permite que los peces sobrevivan, aun cuando nadan bajo una capa de hielo.

Moléculas más grandes con enlaces covalentes no polares, como grasas y aceites, son **hidrofóbicas** (del griego *phobic*, temer) y no se disuelven en agua. No obstante, el agua tiene un importante efecto sobre tales moléculas. Al pegarse, las moléculas de agua excluyen las moléculas de aceite. Las moléculas de aceite no polares se fuerzan a unirse en gotas, rodeadas por moléculas de agua que forman enlaces hidrógeno entre sí, mas no con el aceite (FIG. 2-10).



◀ **FIGURA 2-10 Aceite y agua no se mezclan** El aceite amarillo vertido en agua permanece en gotas discretas conforme se eleva hacia la superficie. El aceite flota porque es menos denso que el agua.

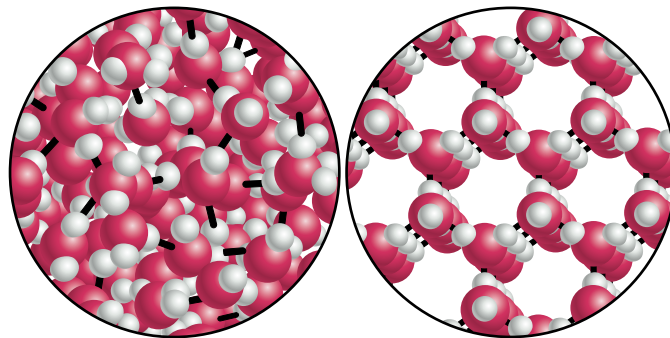
PENSAMIENTO CRÍTICO Predice cómo diferiría la forma de una gota de agua en una superficie cubierta con aceite, de una gota en una superficie de vidrio limpia.

¿TE HAS PREGUNTADO...

entre las moléculas de agua. Debido a los enlaces hidrógeno que interconectan sus moléculas, la superficie del agua resiste el rompimiento. Cuando tú súbitamente fuerzas con tu estómago la separación de un gran número de moléculas de agua, el resultado puede ser un poco doloroso. ¿Crees que un “panzazo” en una alberca de aceite vegetal (no polar) dolería tanto? Si encontraras una profunda alberca llena con aceite vegetal, ¿podrías flotar o nadar en ella?

El golpe de un “panzazo” ofrece de primera mano la experiencia del poder de la cohesión

por qué duele tanto darse un “panzazo”?



▲ FIGURA 2-11 Agua líquida (izquierda) y hielo (derecha)

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cómo estas configuraciones explican por qué el hielo flota?

El agua modera los efectos de los cambios de temperatura

Los enlaces hidrógeno que ligan las moléculas de agua (véase Fig. 2-7) permiten al agua moderar los cambios de temperatura.

Se requiere mucha energía para calentar agua

La energía requerida para calentar un gramo de una sustancia en 1 °C se llama su **calor específico**. El calor específico del agua es mucho más alto que el de cualquier otra sustancia común. ¿Por qué? A cualquier temperatura sobre cero absoluto (−273 °C), todas las moléculas están en constante movimiento. Mientras más caliente esté la sustancia, más rápido se moverán sus moléculas. Pero forzar las moléculas de agua a acelerar requiere romper sus enlaces hidrógeno con más frecuencia. Romper los enlaces consume una cantidad considerable de energía, y por tanto menos energía está disponible para elevar la temperatura del agua. En contraste, cuando las sustancias carecen de enlaces hidrógeno, mayor proporción de la energía agregada está disponible para elevar sus temperaturas. Por ejemplo, una cantidad dada de energía elevaría la temperatura del granito (que carece de enlaces hidrógeno) aproximadamente cinco veces más de lo que lo haría con el mismo peso de agua.

Debido a su alto calor específico, el agua modera los cambios de temperatura. Una razón por la que te puedes sentar en la arena caliente bajo el calor del Sol sin sobrecalentarte de inmediato es que tu cuerpo es aproximadamente 60% agua, que debe absorber considerable calor para cambiar su temperatura.

Se requiere mucha energía para evaporar agua

Sin embargo, el sobrecalentamiento todavía plantea una amenaza real, porque las moléculas del cuerpo sólo funcionan dentro de un estrecho rango de temperaturas. El cuerpo usa otra propiedad del agua cuando transpira para mantener su temperatura en condiciones calientes. El agua tiene un **calor de vaporización** en extremo alto, que es la cantidad de calor necesaria para hacer que una sustancia se evapore (cambie de líquido a vapor). Debido a la naturaleza polar de las moléculas de agua, el agua debe absorber suficiente energía para romper los enlaces hidrógeno que interconectan sus moléculas antes de que éstas puedan moverse lo suficiente rápido para escapar y evaporarse en el aire. El agua en el sudor absorbe gran cantidad de calor corporal, y lo enfría mientras se evaporan sus moléculas de movimiento más rápido.

El agua forma un sólido insólito: hielo

Incluso el agua sólida es insólita. La mayoría de los líquidos se vuelven más densos cuando se solidifican, pero el hielo en realidad es menos denso que el agua líquida. Cuando el agua se congela, cada molécula forma enlaces hidrógeno estables con otras cuatro moléculas de agua, lo que crea un arreglo hexagonal (seis lados) abierto (FIG. 2-11). Esto mantiene las moléculas de agua más separadas que su distancia promedio en agua líquida. Por tanto, el hielo es menos denso que el agua líquida, razón por la cual flotan los *icebergs* y los cubos de hielo.

Esta propiedad del agua es crucial para la distribución de la vida acuática. Cuando un estanque o lago comienza a congelarse en invierno, el hielo que flota forma una capa aislante que demora la congelación del resto del agua. Este aislamiento permite a los peces y otros organismos acuáticos sobrevivir en el agua líquida que hay abajo (FIG. 2-12). Si el hielo se hundiera, muchos estanques y lagos de todo el mundo se congelarían desde el fondo hacia arriba durante el invierno, con lo que morirían la mayoría de sus habitantes. El lecho marino a mayores latitudes estaría cubierto con capas extremadamente gruesas de hielo que nunca se derretirían.

Las soluciones con base en agua pueden ser ácidas, alcalinas o neutras

En cualquier momento dado, una pequeña fracción de las moléculas de agua (H₂O) se dividirá en iones hidróxido (OH⁻) e iones hidrógeno (H⁺) (FIG. 2-13). El agua pura contiene iguales

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Átomos inestables desencadenados

El alto calor específico del agua la vuelve un refrigerante ideal para las plantas nucleares. Comparada con líquidos no polares como el alcohol, se requiere una gran cantidad de calor para elevar la temperatura del agua. El tsunami que golpeó la planta de Fukushima interrumpió el suministro eléctrico que operaba las bombas que mantenían el agua circulando sobre la barras de combustible. Sin suficiente agua para absorber el exceso de calor, se fundieron los tubos metálicos que rodeaban las barras de combustible.



FIGURA 2-12 El hielo flota

El hielo que flota aísla el agua bajo él, lo que ayuda a evitar que los cuerpos de agua se congelen y permite a los peces y otros organismos sobrevivir bajo él.

concentraciones de cada uno. Cuando se agregan al agua sustancias formadoras de iones que liberan OH^- o H^+ , la solución ya no tiene iguales concentraciones de OH^- y H^+ . Si la concentración de H^+ supera la concentración de OH^- , la solución es **ácida**. Un **ácido** es una sustancia que libera iones hidrógeno cuando se disuelve en agua. Por ejemplo, cuando al agua pura se agrega ácido clorhídrico (HCl), casi todas las moléculas de HCl se separan

en H^+ y Cl^- . Por tanto, la concentración de H^+ supera la concentración de OH^- y la solución resultante es ácida. Las sustancias ácidas, piensa en el jugo de limón (que contiene ácido cítrico) o el vinagre (que contiene ácido acético), saben amargas porque los receptores de acidez de tu lengua responde al exceso de H^+ .

Si la concentración de OH^- es mayor que la de H^+ , la solución es **básica**. Una **base** es una sustancia que se combina con iones hidrógeno, lo que reduce su número. Si, por ejemplo, al agua se

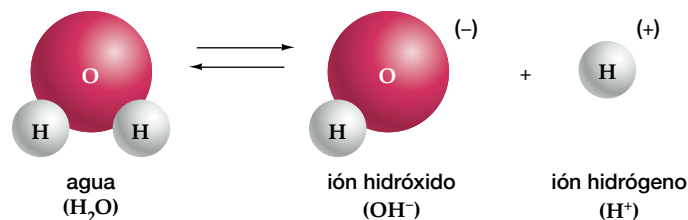
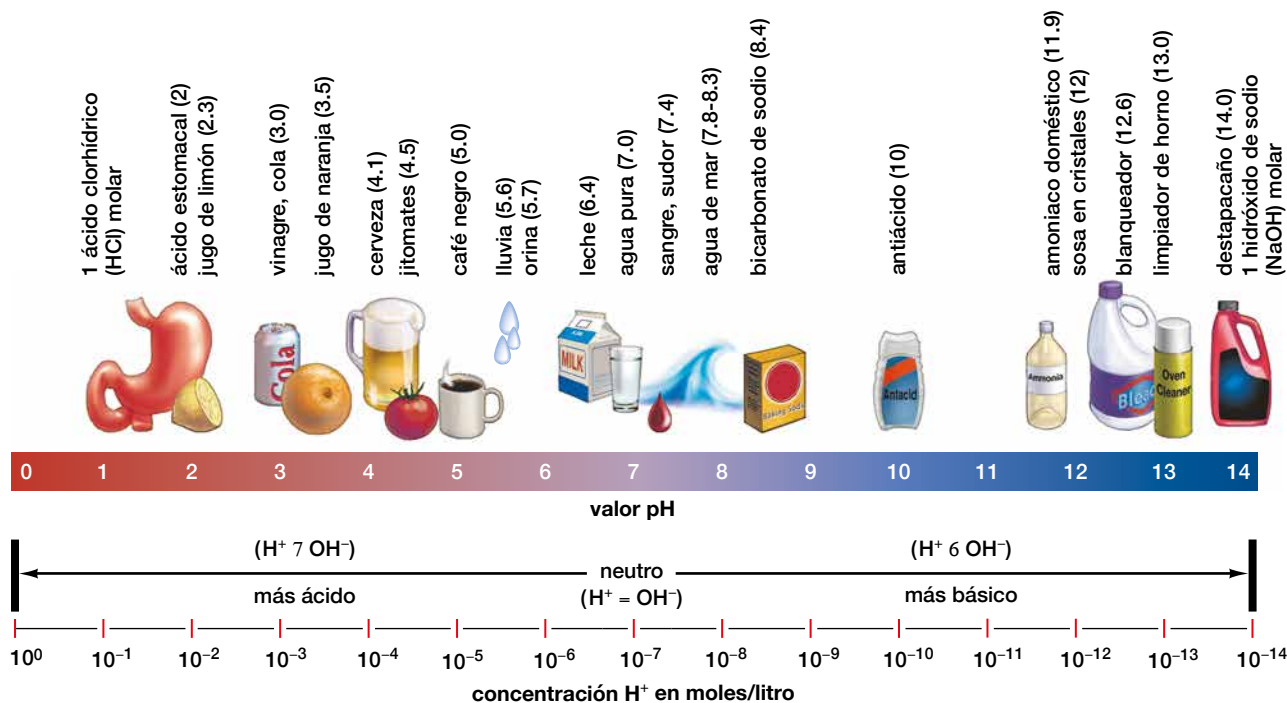


FIGURA 2-13 Parte del agua siempre está ionizada

le agrega hidróxido de sodio (NaOH), las moléculas de NaOH se separan en Na^+ y OH^- . Algunos de los iones OH^- se combinan con H^+ para producir H_2O , lo que reduce el número de iones H^+ y crea una solución básica. Las bases se usan en muchas soluciones de limpieza. También hay bases en muchos antiácidos como las tabletas Tums® para neutralizar las agruras causadas por el exceso de ácido clorhídrico en el estómago.

La **escala pH** de 0 a 14 mide cuán ácida o básica es una solución (FIG. 2-14). El pH neutro (iguales concentraciones de H^+ y OH^-) es 7. El agua pura tiene un pH de 7, los ácidos uno por abajo de 7, y las bases, un pH arriba de 7. Cada unidad en la escala pH representa un cambio de 10 veces en la concentración de H^+ . Por tanto, la concentración de H^+ es 10000 veces mayor en una bebida gaseosa con un pH de 3 que en el agua (pH 7).

Un **tampón** es una molécula que tiende a mantener una solución a un pH casi constante al aceptar o liberar H^+ en respuesta a pequeños cambios en la concentración de H^+ . En presencia de exceso de H^+ , un tampón se combina con el H^+ , lo que reduce su concentración. En presencia de exceso de OH^- , los tampones



▲ FIGURA 2-14 La escala pH La escala pH refleja la concentración de iones de hidrógeno en una solución. Observa que el pH (escala superior; 0-14) es el logaritmo negativo de la concentración de H^+ (escala inferior). Cada unidad en la escala representa un cambio de 10 veces. El jugo de limón, por ejemplo, es unas 10 veces más ácido que el de naranja.

liberan H^+ , que combinados se combinan con el OH^- para formar H_2O . Los seres humanos y otros mamíferos mantienen un pH en los fluidos corporales que es apenas ligeramente básico (como 7.4) si tu sangre se vuelve tan ácida como 7.0 o tan básica como 7.8, tal vez morirías porque incluso pequeños cambios en pH provocan cambios dramáticos tanto en la estructura como en el funcionamiento de las moléculas biológicas. No obstante, las células vivientes bullen de reacciones químicas que ingieren o liberan H^+ . El pH de los fluidos corporales permanece muy constante porque es controlado por varios tampones diferentes.

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Átomos inestables desencadenados

Los científicos creen que los isótopos del uranio se forjaron en la explosión de una estrella y se incorporaron a la Tierra conforme se formó el Sistema Solar. En la actualidad, la forma radiactiva de este raro elemento se extrae y concentra para ayudar a satisfacer el insaciable deseo de energía de la humanidad.

La reacción en cadena que genera calor en las plantas nucleares comienza con neutrones liberados del uranio radiactivo. Estos bombardean otros átomos de uranio y hacen que se dividan, en una reacción en cadena autosustentable. Cuando el tsunami golpeó la planta de Fukushima, barras que absorben neutrones fueron de inmediato bajadas alrededor del combustible, lo que detuvo la reacción en cadena. Pero el rompimiento del uranio generó isótopos radiactivos adicionales, y éstos siguieron decayendo de manera espontánea y generaron calor. Esto produjo la desastrosa fisura que liberó estos isótopos al ambiente. Un isótopo de particular preocupación es el yodo radiactivo.

El yodo entra al cuerpo en los alimentos (p. ej., vegetales marinos, arándanos) y el agua. Se concentra en la tiroides, que usa yodo para sintetizar hormona tiroidea. Por desgracia, la tiroides no distingue entre yodo radiactivo y no radiactivo. Los niños expuestos a yodo radiactivo están en mayor riesgo de cáncer de tiroides,

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir las propiedades únicas del agua y la importancia de estas para la vida?
- explicar cómo los enlaces covalente polar y de hidrógeno contribuyen a las propiedades únicas del agua?
- explicar el concepto de pH y cómo tampones, ácidos y bases afectan las soluciones?

que puede ocurrir décadas después de la exposición. Para ayudar a protegerlos, las autoridades japonesas distribuyeron tabletas de yodo a los niños que estuvieron cerca del reactor dañado. Este yodo no radiactivo satura la tiroides, que entonces no asimila la forma radiactiva. Sólo el tiempo revelará todos los efectos a la salud ocasionados por la caída de Fukushima.

CONSIDERA ESTO El desastre de Fukushima condujo a una reevaluación de las precauciones de seguridad en las plantas nucleares y a un diálogo mundial acerca de los peligros de la energía nuclear, que también genera desechos que permanecen radiactivos durante miles de años. ¿Cómo pueden las sociedades evaluar y comparar la seguridad de la energía nuclear frente a la seguridad de la quema de combustibles fósiles, de la cual la humanidad obtiene hoy la mayor parte de su energía? ¿Cómo puede uno comparar la posibilidad de eventos que pueden causar un desastre nuclear, como un terremoto de magnitud 9 o el escape accidental de desechos radiactivos, con la certeza de la continua emisión de dióxido de carbono y el cambio climático global que resultan por el uso de combustibles fósiles? ¿En qué medida las sociedades deben invertir en energía renovable, incluidas energía eólica y solar?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

2.1 ¿Qué son los átomos?

Un elemento es una sustancia que no puede romperse o convertirse en sustancias diferentes mediante reacciones químicas ordinarias. La partícula más pequeña de un elemento es el átomo, que está compuesto por protones con carga positiva, neutrones sin carga y electrones con carga negativa. Todos los átomos de un elemento dado tienen el mismo número único de protones. Neutrones y protones se agrupan para formar núcleos atómicos. Los electrones orbitan al núcleo dentro de regiones llamadas capas electrónicas. Las capas a distancias crecientes desde el núcleo contienen electrones con cantidades crecientes de energía. Cada capa puede contener un número máximo fijo de electrones. Un átomo es más estable cuando su capa externa está llena. Los isótopos son átomos del mismo elemento con diferente número de neutrones. Los núcleos de los isótopos radiactivos decaen de manera espontánea y forman nuevos elementos, liberan energía y, con frecuencia, partículas subatómicas.

2.2 ¿Cómo interactúan los átomos para formar moléculas?

Los átomos ganan estabilidad al llenar o vaciar sus capas electrónicas externas. Hacen esto al adquirir, perder o compartir electrones durante las reacciones químicas. Esto produce fuerzas atractivas llamadas enlaces químicos, que ligan átomos para formar moléculas.

Existen tres tipos de enlaces: iónico, covalente y de hidrógeno. Los iones son átomos que perdieron o ganaron electrones. Los enlaces iónicos ligan iones con carga negativa y positiva en los cristales. Los enlaces covalentes se forman cuando los átomos llenan sus capas electrónicas externas al compartir electrones. En un enlace covalente no polar, los dos átomos comparten electrones de manera equitativa. En un enlace covalente polar, un átomo atrae electrones más fuertemente que el otro átomo, lo que da a la molécula polos ligeramente positivos y negativos. Los enlaces covalentes polares permiten el enlace de hidrógeno, la atracción entre el hidrógeno ligeramente positivo de una molécula y las regiones ligeramente negativas de otras moléculas polares.

2.3 ¿Por qué el agua es tan importante para la vida?

Las propiedades únicas del agua permitieron evolucionar la vida como se conoce. El agua es polar y disuelve sustancias e iones polares. El agua fuerza a las sustancias no polares, como el aceite, a formar

grupos. Las moléculas de agua se cohesionan entre ellas usando enlaces de hidrógeno, lo que produce tensión superficial. El agua también se adhiere a otras superficies polares. El calor específico tan alto del agua, y el alto calor de vaporización, funcionan en algunos animales para mantener temperaturas corporales relativamente estables, a pesar de grandes fluctuaciones de temperatura en el exterior. El agua es insólita pues es menos densa en su estado congelado que en su estado líquido.

El agua pura contiene igual número de H^+ y OH^- (pH 7), pero las sustancias disueltas pueden hacer las soluciones ácidas (más H^+ que OH^-) o básicas (más OH^- que H^+). Los tampones ayudan a mantener un pH constante.

Términos clave

ácido(a) 29	enlace químico 23
adhesión 27	escala pH 29
antioxidante 25	hidrofílico 27
átomo 19	hidrofóbico 27
base 29	ión 23
básica 29	isótopo 20
calor de vaporización 28	molécula 22
calor específico 28	neutrón 19
capa electrónica 20	núcleo atómico 19
capilaridad 27	número atómico 20
cohesión 26	número de masa 19
disolvente 27	protón 19
electrón 19	radiactivo 20
elemento 19	radical libre 23
enlace covalente 24	reacción química 19
enlace covalente no polar 24	solución 27
enlace covalente polar 24	solvente 27
enlace hidrógeno 26	tabla periódica 20
enlace iónico 24	tampón 29
	tensión superficial 26

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- ¿Cuál de los siguientes es falso?
 - Un elemento se define por su número atómico.
 - En la naturaleza se presentan 92 elementos.
 - Un átomo consiste de partículas subatómicas.
 - Las capas electrónicas aumentan en energía más cerca del núcleo.
- El número de masa de un elemento es igual a
 - la masa de los protones y neutrones de su átomo.
 - la masa de los neutrones de su átomo.
 - la masa de los protones de su átomo.
 - su número atómico.
- Los isótopos se definen como átomos de
 - el mismo elemento con diferente número de protones.
 - elementos radiactivos.
 - elementos estables.
 - el mismo elemento con diferente número de neutrones.
- Las moléculas
 - siempre constan de diferentes elementos enlazados.
 - pueden ser polares o no polares.
 - pueden mantenerse unidas por completo mediante enlaces hidrógeno.
 - no pueden mantenerse unidas mediante enlaces iónicos.
- Los enlaces covalentes
 - ligan moléculas de agua en el hielo.
 - sólo crean moléculas no polares.

- enlazan sodio y cloro en la sal de mesa.
- ligan hidrógeno a oxígeno en el agua.

Llena los espacios

- Un átomo consta de un núcleo atómico compuesto por _____ con carga positiva y _____ sin carga. Orbitando alrededor del núcleo hay _____ que ocupan espacios discretos llamados _____.
- Un átomo que pierde o gana uno o más electrones se llama _____. Si un átomo pierde un electrón adquiere carga _____. Los átomos con cargas opuestas se atraen mutuamente y forman enlaces _____.
- Los átomos del mismo elemento que difieren en el número de neutrones en sus núcleos se llaman _____. Algunos de estos átomos se rompen de manera espontánea, y en este proceso en ocasiones se convierten en diferentes _____. Los átomos que se comportan de esta forma se describen como _____.
- Un átomo con una capa electrónica externa que está o completamente llena o vacía se describe como _____. Los átomos con capas electrónicas externas parcialmente llenas son _____. Los enlaces covalentes se forman cuando los átomos _____ electrones, con lo que llenan sus capas exteriores.
- El agua se describe como _____ porque cada molécula de agua tiene polos ligeramente negativo y positivo. Esta propiedad permite a las moléculas de agua formar enlaces _____ entre sí. Los enlaces entre moléculas de agua dan al agua una alta _____ que produce tensión superficial.

Preguntas de repaso

- Con base en la Tabla 2-1, ¿cuántos neutrones hay en el oxígeno? ¿En el hidrógeno? ¿En el nitrógeno?
- Distingue entre átomos y moléculas, y entre protones, neutrones y electrones.
- Compara y contrasta los enlaces covalentes y los enlaces iónicos.
- Explica cómo los enlaces covalentes polares permiten la formación de enlaces hidrógeno y ofrece un ejemplo.
- ¿Por qué el agua puede absorber gran cantidad de calor con poco aumento en su temperatura? ¿Cómo se llama esta propiedad?
- Describe cómo el agua disuelve una sal.
- Define** *escala pH*, *ácido*, *base* y *tampón*. ¿Cómo los tampones reducen los cambios en pH cuando a una solución se agregan iones hidrógeno o iones hidróxido? ¿Por qué este fenómeno es importante en los organismos?

Aplicación de conceptos

- Los detergentes pueden limpiar al dispersar las grasas y aceites en el agua de modo que pueden quitarse con el enjuague. ¿Qué estructuras químicas generales (por ejemplo, partes polar o no polar) debe tener un jabón o detergente y por qué?
- ¿Qué entiende la gente cuando dice “no es el calor, es la humedad”? ¿Por qué la alta humedad hace que un día caluroso sea menos soportable?
- Los cubos de hielo artificiales (“piedras de whiskey”) hechas de granito pueden enfriarse en el congelador y usarse en las bebidas. ¿Éstos enfrían las bebidas más o menos eficientemente que un peso igual de cubos de hielo del mismo congelador? Explica.

3

MOLÉCULAS BIOLÓGICAS

ESTUDIO DE CASO

Proteínas desconcertantes

“**SABES, LISA,** creo que algo no está bien en mí”, dijo Charlene Singh a su hermana. La vibrante becaria de 22 años de edad comenzó a perder la memoria y a experimentar cambios de humor. Durante los siguientes tres años, sus síntomas empeoraron. Las manos de Singh temblaban, estaba sujeta a incontables episodios de morder y golpear personas, y se volvió incapaz de caminar o tragar. A final de cuentas, Charlene Singh se convirtió en la primera residente estadounidense en morir por la forma humana del mal de las vacas locas, que casi seguramente contrajo más de 10 años atrás mientras vivió en Inglaterra.

No fue sino hasta mediados de la década de 1990 cuando las autoridades sanitarias reconocieron que el mal de las vacas locas, o EEB (encefalopatía esponjiforme bovina), podía diseminarse entre las personas que comieran carne de ganado infectado. Aunque millones de personas pudieron haber comido res infectada, menos de 200 a nivel mundial contrajeron la versión humana de EEB, llamada vCJD (variante de la enfermedad de Crutzfeld-Jakob; CJD es un trastorno genético humano con síntomas similares). Sin embargo, para los infectados, la enfermedad siempre fue fatal, llenando los cerebros de personas y vacas con microscópicos orificios que dan al cerebro una apariencia esponjosa.

¿De dónde proviene la enfermedad de las vacas locas? Una hipótesis es que se derivó a partir de una enfermedad en las ovejas llamada tembladera, cuyos síntomas son casi idénticos a los de la EEB. En inglés, a la tembladera se le conoce como “scrapie”, y se le llama así por la tendencia de las ovejas infectadas a “scrape off”, rascar su lana. También pierden peso y coordinación, pueden volverse nerviosas o agresivas, y sus cerebros se vuelven esponjosos. Una forma mutada de tembladera quizá se volvió capaz de infectar ganado vacuno, tal vez a principios de la década de 1980. En aquella época, el pienso del ganado vacuno con frecuencia incluía partes de ovejas, algunas de las cuales acaso tuvieron tembladera. En 1986 se identificó por primera vez la EEB en el Reino Unido, y dos años después se prohibió el uso de partes de ovejas, vacas y cabras en el pienso del ganado. En 1996 las exportaciones cárnicas británicas se detuvieron de manera temporal después de que expertos confirmaron que la enfermedad podía transmitirse a las personas que comían carne infectada. Como medida precautoria de la época, más de 4.5 millones de cabezas de ganado en el Reino Unido fueron sacrificadas y sus cuerpos incinerados, una tragedia para los ganaderos británicos.

¿Por qué la enfermedad de las vacas locas es en particular fascinante para los científicos? A principios de la década de 1980, el Dr. Stanley Prusiner, investigador de la University of California-San



Los amigos no se comen entre ellos. El mal de las vacas locas tal vez surgió como resultado de vacas que comieron alimentos que contenían proteína de restos de ovejas infectadas con tembladera.

Francisco, ofreció evidencia de que una proteína causaba tembladera y podía transmitir la enfermedad a animales experimentales. Nombró “priones” a las proteínas infecciosas. Antes, no se había demostrado que ninguna entidad que careciera de material genético (ADN o ARN) fuese contagiosa, y los resultados de Prusiner al principio se tomaron con escepticismo. Pero después de que otros científicos los confirmaron, sus hallazgos ampliaron la comprensión de la importancia de las proteínas.

¿Qué son las proteínas? ¿Cómo difieren del ADN y el ARN? ¿Cómo una proteína puede infectar otro organismo, aumentar en número y producir una enfermedad mortal? ¿La EEB y la vCJD son todavía una amenaza?

DE UN VISTAZO

3.1 ¿Por qué el carbono es tan importante en las moléculas biológicas?

3.2 ¿Cómo se sintetizan las moléculas biológicas grandes?

3.3 ¿Qué son los carbohidratos?

3.4 ¿Qué son las proteínas?

3.5 ¿Qué son los nucleótidos y los ácidos nucleicos?

3.6 ¿Qué son los lípidos?

3.1 ¿POR QUÉ EL CARBONO ES TAN IMPORTANTE EN LAS MOLÉCULAS BIOLÓGICAS?

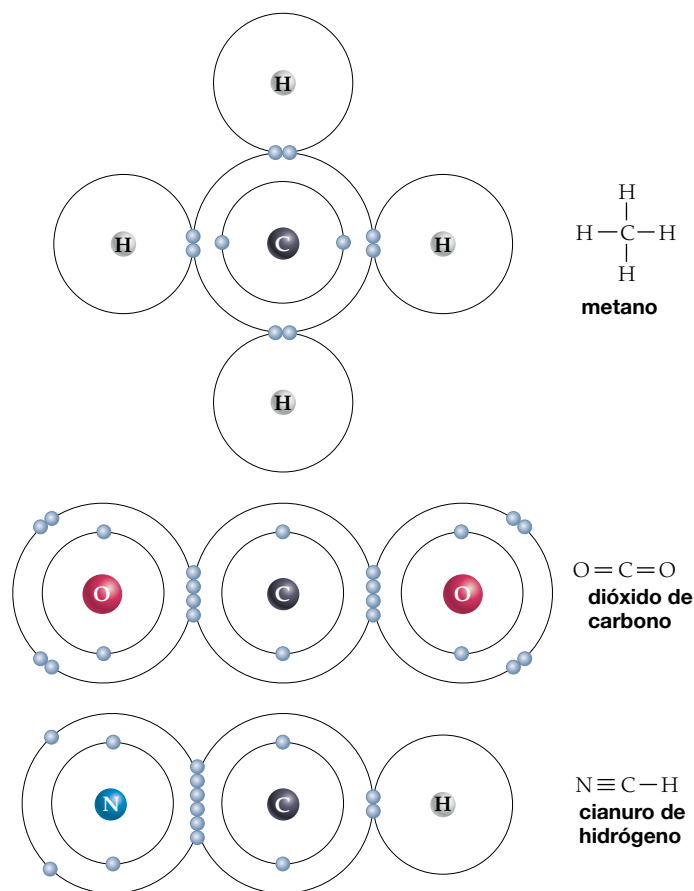
Probablemente has visto en el supermercado frutas y vegetales etiquetados como “orgánicos”, lo que significa que se cultivaron sin fertilizantes o pesticidas sintéticos. Pero en química, la palabra **orgánico** describe las moléculas que siempre contienen carbono y por lo general, oxígeno e hidrógeno. Los organismos sintetizan muchas moléculas orgánicas, de ahí el nombre de orgánico. En contraste, las moléculas **inorgánicas** carecen de átomos de carbono (son ejemplos el agua y la sal). Las moléculas inorgánicas, como las que constituyen las rocas y depósitos metálicos de la Tierra, son mucho menos diversas y por lo general mucho más simples que las moléculas orgánicas.

La vida se caracteriza por una sorprendente variedad de **moléculas biológicas**, que se definen como todas las moléculas producidas por las cosas vivientes. Casi todas ellas se basan en el átomo de carbono. Las moléculas biológicas interactúan en formas deslumbradoramente complejas que están gobernadas por las propiedades químicas que surgen de sus estructuras. Conforme las moléculas dentro de las células interactúan entre ellas, sus estructuras y propiedades químicas cambian. De manera colectiva, estos cambios orquestados con precisión dan a las células la capacidad para adquirir y usar nutrimentos, eliminar desechos, moverse, crecer, y reproducirse. Esta complejidad es posible por el versátil átomo de carbono.

Las propiedades de enlace del carbono son claves para la complejidad de las moléculas orgánicas

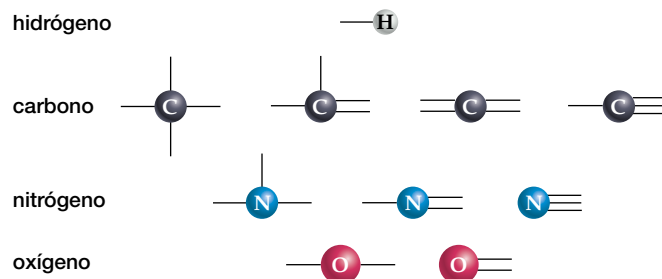
Como se describió en el Capítulo 2, los átomos cuyas capas electrónicas externas sólo están parcialmente llenas tienden a reaccionar entre sí, y ganan estabilidad al llenar sus capas y formar enlaces covalentes. Dependiendo del número de espacios vacíos en sus capas externas, dos átomos pueden compartir dos, cuatro o seis electrones, y formar un enlace covalente sencillo, doble o triple (**FIG. 3-1**). Los patrones de enlace en los cuatro tipos más comunes de átomos se encuentran en las moléculas biológicas que se muestran en la **FIGURA 3-2**. Los enlaces covalentes se representan mediante líneas sólidas dibujadas entre símbolos atómicos.

La versatilidad de enlazamiento del átomo de carbono es clave para la tremenda variedad de moléculas biológicas que hacen posible la vida sobre la Tierra. El átomo de carbono (C) tiene cuatro electrones en su capa externa, que puede alojar ocho



▲ **FIGURA 3-1 Enlazamiento covalente de átomos de carbono** El carbono debe formar cuatro enlaces covalentes para llenar su capa electrónica externa y volverse estable. Puede hacer esto al formar enlaces covalentes sencillos, dobles o triples. En estos ejemplos, el carbono forma metano (CH₄), dióxido de carbono (CO₂) y cianuro de hidrógeno (HCN).

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cuáles de estas son moléculas polares? (Es posible que necesites consultar de nuevo el Capítulo 2.)



► **FIGURA 3-2 Patrones de enlazamiento** Patrones de enlazamiento de los cuatro átomos más comunes en las moléculas biológicas. Cada línea indica un enlace covalente.

electrones. Los carbonos fácilmente forman enlaces sencillos o dobles entre sí, pero también pueden enlazarse con otros dos, tres o cuatro átomos (véase Fig. 3-1). La diversidad adicional surge a partir del rango de formas complejas que pueden asumir las moléculas orgánicas, incluidas cadenas ramificadas, anillos, láminas y hélices.

Grupos funcionales se unen al esqueleto de carbono de las moléculas orgánicas

Los **grupos funcionales** son átomos que existen comúnmente o grupos de átomos que están unidos al esqueleto de carbono de las moléculas orgánicas. Los grupos funcionales son menos estables que el esqueleto de carbono y tienen más probabilidad de participar en reacciones químicas. Los grupos funcionales en las moléculas biológicas las dotan con propiedades y tendencias únicas para reaccionar con otras moléculas. La **TABLA 3-1** describe siete grupos funcionales que son importantes en las moléculas biológicas.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes ...

- definir las moléculas *orgánicas* y explicar por qué el carbono es tan importante para la vida?
- explicar por qué los grupos funcionales son importantes en las moléculas biológicas?
- mencionar y describir las propiedades de siete grupos funcionales?

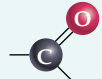
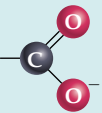
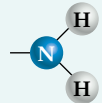
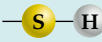
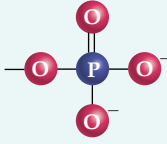
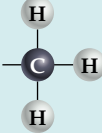
3.2 ¿CÓMO SE SINTETIZAN LAS MOLÉCULAS BIOLÓGICAS GRANDES?

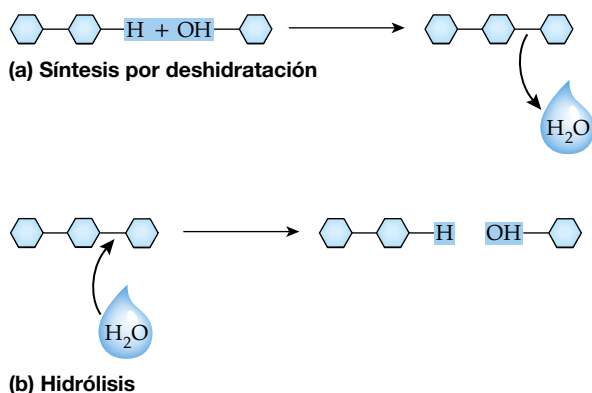
Aunque una molécula compleja podría elaborarse mediante elaboradas uniones de un átomo tras otro, la maquinaria de la vida funciona de manera mucho más eficiente al preensamblar subunidades moleculares y mantenerlas ligadas. Así como los trenes se forman al unir una serie de vagones, pequeñas moléculas orgánicas (por ejemplo, azúcares o aminoácidos) se unen para formar moléculas biológicas grandes (por ejemplo, almidones o proteínas). Las subunidades individuales se llaman **monómeros** (del griego *mono*, uno); las cadenas de monómeros se llaman **polímeros** (del griego *poly*, mucho).

Los polímeros biológicos se forman por la remoción de agua y se descomponen por la adición de agua

Las subunidades de moléculas biológicas grandes por lo general se unen mediante una reacción química llamada **síntesis por deshidratación**, lo que literalmente significa “remover agua para juntar”. En la síntesis por deshidratación, un ión de hidrógeno (H^+) se remueve de una subunidad y un ión hidroxilo (OH^-) se remueve de una segunda subunidad, lo que deja aberturas en las capas electrónicas exteriores de los átomos en las

TABLA 3-1 Grupos funcionales importantes en moléculas biológicas

Grupo	Estructura	Propiedades	Se encuentra en
Hidroxilo		Polar; involucrado en las reacciones de deshidratación e hidrólisis; forma enlaces de hidrógeno	Azúcares, polisacáridos, ácidos nucleicos, alcoholes, algunos aminoácidos, esteroides
Carbonilo		Polar; elabora partes de moléculas hidrofílicas (solubles en agua)	Azúcares (forma lineal), hormonas esteroideas, péptidos y proteínas, algunas vitaminas
Carboxilo (forma ionizada)		Polar y ácido; el oxígeno con carga negativa puede enlazar H^+ y formar ácido carboxílico ($-COOH$); involucrado en los enlaces peptídicos	Aminoácidos, ácidos grasos, ácidos carboxílicos (como los ácidos acético y cítrico)
Amino		Polar y básico; puede ionizarse al ligar un tercer H^+ ; involucrado en los enlaces peptídicos	Aminoácidos, ácidos nucleicos, algunas hormonas
Sulfhidrilo		No polar; forma enlaces disulfuro en proteínas	Cisteína (en aminoácido), muchas proteínas
Fosfato (forma ionizada)		Polar y ácido; liga nucleótidos en los ácidos nucleicos; forma enlaces de alta energía en ATP (la forma ionizada se presenta en células)	Fosfolípidos, nucleótidos, ácidos nucleicos
Metilo		No polar; puede unirse a nucleótidos en ADN (metilación) y cambiar la expresión génica	Esteroides, nucleótidos metilados en ADN



▲ **FIGURA 3-3 Síntesis por deshidratación e hidrólisis** Los polímeros biológicos se forman por (a) vinculación de subunidades monómeros en una reacción que remueve H_2O de los grupos funcionales polares. Estos polímeros pueden romperse al añadir los átomos en H_2O (b), que recrean las subunidades.

dos subunidades. Estas aberturas se llenan cuando las subunidades comparten electrones, lo que crea un enlace covalente

que las vincula. El ión de hidrógeno y el de hidroxilo se combinan para formar una molécula de agua (H_2O), como se muestra en la **FIGURA 3-3A**.

La reacción inversa es la hidrólisis (del griego *hydro*, agua, y *lysis*, romper, separar). La **hidrólisis** separa la molécula en sus subunidades originales, donde el agua dona un ión de hidrógeno a una subunidad y uno de hidroxilo a la otra (**FIG. 3-3B**). Las enzimas digestivas usan hidrólisis para descomponer los alimentos. Por ejemplo, las enzimas en la saliva y el intestino delgado promueven la hidrólisis del almidón, que consta de una cadena de moléculas de azúcar, en moléculas de azúcar individuales que pueden absorberse en el cuerpo.

Aunque existe una enorme diversidad de moléculas biológicas, casi todas caen en una de cuatro categorías generales: carbohidratos, proteínas, ácidos nucleicos y lípidos (**TABLA 3-2**).

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes ...

- mencionar y describir las reacciones que crean y rompen los polímeros biológicos?

TABLA 3-2 Cuatro clases principales de moléculas biológicas

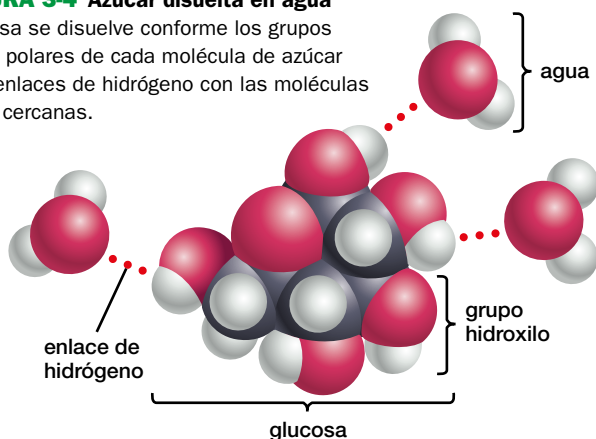
Nombre y estructura general	Tipos	Ejemplo(s)	Función típica
Carbohidratos: Moléculas compuestas principalmente de C, H, y O en la razón $(CH_2O)_n$, donde n es el número de C en el esqueleto de carbono. Subunidad: Monosacárido	Monosacáridos: Azúcares simples	Glucosa, fructosa	Almacenamiento de energía a corto plazo en plantas
	Disacáridos: Dos monosacáridos unidos	Sacarosa	
	Polisacáridos: Polímeros de monosacáridos	Almidón, glucógeno Celulosa, quitina	Almacenamiento de energía a largo plazo en plantas y animales, respectivamente Soporte estructural en plantas y artrópodos, respectivamente
Proteínas: Moléculas con una o más cadenas de aminoácidos. Las proteínas tienen hasta cuatro niveles de estructura. Subunidad: Aminoácido	Péptidos: Cadenas cortas de aminoácidos	Insulina, oxitocina	Hormonas involucradas en la regulación del azúcar sanguíneo y la reproducción, respectivamente
	Polipéptidos: Cadenas largas (polímeros) de aminoácidos	Hemoglobina Queratina	Transporte de oxígeno Componente estructural del cabello
Ácidos nucleicos: Moléculas compuestas de polímeros de nucleótidos, cada uno consta de un azúcar simple, una base nitrogenada y un grupo fosfato. Subunidad: Nucleótido	Ácido desoxirribonucleico (ADN): Polímero de nucleótidos cuyo azúcar simple es desoxirribosa	ADN	Códigos para información genética
	Ácidos ribonucleicos (ARN): Polímeros de nucleótidos cuya azúcar simple es ribosa	ARN mensajero, ARN de transferencia, ARN ribosómico	Funcionan en conjunto para formar proteínas a partir de aminoácidos con base en las secuencias de nucleótidos del ADN
Lípidos: Grupo diverso de moléculas que contienen regiones no polares (hidrofóbicas) que las hacen insolubles en agua. Subunidad: No tiene subunidad consistente; no polímeros	Grasas, aceites y ceras: Contienen uno o más ácidos grasos, cadenas hidrofóbicas de átomos de carbono que terminan en un grupo funcional de ácido carboxílico	Grasas animales, aceites vegetales Cera de abeja	Almacenamiento de energía a largo plazo en animales y plantas, respectivamente Componente estructural de los panales de abejas
	Fosfolípidos: Contienen dos ácidos grasos (hidrofóbicos) y dos grupos funcionales hidrofílicos, uno de los cuales es fosfato	Lecitina	Componente estructural de las membranas celulares
	Esteroides: Contienen cuatro anillos de átomos de carbono, con diferentes grupos funcionales unidos	Colesterol Testosterona, estrógeno	Componente de las membranas celulares Hormonas sexuales masculina y femenina, respectivamente

3.3 ¿QUÉ SON LOS CARBOHIDRATOS?

Las moléculas de **carbohidratos** están compuestas de carbono, hidrógeno y oxígeno en la razón aproximada de 1:2:1. Esta razón explica el origen de la palabra “carbohidrato”, que literalmente significa “carbono más agua”. Todos los carbohidratos son o pequeños **azúcares** solubles en agua o polímeros de azúcar, como el almidón. Si un carbohidrato consta sólo de una molécula de azúcar, se llama **monosacárido** (del griego *mono*, uno, y *saccharum*, azúcar). Cuando se unen dos monosacáridos, forman un **disacárido**. Por ejemplo, la sacarosa, o azúcar de mesa, es un disacárido compuesto por fructosa y glucosa. Si viertes azúcar en el café, sabes que el azúcar se disuelve en agua. Las moléculas de azúcar son hidrofílicas; sus grupos funcionales hidroxilo son polares y forman enlaces de hidrógeno con las moléculas polares del agua (FIG. 3-4).

▼ FIGURA 3-4 Azúcar disuelta en agua

La glucosa se disuelve conforme los grupos hidroxilo polares de cada molécula de azúcar forman enlaces de hidrógeno con las moléculas de agua cercanas.

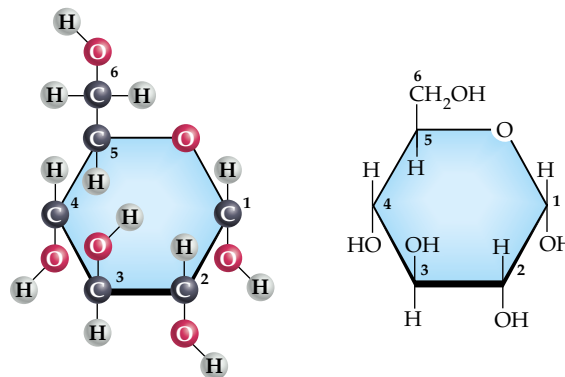


Diferentes monosacáridos tienen estructuras ligeramente distintas

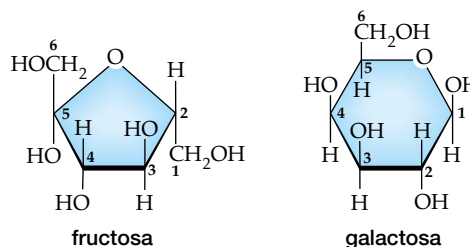
Los monosacáridos tienen un esqueleto de tres a siete átomos de carbono. La mayoría de estos átomos de carbono tienen tanto hidrógeno (—H) como un grupo hidroxilo (—OH) unidos a ellos; por tanto, los carbohidratos por lo general tienen la fórmula química aproximada $(CH_2O)_n$, donde n es el número de carbonos en el esqueleto. Cuando una molécula de azúcar se disuelve en agua, como dentro de una célula, su esqueleto de carbono típicamente forma un anillo.

La **glucosa** es el monosacárido más común en los organismos y la principal fuente de energía de las células; tiene seis carbonos, de modo que su fórmula química es $C_6H_{12}O_6$. La Figura 3-4 y la FIGURA 3-5 muestran varias formas de representar la estructura química de la glucosa; ten en mente que cualquier “unión” no etiquetada en un anillo o cadena en realidad representa un átomo de carbono.

Muchos organismos sintetizan otros monosacáridos que tienen la misma fórmula química que la glucosa, pero estructuras ligeramente diferentes. Por ejemplo, algunas plantas almacenan energía en la **fructosa** (del latín *fruct*, fruta), que consumes en frutas, jugos, miel, jarabe de maíz y bebidas gaseosas. La **galactosa** la secretan los mamíferos en su leche como una fuente de energía para sus crías (FIG. 3-6). La fructosa y la galactosa deben convertirse a glucosa antes de que las células puedan usarlas como fuente de energía.

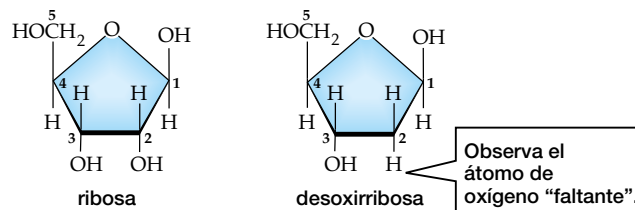


▲ FIGURA 3-5 Representaciones de estructuras químicas La molécula de glucosa ($C_6H_{12}O_6$) puede dibujarse como (izquierda) un modelo de barras y esferas que muestra cada átomo o (derecha) una versión simplificada en la que cada unión no etiquetada es un átomo de carbono. Los átomos de carbono se numeran para referencia. La estructura que llena el espacio de la glucosa se muestra en la Figura 3-4.



▲ FIGURA 3-6 Algunos monosacáridos de seis carbonos

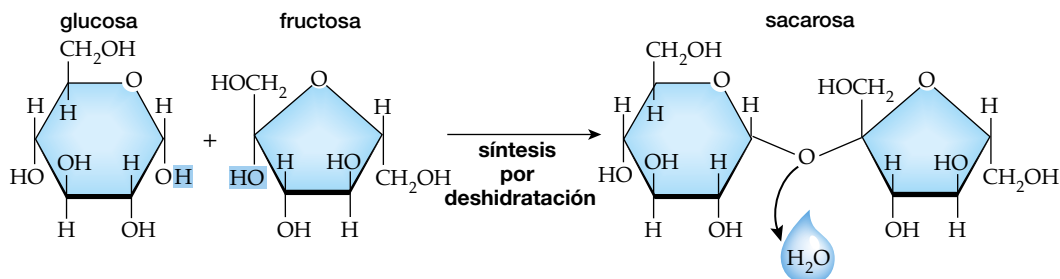
Otros monosacáridos comunes, como la ribosa y la desoxirribosa (que se encuentran en los ácidos nucleicos de ARN y ADN, respectivamente), tienen cinco carbonos. Observa en la FIGURA 3-7 que la desoxirribosa tiene un átomo de oxígeno menos que la ribosa, porque uno de los grupos hidroxilo de la ribosa se sustituye con un átomo de hidrógeno en la desoxirribosa.



▲ FIGURA 3-7 Algunos monosacáridos de cinco carbonos

Los disacáridos constan de dos monosacáridos ligados mediante síntesis de deshidratación

Los monosacáridos pueden ligarse mediante síntesis por deshidratación para formar disacáridos o polisacáridos (FIG. 3-8). Con frecuencia, los disacáridos se usan para almacenar energía a corto



▲ **FIGURA 3-8 Síntesis de un disacárido** La sacarosa se sintetiza mediante una reacción en la cual un hidrógeno se remueve de la glucosa y un grupo hidroxilo se remueve de la fructosa. Esto forma agua y deja los dos anillos de monosacáridos unidos mediante enlaces sencillos al átomo de oxígeno restante.

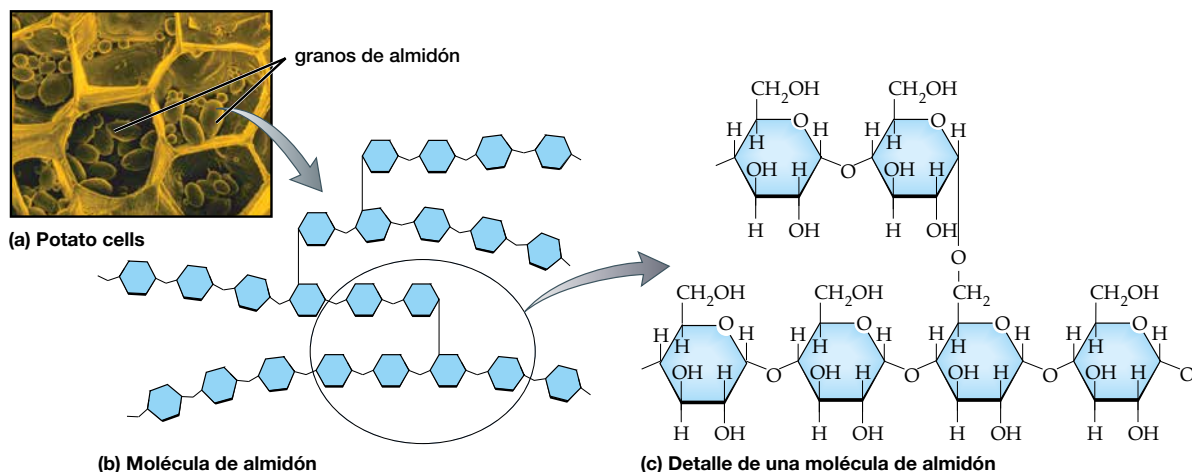
PENSAMIENTO CRÍTICO Describe la hidrólisis de esta molécula.

plazo en las plantas. Cuando se requiere energía, los disacáridos se rompen mediante hidrólisis en sus subunidades monosacárido (véase Fig. 3-3) y se convierten en glucosa que se descompone aún más para liberar la energía almacenada en sus enlaces químicos. Tal vez hayas desayunado pan tostado y café con crema y azúcar. Vertiste *sacarosa* (glucosa más fructosa) en tu café y luego agregaste crema que contiene *lactosa* (glucosa más galactosa). El disacárido *maltosa* (glucosa más glucosa) es raro en la naturaleza, pero se forma cuando las enzimas de tu sistema digestivo hidrolizan el almidón, como el almidón de trigo de tu pan tostado. Entonces otras enzimas digestivas hidrolizan cada maltosa en dos moléculas de glucosa que las células pueden absorber y descomponer para liberar energía.

Si alguna vez en lugar de azúcar agregas sustitutos de azúcar como Splenda® o Equal® a tu café, sabes que estos edulcorantes artificiales contienen menos calorías. ¿Cómo es esto posible? En la página 38, en el “Guardián de la salud: Alimentos falsos”, se estudian los edulcorantes y las grasas artificiales.

Los polisacáridos son cadenas de monosacáridos

Un polímero de muchos monosacáridos se llama **polisacárido**. La mayoría de los polisacáridos no se disuelven en agua a temperatura corporal porque los grupos hidroxilo polares de sus azúcares, que unen a los monómeros y liberan agua, se perdieron durante la síntesis por deshidratación (véase la figura 3-8). A pesar de su falta de solubilidad, los polisacáridos pueden hidrolizarse bajo las condiciones correctas. Por ejemplo, si tomas un trozo de *bagel* y lo masticas durante un minuto más o menos, observarás que gradualmente sabe más dulce. Esto se debe a que las enzimas de la saliva producen hidrólisis del **almidón** (un polisacárido) en el *bagel* en sus moléculas componentes de glucosa, que se disuelven en tu saliva y estimulan receptores en tu lengua que responden a la dulzura. Las plantas con frecuencia usan el almidón (**FIG. 3-9**) como molécula para almacenar energía. El almidón, que por lo regular se forma en raíces y semillas, consta de cadenas ramificadas de hasta medio millón de subunidades



▲ **FIGURA 3-9 Estructura y función del almidón** (a) Los granos de almidón dentro de las células de una papa almacenan energía que permitirá a la papa generar nuevas plantas en la primavera. (b) Sección de una sola molécula de almidón. Los almidones constan de cadenas ramificadas de hasta medio millón de subunidades de glucosa. (c) Estructura precisa de la porción encerrada en círculo de la molécula de almidón en (b). Observa la vinculación entre las subunidades individuales de glucosa para comparación con la celulosa (Fig. 3-10).



Guardián DE LA SALUD

Alimentos falsos

Las personas evolucionaron para disfrutar los dulces y grasas porque tienen muchas calorías necesarias para sobrevivir. Pero en las sociedades bendecidas con exceso de alimentos, la obesidad es un serio problema de salud. En respuesta, los científicos de alimentos han modificado moléculas biológicas para hacerlas no calóricas (**FIG. E3-1**). ¿Cómo se elaboran estas moléculas de alimento falso?

El aceite artificial olestra, que se usa en las papas fritas libres de grasa, sabe y se siente similar al aceite. La molécula de olestra tiene un núcleo de sacarosa, pero con seis a ocho ácidos grasos unidos a sus átomos de carbono, lo cual evita que enzimas digestivas la descompongan. Las vitaminas solubles en grasa (A, D, E y K) se disuelven en olestra, de modo que los alimentos que contienen olestra son complementados con pequeñas cantidades de estas vitaminas para compensarlo. Después de su presentación inicial en los anaqueles de los comercios, olestra se volvió impopular entre los consumidores y se ha descontinuado enormemente.

El edulcorante sucralosa (Splenda®) es una molécula modificada de sacarosa en la que tres grupos hidroxilo se sustituyeron con átomos de cloro. El Aspartame (Equal®, NutraSweet®) es una combinación de aminoácidos ácido aspártico y fenilalanina (véanse Figs. 3-14a, b). Ambos saben cientos de veces más dulce que la misma cantidad de azúcar.



▲ **FIGURA E3-1 Alimentos artificiales** Los productos hechos con edulcorantes artificiales y olestra se comercializan para las personas que intentan controlar su peso.

El jarabe de maíz alto en fructosa es un alimento falso que con frecuencia sustituye a la sacarosa en las bebidas gaseosas porque los fabricantes trabajan más fácilmente con él. Aunque no está presente en la naturaleza, el jarabe de maíz alto en fructosa se parece mucho a la sacarosa (50% fructosa + 50% glucosa) pero con fructosa al 55%.

¿Los alimentos falsos son buenos para ti? Olestra interfiere con la absorción de carotenoides (pigmentos con propiedades antioxidantes) de las frutas y vegetales, un posible inconveniente por comerlo con frecuencia. Los productos que contienen aspartame llevan una advertencia para las personas con el raro trastorno genético fenilcetonuria, que les impide metabolizar la fenilalanina. No hay buena evidencia científica de que el jarabe de maíz alto en fructosa sea más dañino para la salud que la cantidad equivalente de sacarosa, a pesar de numerosos y populares reportes de prensa.

Pero la comprensión de los efectos sobre la salud de los alimentos falsos es limitada. Los estudios controlados de nutrición humana son notablemente difíciles de diseñar e interpretar de manera correcta. Cientos de recientes estudios nutricionales han llegado a conclusiones que difieren mucho y con frecuencia parecen contradictorias, debido a diferencia en grupos de estudio, tamaños muestrales, métodos, controles e interpretación de resultados. Las formas en las que el cuerpo humano procesa los alimentos son sorprendentemente complejas y difieren entre individuos. Aunque los estudios que usan animales de laboratorio pueden ser mejor controlados, sus resultados no pueden aplicarse de manera directa a las personas. No obstante, la prensa popular con frecuencia aprovecha las conclusiones que pueden enunciarse de manera dramática en los encabezados, y omite advertencias importantes planteadas por los investigadores. ¿La línea de referencia? Obtén tu información de salud de fuentes confiables y ten en mente que incluso las opiniones expertas en este campo cambian con frecuencia. No hay una medida mágica para perder peso, y todo lo que comas tiene consecuencias para tu cuerpo. El enfoque más seguro es usar moderación al consumir azúcares y grasas naturales, así como los alimentos falsos que pudieran sustituirlos.

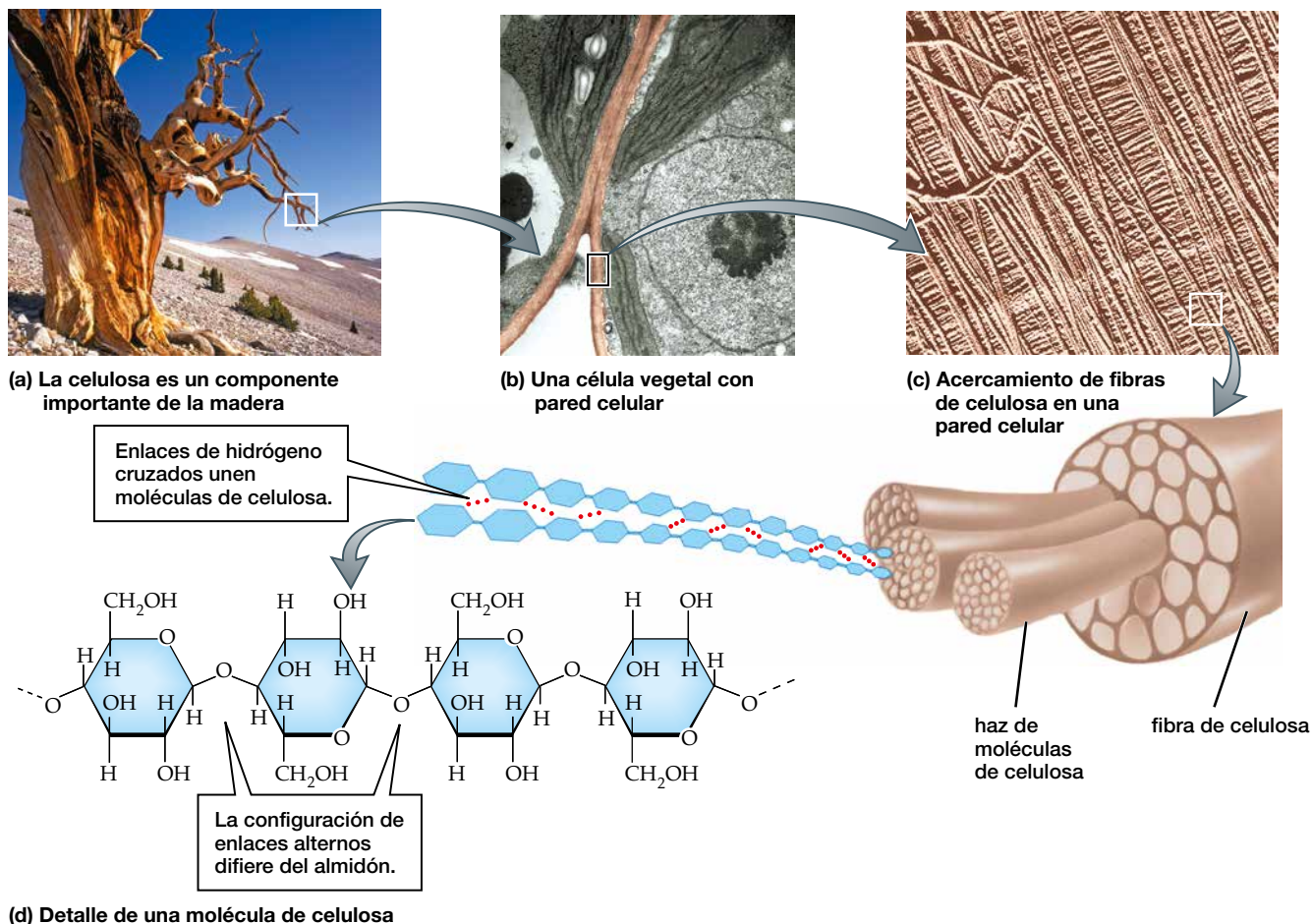
EVALÚA LO SIGUIENTE Un varón de 19 años de edad, 1.88 de estatura y 137 kg, llega al consultorio de su médico con alta azúcar sanguínea, un síntoma de diabetes tipo II (con frecuencia asociada con obesidad) y afirma tener un insaciable gusto por los dulces. Él propone cambiar a pasteles y donas libres de azúcar. ¿Qué consejo debería darle su médico?

de glucosa. El **glucógeno**, una molécula de almacenamiento de energía a corto plazo en animales (incluidas las personas), también es una cadena de subunidades de glucosa pero está mucho más ramificada que el almidón. El glucógeno se almacena sobre todo en el hígado y los músculos.

Muchos organismos usan polisacáridos como materiales estructurales. Uno de los polisacáridos estructurales más importantes es la **celulosa**, la cual constituye la mayor parte de las paredes de las células vivientes de las plantas, las esponjosas cápsulas blancas de las plantas de algodón, y casi la mitad del peso seco del tronco de los árboles (**FIG. 3-10**). Los científicos estiman que las plantas sintetizan alrededor de un billón de toneladas de

celulosa cada año, lo que la convierte en la molécula orgánica más abundante sobre la Tierra.

La celulosa, como el almidón, es un polímero de glucosa, pero en la celulosa, glucosas alternas están “de cabeza”, como verás cuando compares la Figura 3-9c con la Figura 3-10d. Aunque la mayoría de los animales digieren con facilidad el almidón, los vertebrados no sintetizan una enzima que pueda atacar los enlaces entre las moléculas de glucosa en la celulosa. Algunos animales, como las vacas y las termitas, alojan microbios que digieren celulosa en sus sistemas digestivos y pueden beneficiarse de las subunidades glucosa que los microbios liberan. En los seres humanos, las fibras de celulosa pasan intactas a



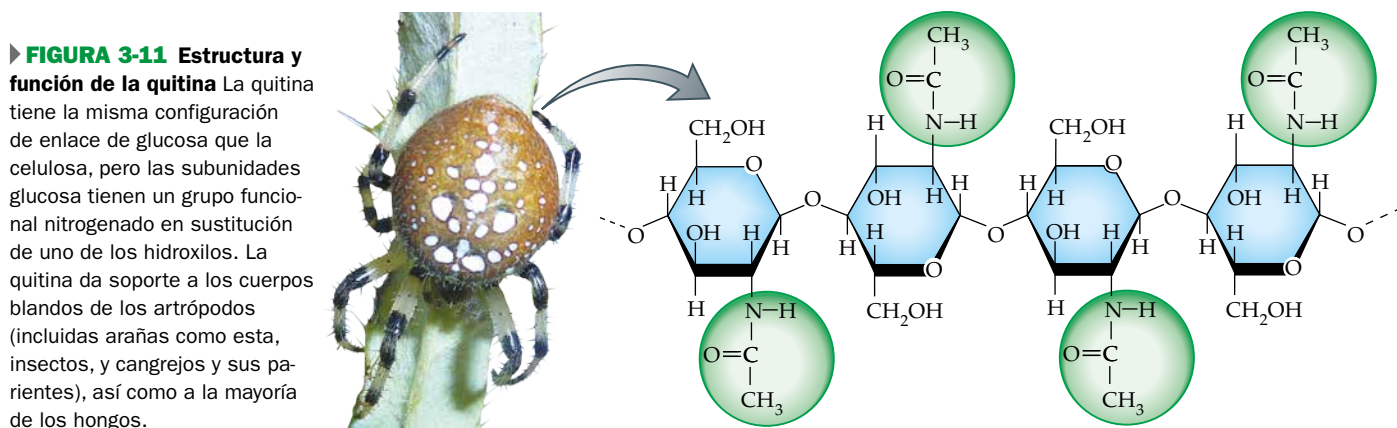
▲ **FIGURA 3-10 Estructura y función de la celulosa** (a) La madera en este pino longevo (*Pinus longaeva*) de 3 mil años de antigüedad, principalmente es celulosa. (b) La celulosa forma la pared celular que rodea cada célula de la planta. (c) Las paredes celulares vegetales con frecuencia constan de fibras de celulosa en capas que corren en ángulos rectos entre sí para resistir el desgarre en ambas direcciones. (d) La celulosa está compuesta de hasta 10 mil subunidades glucosa. Compara esta estructura con la Figura 3-9c y observa que moléculas de glucosa alternadas en la celulosa están “de cabeza”.

través del sistema digestivo; la celulosa no proporciona nutrientes, pero sí fibra dietética con varios beneficios digestivos.

Otro polisacárido de soporte es la **quitina**, que constituye las cubiertas exteriores (exoesqueletos) de insectos, cangrejos y arañas. La quitina también endurece las paredes celulares de

muchos hongos, incluidos champiñones. La quitina es similar a la celulosa, excepto que las subunidades glucosa tienen un grupo funcional nitrogenado (**FIG. 3-11**).

Los carbohidratos también pueden formar parte de moléculas más grandes; por ejemplo, la membrana plasmática que rodea



a cada célula está cubierta con proteínas a las cuales se unen los carbohidratos. Los ácidos nucleicos (que se estudian más adelante) también contienen moléculas de azúcar.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes ...

- describir los principales tipos de carbohidratos?
- ofrecer ejemplos de cada tipo de carbohidrato y explicar cómo lo usan los organismos?

3.4 ¿QUÉ SON LAS PROTEÍNAS?

Como los almidones, las **proteínas** son polímeros biológicos sintetizados mediante la unión de subunidades simples. Los científicos estiman que el cuerpo humano tiene entre 250 mil y un millón de proteínas diferentes (TABLA 3-3). La mayoría de las células contienen cientos de **enzimas** diferentes, que son proteínas que promueven reacciones químicas específicas. Otras proteínas son estructurales. La *queratina*, por ejemplo, forma pelo, cuernos, uñas, escamas y plumas (FIG. 3-12). Los gusanos de seda y las arañas secretan proteínas de seda para elaborar capullos y redes, respectivamente. Las proteínas nutricionales, como la albúmina en la clara del huevo y la caseína en la leche, proporcionan aminoácidos para los animales en desarrollo. La proteína hemoglobina transporta oxígeno en la sangre. La actina y la miosina en el músculo son proteínas contráctiles que permiten el movimiento de los cuerpos animales. Algunas proteínas son hormonas (insulina y hormona del crecimiento, por ejemplo), otras son anticuerpos (que ayudan a combatir enfermedades e infecciones), y algunas son toxinas (como el veneno de la víbora de cascabel.

Las proteínas se forman a partir de cadenas de aminoácidos

Las subunidades de proteínas son **aminoácidos**. Existen 20 aminoácidos diferentes que en general se encuentran en las proteínas, las cuales tienen la misma estructura básica. Un carbono central está unido a un átomo de hidrógeno y a tres grupos funcionales: un grupo amino nitrogenado (—NH_2), un

TABLA 3-3 Funciones de las proteínas

Función	Ejemplo(s)
Estructural	Queratina (forma pelo, uñas, escamas, plumas y cuernos); seda (forma redes y capullos)
Movimiento	Actina y miosina (se encuentra en células musculares; permite la contracción)
Defensa	Anticuerpos (se encuentran en el flujo sanguíneo; combaten organismos patógenos; algunos neutralizan venenos); venenos (se encuentran en animales venenosos; disuaden depredadores e incapacitan presas)
Almacenamiento	Albúmina (clara de huevo; ofrece nutrición al embrión)
Señalización	Insulina (secretada por el páncreas; promueve la ingesta de glucosa en las células)
Reacciones catalizadoras	Amilasa (se encuentra en la saliva y en el intestino delgado; digiere carbohidratos)

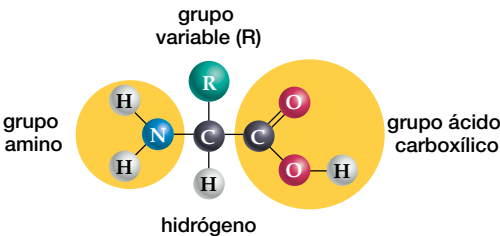


FIGURA 3-13 Estructura de aminoácido

grupo ácido carboxílico (—COOH), y un grupo “R” que varía entre diferentes aminoácidos (FIG. 3-13). El grupo R proporciona a cada aminoácido propiedades distintivas (FIG. 3-14). Algunos aminoácidos son hidrofílicos y solubles en agua porque sus grupos R son polares. Otros son hidrofóbicos, con grupos R no polares que son insolubles en agua. El aminoácido cisteína (Fig. 3-14c) es único porque tiene un grupo R que contiene azufre (sulfhidrido) que puede formar **enlaces disulfuro** covalentes con el azufre de otra molécula de cisteína. Estos enlaces disulfuro tienen importantes papeles en la proteínas, que se describen más adelante.



(a) Pelo

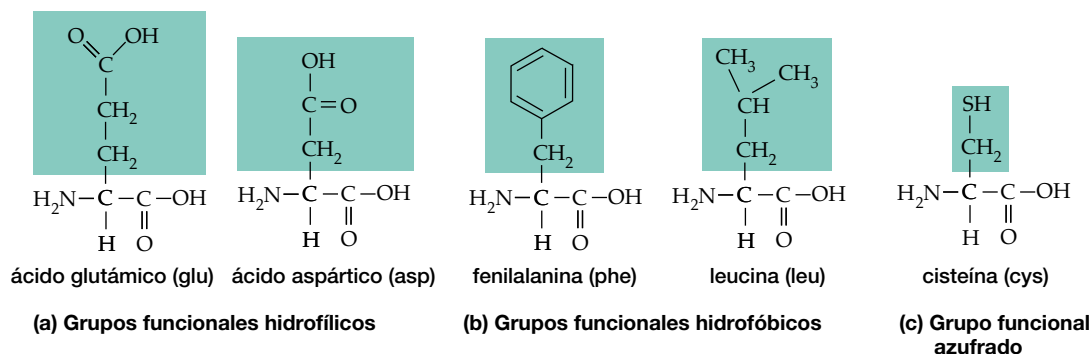


(b) Cuernos



(c) Seda

FIGURA 3-12 Proteínas estructurales La queratina es una proteína estructural común. Es la proteína predominante que se encuentra en (a) pelo, (b) cuernos y (c) la seda de una telaraña.



▲ **FIGURA 3-14 Diversidad de aminoácidos** La diversidad de aminoácidos es causada por diferentes grupos funcionales R (fondo verde), que pueden ser (a) hidrofílicos o (b) hidrofóbicos. (c) El grupo R de la cisteína tiene un átomo de azufre que puede formar enlaces covalentes con el azufre en otras cisteínas.

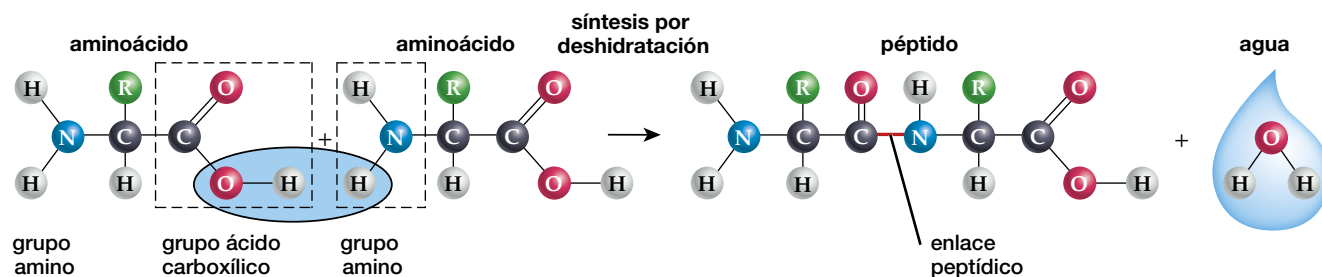
PENSAMIENTO CRÍTICO Observa el resto de los aminoácidos y, con base en sus estructuras, identifica otros tres que tengan grupos funcionales hidrofóbicos.

Como los polisacáridos y los lípidos, las proteínas se forman mediante síntesis por deshidratación. En las proteínas, el nitrógeno en el grupo amino de un aminoácido se une al carbono en el grupo ácido carboxílico de otro aminoácido mediante un enlace covalente sencillo, y se libera agua (FIG. 3-15). Este proceso forma un **enlace peptídico**, y la cadena resultante de dos aminoácidos se llama **péptido**, un término que se utiliza para cadenas relativamente cortas de aminoácidos (hasta 50 más o menos). Aminoácidos adicionales se agregan, uno a uno, hasta que se completa una cadena *polipeptídica* larga. Las cadenas polipeptídicas en las células pueden tener hasta cientos de aminoácidos de longitud. Una proteína consta de una o más cadenas polipeptídicas.

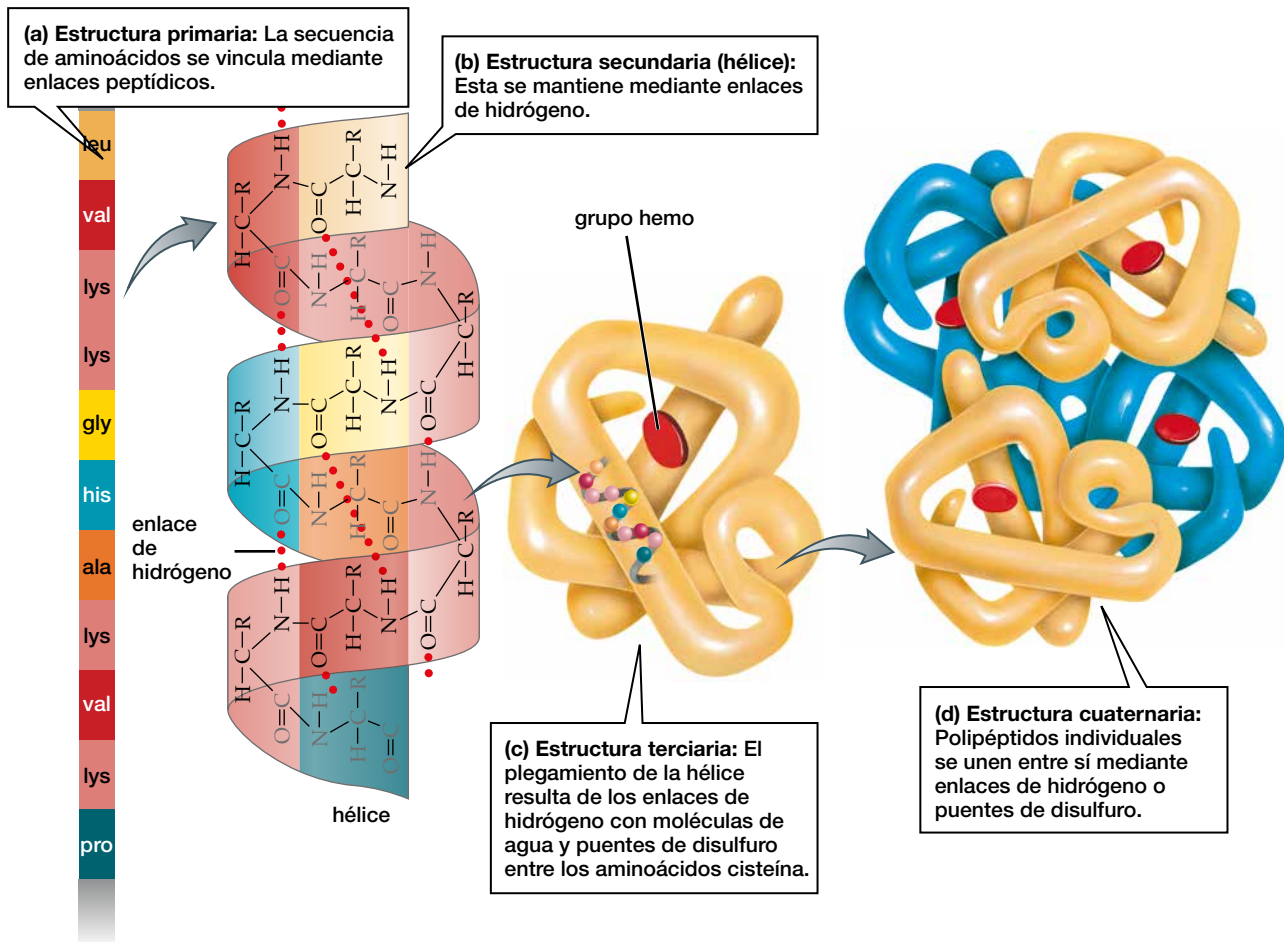
Una proteína puede tener hasta cuatro niveles de estructura

Las interacciones entre aminoácidos y sus grupos R producen giros, pliegues e interconexiones que dan a las proteínas su estructura tridimensional. Son posibles hasta cuatro niveles de estructuras proteínicas bien definidas: primaria, secundaria, terciaria y cuaternaria. Las primeras tres estructuras son

características de muchas proteínas, y el cuarto nivel ocurre en proteínas como la hemoglobina, que incluye dos o más cadenas polipeptídicas (FIG. 3-16). La secuencia de aminoácidos en una proteína se conoce como su **estructura primaria** y se especifica mediante instrucciones genéticas en el ADN de una célula (véase Fig. 3-16a). Las posiciones de aminoácidos específicos en la secuencia permiten que en sitios particulares dentro del polipéptido se formen enlaces de hidrógeno, lo que hace que asuman una **estructura secundaria**, que de manera más común es una hélice o una lámina beta. Estos enlaces de hidrógeno no involucran los grupos R, sino que se forman entre el grupo ligeramente negativo C=O (carbonilo) en un aminoácido y el grupo ligeramente positivo N-H de un aminoácido más alejado en la cadena polipeptídica (véase el grupo carbonilo en la Tabla 3-1 y el lado derecho de la Figura 3-15). Cuando tales enlaces de hidrógeno se forman entre cada cuarto aminoácido, crean las espiras de la **hélice** con forma de resorte que se encuentra en las subunidades polipeptídicas de la molécula de hemoglobina (véase Fig. 3-16b). La proteína queratina del pelo también forma hélices. Otras proteínas, como la seda, contienen cadenas polipeptídicas que repetidamente se pliegan sobre sí mismas, ancladas



▲ **FIGURA 3-15 Síntesis de proteínas** Una reacción de deshidratación forma un enlace peptídico entre el carbono del grupo ácido carboxílico de un aminoácido y el nitrógeno del grupo amino de un segundo aminoácido.



▲ **FIGURA 3-16 Los cuatro niveles de la estructura de las proteínas** La hemoglobina es la proteína portadora de oxígeno en los eritrocitos. Los discos rojos representan el grupo hemo que contiene hierro y enlaza oxígeno.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué tantas proteínas, cuando se calientan excesivamente, pierden su capacidad de funcionamiento?

mediante enlaces de hidrógeno en un arreglo de **lámina beta** (FIG. 3-17a). Las proteínas de la seda también contienen segmentos desordenados sin estructura secundaria definida que liga sus láminas beta y permite que la seda se estire (FIG. 3-17b).

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

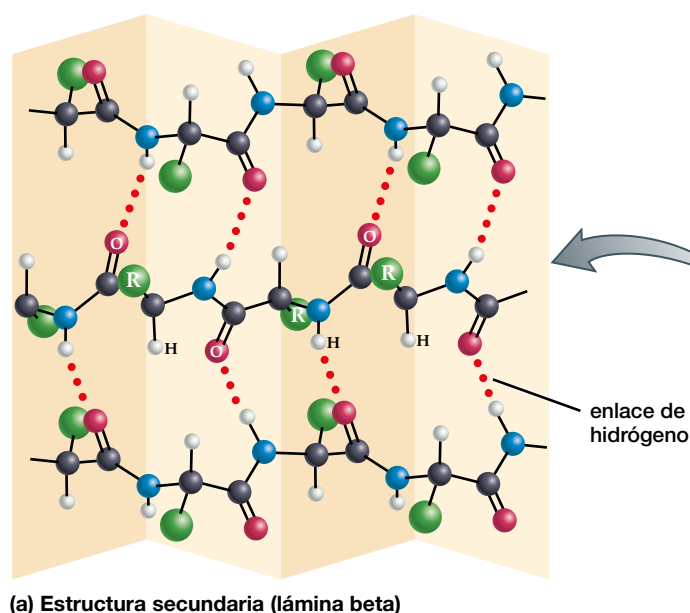
Proteínas insólitas

Los priones infecciosos, como los que causan la enfermedad de las vacas locas, son versiones con plegamiento anormal de una proteína que se encuentra en todo el cuerpo. La estructura secundaria de la proteína del prión normal es principalmente helicoidal. Sin embargo, los priones infecciosos se pliegan en láminas beta, las cuales son tan estables que no son afectadas por las enzimas que descomponen la proteína del prión normal. Como resultado, los priones infecciosos se acumulan de manera destructiva en el cerebro.

Hélices y láminas beta son las dos principales estructuras secundarias de las proteínas. ¿Cómo se ven las estructuras terciaria y cuaternaria?

Cada proteína también se dobla en una estructura terciaria (véase Fig. 3-16c) determinada por las estructura primaria y secundaria de la proteína, y también por su entorno. Por ejemplo, una proteína en el interior acuoso de una célula se pliega en una forma aproximadamente esférica que expone sus aminoácidos hidrofílicos al agua y entierra más profundo dentro de la molécula sus aminoácidos hidrofóbicos. Estas *proteínas globulares* un tanto solubles en agua incluyen hemoglobina, enzimas y la albúmina en el huevo. La estructura terciaria también forma proteínas fibrosas como la queratina en el pelo, pezuñas, cuernos y uñas. Las proteínas fibrosas son insolubles en agua y contienen muchos aminoácidos hidrofóbicos. En la queratina, la estructura terciaria consta de cadenas helicoidales pareadas que se mantienen unidas mediante enlaces disulfuro que se forman entre las cisteínas de cada polipéptido helicoidal (véase la Figura E3-2 en la página 44). Mientras más enlaces disulfuro se formen, más rígida será la queratina; por ejemplo, la queratina de las uñas tiene más cisteína y más enlaces disulfuro que la del pelo.

Un cuarto nivel de organización proteínica, llamado **estructura cuaternaria**, ocurre en las proteínas que contienen polipéptidos individuales ligados mediante enlaces de hidrógeno, enlaces disulfuro o atracciones entre porciones



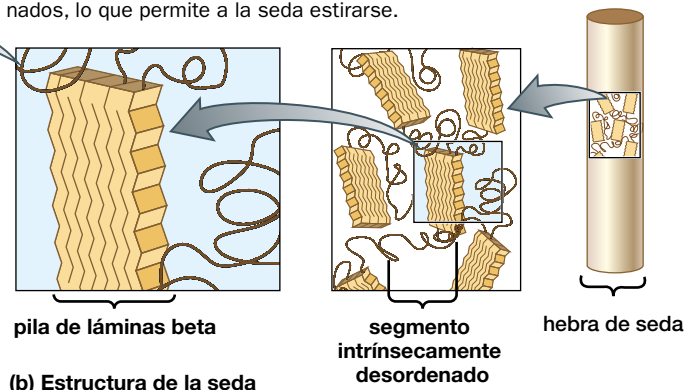
con carga opuesta de diferentes aminoácidos. La hemoglobina, por ejemplo, consta de cuatro cadenas polipeptídicas que se mantienen unidas mediante enlaces de hidrógeno (véase Fig. 3-16d). Cada uno de los cuatro polipéptidos tiene una molécula orgánica que contiene hierro llamada grupo hemo, que puede ligar una molécula de oxígeno. En la queratina, la estructura cuaternaria liga subunidades helicoidales pareadas en grupos de ocho.

La función de la proteína está determinada por la estructura proteínica

Las estructuras enormemente organizadas de muchas proteínas son esenciales para su capacidad de funcionamiento. Varias enzimas, por ejemplo, se pliegan en formas que sólo permiten su interacción con moléculas muy específicas, que encajan como una llave y una cerradura, como se describe en el Capítulo 6. La estructura proteínica primaria especifica la ubicación de aminoácidos que tienen grupos R determinados. En la hemoglobina, por ejemplo, grupos R específicos deben ocurrir precisamente en los lugares correctos para contener el grupo hemo que liga oxígeno. Las interacciones de grupos R hidrofílicos e hidrofóbicos con sus ambientes acuosos son importantes para determinar si y cómo una proteína se plegará y qué otras moléculas pueden reaccionar con ella. Una mutación que sustituye un aminoácido hidrofílico con uno hidrofóbico en ocasiones puede provocar distorsiones significativas de la proteína. Por ejemplo, este tipo de mutación en la hemoglobina causa el trastorno genético conocido como anemia falciforme (que se describe en los Capítulos 11 y 13).

Muchas proteínas, de manera notable enzimas, hemoglobina y proteínas estructurales como la queratina, se apoyan en una precisa estructura tridimensional para realizar sus funciones en el cuerpo. Pero recientemente se ha presentado una explosión de interés e investigación por proteínas o segmentos de proteínas con estructuras muy flexibles. Estas **proteínas intrínsecamente desordenadas** tienen una estructura primaria ordenada con precisión, dominada por aminoácidos hidrofílicos que flotan de

▼ **FIGURA 3-17 La lámina beta y la estructura de la proteína de la seda (a)** En una lámina beta, una sola cadena polipeptídica se pliega sobre sí misma de manera repetida (no se muestran los bucles formados por estos pliegues). Segmentos adyacentes del polipéptido plegado se ligan mediante enlaces de hidrógeno (líneas punteadas). Los grupos R (verde) se proyectan de manera alternada arriba y abajo de la lámina. **(b)** La proteína de la seda contiene pilas de láminas beta conectadas mediante segmentos proteínicos intrínsecamente desordenados, lo que permite a la seda estirarse.



manera más bien libre en sus ambientes acuosos. Como resultado, carecen de estructuras secundaria y terciaria estables. Las proteínas intrínsecamente desordenadas son flexibles y versátiles; algunas pueden plegarse en varias formas que les permiten interactuar con varias moléculas diferentes, como llaves maestras que encajan en varias cerraduras. Pero, a diferencia de las llaves rígidas, las proteínas intrínsecamente desordenadas cambian su configuración conforme se ligan a diferentes blancos. Por ejemplo, la proteína p53 (véase el Capítulo 9) tiene segmentos desordenados que pueden ligarse a múltiples moléculas blanco. Esto permite que la proteína p53 regule procesos tan diversos como la división celular y la reparación de moléculas defectuosas de ADN.

Una proteína se describe como **desnaturalizada** cuando se destruye su estructura tridimensional normal, lo que deja intacta su estructura primaria. Por ejemplo, la clara de huevo consta de proteína albúmina, que en general es transparente y relativamente fluida. Pero el calor de una sartén separa sus enlaces de hidrógeno, lo que destruye las estructuras secundaria y terciaria de la albúmina y hace que se vuelva opaca, blanca y sólida (**FIG. 3-18**). La queratina del pelo se desnaturaliza mediante una ondulación permanente, como se describe en el “¿Te has preguntado: Por qué una permanente es (temporalmente) permanente?” de la página 44. Bacterias y virus pueden destruirse mediante la desnaturalización de sus proteínas usando calor, luz ultravioleta o soluciones que son enormemente salinas o ácidas. En ocasiones el agua se esteriliza con luz ultravioleta, y los pepinillos se preservan del ataque de las bacterias por su salmuera salada y ácida.



▲ **FIGURA 3-18 El calor desnaturaliza la albúmina**

¿TE HAS PREGUNTADO...

capilares y la forma de los cabellos que produce. Los folículos del cabello lacio tienen sección transversal redonda, mientras que los folículos del cabello rizado son aplanados. ¡Pero los genes no son destino! Tú puedes crear rizos de manera química.

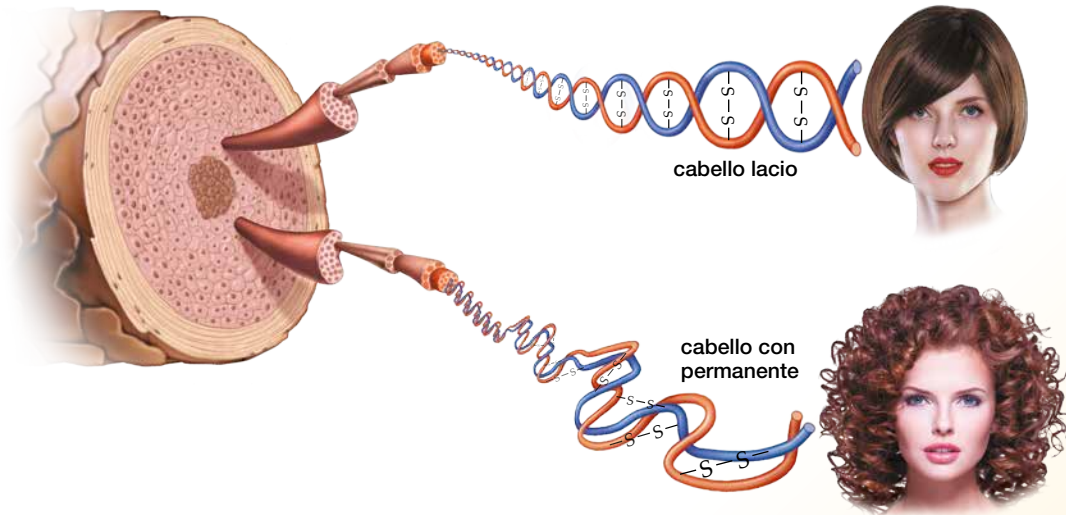
Cada cabello consta de haces dentro de haces de queratina (**FIG. E3-2**). La estructura secundaria helicoidal de la queratina se crea mediante enlaces de hidrógeno, que se perturban con facilidad por la atracción de moléculas polares de agua. De modo que si dejas que el cabello lacio húmedo se seque en rizador, conforme el agua desaparece, se forman nuevos enlaces de hidrógeno entre las moléculas de queratina en diferentes lugares debido a la distorsión causada por el rizador. Pero si está lluvioso (o incluso húmedo),

Si tu cabello es naturalmente lacio o rizado está determinado por las propiedades de tus folículos

puedes decir adiós a tus rizos enlazados con hidrógeno, pues la humedad los perturba y tu cabello regresa a su lacio natural.

¿Cómo se crea una permanente? La queratina tiene muchos aminoácidos cisteína, y una permanente altera las ubicaciones de los fuertes enlaces disulfuro covalentes entre las cisteínas. Primero, el cabello se empapa en una solución que rompe los enlaces disulfuro naturales que ligan moléculas de queratina adyacentes. Al ponerse en rizadores, el cabello se satura entonces con una solución diferente que hace que se vuelvan a formar enlaces disulfuro. Los rizadores fuerzan la formación de estos enlaces en nuevas ubicaciones, y los fuertes enlaces disulfuro mantienen de manera permanente el rizo (véase Fig. E3-2). El cabello genéticamente lacio se ha transformado en cabello rizado de forma artificial... hasta que crezca nuevo cabello.

por qué una permanente es (temporalmente) permanente?



▲ **FIGURA E3-2 Una distorsión permanente** Una permanente cambia la ubicación de enlaces disulfuro covalentes entre moléculas adyacentes de queratina a lo largo del tallo capilar, lo que lo vuelve rizado.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes ...

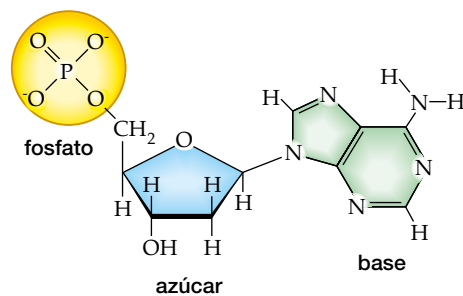
- describir las subunidades proteínicas y cómo se sintetizan las proteínas?
- explicar los cuatro niveles de estructura proteínica y por qué es importante la estructura tridimensional de una proteína?
- mencionar varias funciones de las proteínas y ofrecer ejemplos de proteínas que realizan cada función?
- describir las propiedades de las proteínas intrínsecamente desordenadas?

3.5 ¿QUÉ SON LOS NUCLEÓTIDOS Y LOS ÁCIDOS NUCLEICOS?

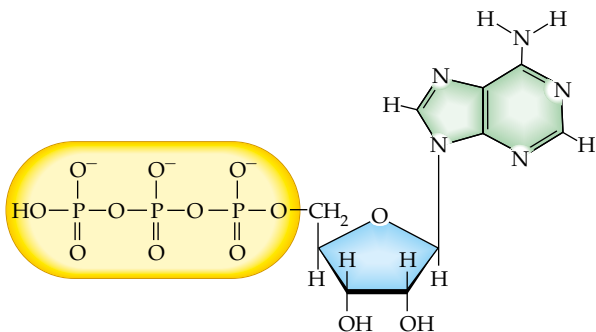
Un **nucleótido** es una molécula con tres partes: un azúcar de cinco carbonos, un grupo funcional fosfato y una **base** nitrogenada. El azúcar puede ser o ribosa o desoxirribosa (véase Fig. 3-7). Las bases están compuestas de átomos de carbono y nitrógeno ligados o en un anillo sencillo (en las bases timina, uracilo y citosina) o en anillos dobles (en las bases adenina y guanina). En la **FIGURA 3-19** se ilustra un nucleótido desoxirribosa con la base adenina. Los nucleótidos pueden funcionar como moléculas portadoras de energía, moléculas mensajeras intracelulares o subunidades de polímeros llamadas ácidos nucleicos.

Algunos nucleótidos actúan como portadores de energía o mensajeros intracelulares

El **adenosín trifosfato (ATP)** es un nucleótido ribosa con tres grupos funcionales fosfato (**FIG. 3-20**). Esta molécula se forma en las células mediante reacciones que liberan energía, como la reacción que rompe una molécula de azúcar. El ATP almacena energía en los enlaces entre sus grupos fosfato y libera energía cuando se rompe el enlace que liga al último fosfato a la molécula de ATP. Entonces esta energía está disponible para impulsar reacciones que la demandan, como la vinculación de aminoácidos para formar proteínas.



▲ **FIGURA 3-19 Un nucleótido desoxirribosa**



▲ **FIGURA 3-20** La molécula portadora de energía adenosín trifosfato (ATP)

El nucleótido ribosa adenosín monofosfato cíclico (cAMP) actúa como una molécula mensajera en las células. Muchas hormonas ejercen sus efectos al estimular la formación de cAMP dentro de las células, donde inicia una serie de reacciones bioquímicas (véase el Capítulo 38).

Otros nucleótidos (como NAD⁺ y FAD) se conocen como *portadores de electrones* porque transportan energía en forma de electrones de alta energía. Su energía y electrones se usan en la síntesis de ATP, por ejemplo, cuando las células descomponen azúcares (véase el Capítulo 8).

ADN y ARN, las moléculas de la herencia, son ácidos nucleicos

Los nucleótidos sencillos (monómeros) pueden integrarse en cadenas largas mediante síntesis por deshidratación y formar polímeros llamados **ácidos nucleicos**. En los ácidos nucleicos, un átomo de oxígeno en el grupo funcional fosfato de un nucleótido se enlaza de manera covalente con el azúcar del siguiente. El polímero de los nucleótidos desoxirribosa, llamado **ácido desoxirribonucleico (ADN)**, puede contener millones de nucleótidos. Una molécula de ADN consta de dos cadenas de nucleótidos entrelazados en forma de una doble hélice y ligados mediante enlaces de hidrógeno (**FIG. 3-21**). El ADN forma el material genético de todas las células. Su secuencia de nucleótidos, como las letras de un alfabeto biológico, deletrea la información genética necesaria para construir las proteínas de cada organismo. Las cadenas de una sola hebra de nucleótidos ribosa, llamado **ácido ribonucleico (ARN)**, se copian desde del ADN y dirigen la síntesis de proteínas (véase los Capítulos 11 y 12).

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

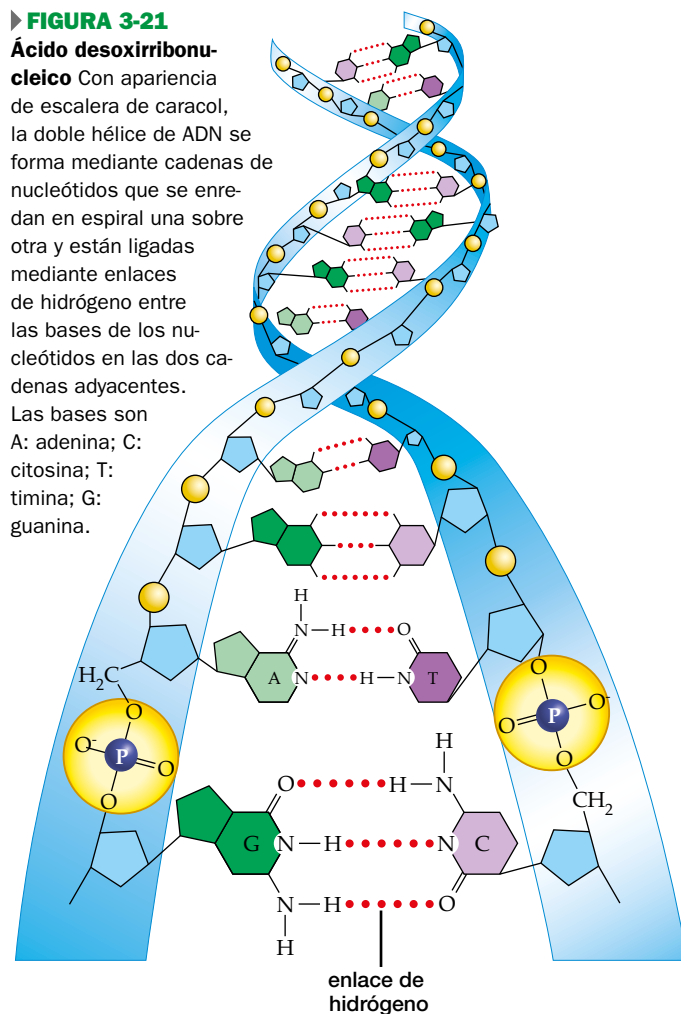
Proteínas insólitas

Todas las células usan ADN como plano para producir más células, y los virus usan ADN o ARN. Sin embargo, antes del descubrimiento de los priones, jamás se había descubierto agente patógeno que careciera por completo de material genético compuesto por ácidos nucleicos. Los científicos fueron en extremo escépticos de la hipótesis de que las proteínas prión pudieran reproducirse, hasta que estudios repetidos no descubrieron material genético asociado con los priones.

Además de no tener material genético, los priones también carecen de otro componente que poseen todos los otros agentes infecciosos: una membrana circundante. ¿Qué tipos de moléculas están involucradas en la construcción de membranas?

► **FIGURA 3-21** Ácido desoxirribonucleico

Con apariencia de escalera de caracol, la doble hélice de ADN se forma mediante cadenas de nucleótidos que se enredan en espiral una sobre otra y están ligadas mediante enlaces de hidrógeno entre las bases de los nucleótidos en las dos cadenas adyacentes. Las bases son A: adenina; C: citosina; T: timina; G: guanina.



COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes ...

- describir la estructura general de los nucleótidos?
- mencionar tres diferentes funciones de los nucleótidos?
- explicar cómo se sintetizan los ácidos nucleicos?
- proporcionar dos ejemplos de ácidos nucleicos y sus funciones?

3.6 ¿QUÉ SON LOS LÍPIDOS?

Los **lípidos** son un grupo diverso de moléculas que contienen regiones compuestas casi por completo de hidrógeno y carbono, sin enlaces no polares carbono-carbono y carbono-hidrógeno. Estas regiones son hidrofóbicas, lo que hace a los lípidos insolubles en agua. A diferencia de carbohidratos, proteínas y ácidos nucleicos, los lípidos no se forman mediante vinculación de subunidades monómero en polímeros. Los lípidos pueden almacenar energía, ofrecer recubrimientos impermeables a las plantas, formar componentes importantes de las membranas celulares o funcionar como hormonas. Los lípidos caen en tres grupos principales: (1) aceites, grasas y ceras, (2) fosfolípidos, y (3) esteroides.

Aceites, grasas y ceras contienen sólo carbono, hidrógeno y oxígeno

Aceites, grasas y ceras se construyen a partir de sólo tres tipos de átomos: carbono, hidrógeno y oxígeno. Cada uno contiene uno o más **ácidos grasos**, largas cadenas de carbono e hidrógeno con un grupo funcional ácido carboxílico ($-\text{COOH}$) en un extremo. Grasas y aceites se forman mediante síntesis por deshidratación que liga tres subunidades ácido graso a una molécula de *glicerol*, una molécula de tres carbonos (**FIG. 3-22**). Esta estructura da a grasas y aceites su nombre químico: **triglicéridos**.

Grasas y aceites se usan sobre todo como moléculas de almacenamiento de energía; contienen más del doble de calorías por gramo que carbohidratos y proteínas. Las grasas (como la mantequilla y la manteca) se producen principalmente por parte de animales, mientras que los aceites (que se encuentran en maíz, canola, olivo y aguacate) se producen en general por parte de las plantas (**FIG. 3-23**). La diferencia entre las grasas, que son sólidas a temperatura ambiente, y los aceites, que son líquidos a temperatura ambiente, yace en la estructura de sus subunidades ácidos grasos.

En las grasas, los carbonos de los ácidos grasos se ligan por completo mediante enlaces sencillos, y los ácidos grasos se describen como **saturados**, porque contienen tantos átomos de hidrógeno como sea posible. Las cadenas de ácido graso saturado son rectas y pueden estar estrechamente empaquetadas, por lo que forman un sólido a temperatura ambiente (**FIG. 3-24a**). Sin embargo, si alguno de los carbonos se liga mediante enlaces dobles y los ácidos grasos en consecuencia contienen menos hidrógenos, los ácidos grasos son **insaturados**. Los enlaces



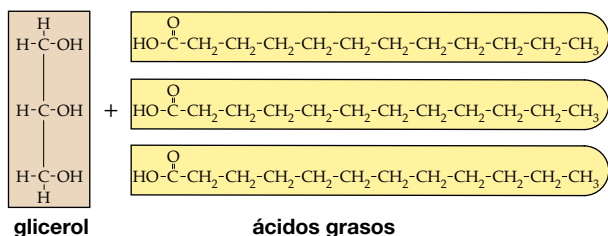
(a) La grasa se almacena previo a la hibernación.



(b) La pulpa del aguacate tiene alto contenido en aceite.

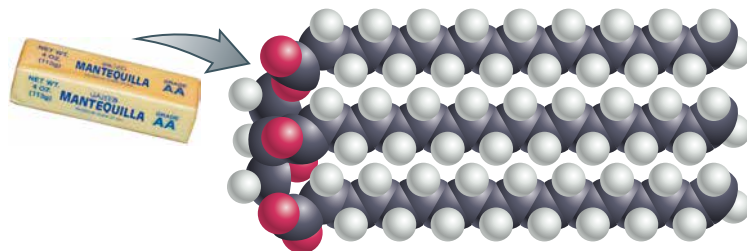
▲ **FIGURA 3-23 Almacenamiento de energía** (a) Un oso grizzly almacena grasa para procurarse tanto aislamiento como energía mientras se prepara para hibernar. Si almacenara la misma cantidad de energía en carbohidratos, tal vez no podría caminar. (b) La pulpa grasosa del aguacate con probabilidad originalmente evolucionó para atraer a los enormes mamíferos dispersores de semillas (como el enorme perezoso terrestre, extinto durante casi 10 mil años), que tragarían las semillas y las excretarían intactas.

dobles producen vueltas en las cadenas de ácidos grasos, lo que evita que las moléculas de aceite se empaqueten estrechamente (**FIG. 3-24b**). El proceso comercial de hidrogenación, que rompe algunos de los enlaces dobles y agrega hidrógenos a los carbonos, puede convertir los aceites líquidos en sólidos, pero con consecuencias para la salud (véase el “Guardián de la salud: Colesterol, grasas *trans* y tu corazón”, en la página 48).

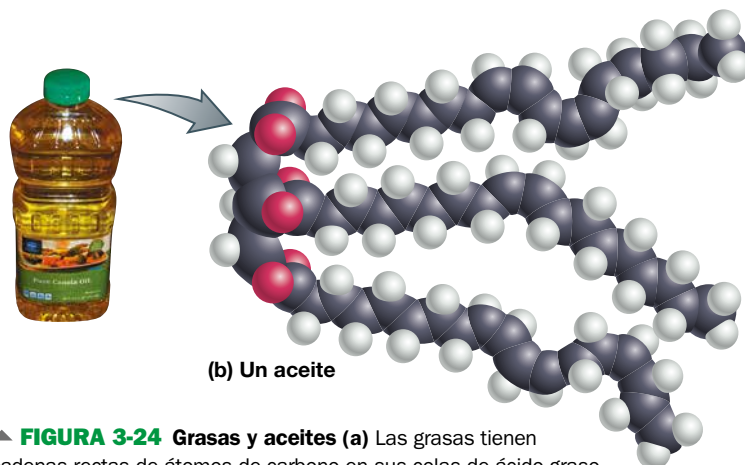


▲ **FIGURA 3-22 Síntesis de un triglicérido** La síntesis por deshidratación liga una molécula de glicerol individual con tres ácidos grasos para formar un triglicérido y tres moléculas de agua.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Qué tipo de reacción descompone esta molécula?



(a) Una grasa



(b) Un aceite

▲ **FIGURA 3-24 Grasas y aceites** (a) Las grasas tienen cadenas rectas de átomos de carbono en sus colas de ácido graso. (b) Las colas de ácido graso de los aceites tienen enlaces dobles entre algunos de sus átomos de carbono, lo que crea vueltas en las cadenas. Los aceites son líquidos a temperatura ambiente porque sus colas volteadas mantienen las moléculas alejadas.

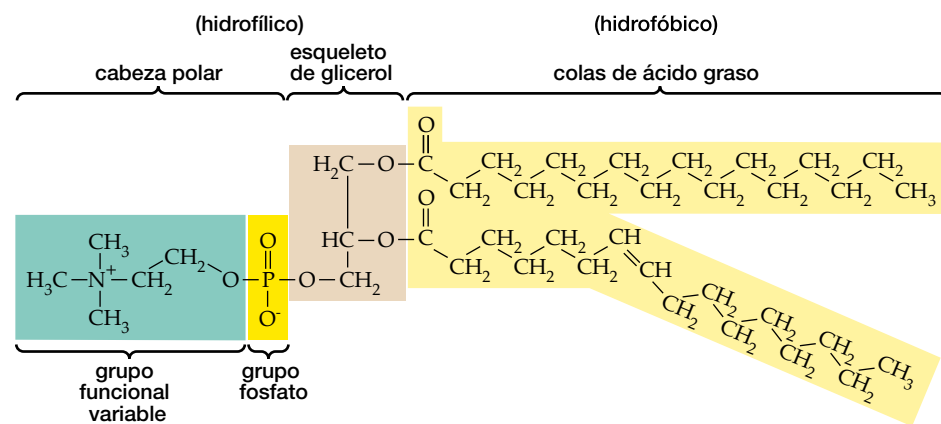


▲ **FIGURA 3-25 Ceras**, son lípidos enormemente saturados que permanecen sólidos a temperaturas exteriores. Las abejas forman cera en los hexágonos de este panal.

Aunque las **ceras** son químicamente similares a las grasas, los seres humanos y la mayoría de otros animales no tienen las enzimas adecuadas para descomponerlas. Las ceras son enormemente saturadas y sólidas a temperaturas exteriores. Forman un recubrimiento repelente al agua sobre las hojas y tallos de las plantas terrestres, y las aves distribuyen secreciones cerosas sobre sus plumas, lo que las vuelve impermeables. Las abejas melíferas usan ceras para construir intrincadas estructuras de colmena, donde almacenan miel y ponen sus huevos (**FIG. 3-25**).

Los fosfolípidos tienen “cabezas” solubles en agua y “colas” insolubles en agua

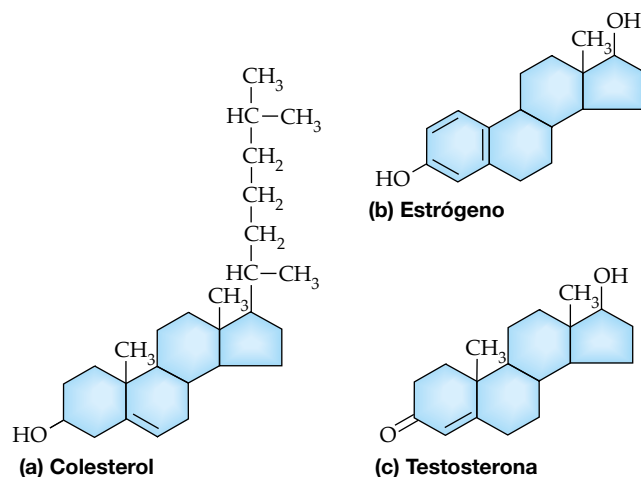
La membrana plasmática que rodea a cada célula contiene varios tipos de **fosfolípidos**. Un fosfolípido parece un aceite con uno de sus tres ácidos grasos sustituido por un grupo fosfato. El fosfato está ligado a uno de varios grupos funcionales polares que por lo general contienen nitrógeno (**FIG. 3-26**). Una molécula de fosfolípido tiene



dos extremos diferentes. En un extremo están las dos “colas” de ácido graso no polar, que son insolubles en agua. En el otro extremo está la “cabeza” de fosfato-nitrógeno, que es polar y soluble en agua. Estas propiedades de los fosfolípidos son cruciales para la estructura y el funcionamiento de las membranas celulares (véase el Capítulo 5).

Los esteroides contienen cuatro anillos de carbono fusionados

Todos los **esteroides** están compuestos por cuatro anillos de átomos de carbono. Como se muestra en la **FIGURA 3-27**, los anillos comparten uno o más lados, con varios grupos funcionales que se proyectan desde ellos. Un esteroide, *colecsterol*, es un componente



▲ **FIGURA 3-27 Esteroides** Todos los esteroides tienen una estructura molecular similar, no polar, con cuatro anillos de carbono fusionados. Las diferencias en la función esteroidea resultan de diferencias en los grupos funcionales unidos a los anillos. (a) Colesterol, la molécula de la cual se sintetizan otros esteroides; (b) estrógeno (estradiol), la hormona sexual femenina; (c) la hormona sexual masculina testosterona. Observa las semejanzas en estructura entre las hormonas sexuales.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué las hormonas esteroides pueden difundirse a través de las membranas celulares para ejercer sus efectos?

◀ **FIGURA 3-26 Fosfolípidos** Los fosfolípidos tienen dos colas de ácido graso hidrofóbico unidos al esqueleto de glicerol de tres carbonos. La tercera posición en el glicerol está ocupada por una cabeza polar (izquierda) que consta de un grupo fosfato al cual se une un segundo grupo funcional variable (por lo general, nitrogenado). El grupo fosfato tiene una carga negativa, y el grupo funcional nitrogenado tiene una carga positiva, lo que hace la cabeza hidrofílica.

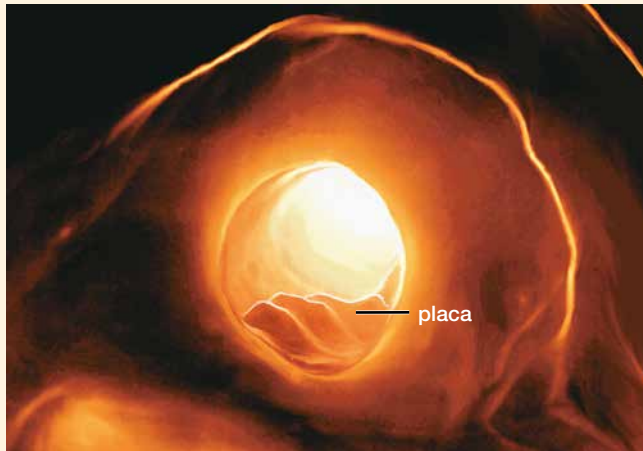


Colesterol, grasas trans y tu corazón

¿Por qué tantos alimentos se anuncian como “libres de colesterol” o “bajos en colesterol”? El colesterol es importante para la vida, ¿qué lo hace malo?

Las moléculas de colesterol son insolubles y se transportan en el torrente sanguíneo como partículas microscópicas rodeadas por fosfolípidos y proteínas hidrofílicas. Estas *lipoproteínas* (lípidos más proteína) difieren considerablemente en sus cantidades relativas de colesterol y proteína. Las que tienen menos colesterol y más proteína se describen como *lipoproteína de alta densidad* (HDL, por sus siglas en inglés), porque las proteínas son más densas que los lípidos. Las que tienen más colesterol y menos proteína son *lipoproteínas de baja densidad* (LDL, por sus siglas en inglés).

Las pruebas de sangre pueden identificar los niveles de HDL y LDL presentes en el cuerpo. ¿Por qué es importante saber esto? Porque el HDL elevado se asocia con un riesgo reducido de cardiopatía e ictus, mientras que el LDL elevado es un factor de riesgo para las enfermedades cardíacas. El LDL deposita colesterol en las paredes de las arterias, donde participa en la formación de depósitos grasos complejos llamados *placa* (FIG. E3-3). Alrededor de las placas pueden formarse coágulos sanguíneos. Si un coágulo se suelta y bloquea una arteria que suministra sangre al músculo cardíaco o



▲ **FIGURA E3-3 Placa** Un depósito de placa (estructura ondulada) bloquea parcialmente esta arteria carótida.

el cerebro, puede causar un ataque cardíaco o un ictus. En contraste con los efectos dañinos del LDL, las partículas de HDL pueden absorber colesterol de la placa que se acumula en las arterias y transportarlo hacia el hígado, que usa el colesterol para sintetizar bilis. La bilis se secreta en el intestino delgado para ayudar en la digestión de grasas.

La mayor parte del colesterol se sintetiza en el cuerpo. Las grasas saturadas (como las que hay en los productos lácteos y la carne roja) estimulan al hígado a producir más colesterol LDL. Los alimentos que contienen colesterol, que incluyen yema de huevo, salsas, tocino, leche entera y mantequilla, por lo general sólo aportan entre el 15% y 20% del colesterol en la sangre, pero las dietas en las que las grasas insaturadas (que se encuentran en pescado, nueces y la mayoría de los aceites vegetales) sustituyen a las grasas saturadas se asocian con un menor riesgo de enfermedades cardíacas. El estilo de vida también contribuye: el ejercicio tiende a aumentar el HDL, mientras que la obesidad y el tabaquismo aumentan los niveles de colesterol LDL.

La peor de las grasas alimenticias es la **grasa trans**, elaborada de manera artificial cuando se agregan átomos de hidrógeno al aceite en una configuración que hace que las colas de ácido graso que dan vuelta se pongan rectas, y el aceite se vuelva sólido a temperatura ambiente. Puesto que son muy estables, las grasas *trans* extienden la vida en los anaqueles y ayudan a conservar el sabor de los alimentos procesados como margarina, galletas y alimentos fritos. La grasa *trans*, también llamada “aceite parcialmente hidrogenado”, en forma simultánea reduce el HDL y aumenta el LDL y por tanto coloca a los consumidores en mayor riesgo de cardiopatías. Desde 2006, cuando el peligro se reconoció y nuevas leyes requirieron especificar el contenido de grasa *trans* en los alimentos, la mayoría de los fabricantes y cadenas de comida rápida redujeron mucho o eliminaron las grasas *trans* de sus productos. En 2015, con base en la evidencia científica, la FDA concluyó que las grasas *trans* “por lo general no se reconocen como seguras” y dio a los fabricantes tres años para eliminarlas.

EVALÚA LO SIGUIENTE Una mujer obesa, de 55 años de edad, consulta a su médico acerca de dolores menores en el pecho cuando hace ejercicio. Explica el diagnóstico preliminar del médico, menciona las preguntas que debería plantear a su paciente, describe las pruebas que debe realizar y proporciona el consejo que debe recibir.

vital de las membranas de las células animales. Constituye alrededor de 2% del cerebro humano, donde es un componente importante de las membranas ricas en lípidos que aíslan las células nerviosas. Las células también usan colesterol para sintetizar otros esteroides, como las hormonas sexuales femenina y masculina, *estrógeno* y *testosterona*. El exceso de la forma equivocada de colesterol se vincula con enfermedades del corazón, como se explica en el “Guardián de la salud: Colesterol, grasas *trans* y tu corazón”.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes ...

- comparar y contrastar la estructura y síntesis de grasas y aceites?
- describir las funciones de grasas, aceites y ceras?
- ofrecer dos razones por las que el colesterol es importante en el cuerpo?

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Proteínas insólitas

Stanley Prusiner y sus colegas acuñaron el término “prión” para referirse a la versión mal plegada de una proteína normal llamada PrP^C, que se encuentra en las membranas celulares. Pero, ¿cómo se replican a sí mismos los priones? Los investigadores han descubierto que los priones interactúan con las proteínas PrP^C helicoidales normales, y fuerzan segmentos de ellas para que cambien a la configuración en lámina beta de la forma infecciosa. Estos nuevos “priones encubiertos” transforman otras proteínas PrP^C normales en una reacción en cadena siempre en expansión. En apariencia, la reacción en cadena ocurre de manera suficientemente lenta como para que, como en el caso de Charlene Singh, pueda transcurrir una década o más después de la infección antes de que se presenten los síntomas de la enfermedad. Por fortuna, tanto vCJD como EEB casi se han erradicado a nivel mundial. Sin embargo, hay evidencia de que la codificación genética de PrP^C puede mutar en casos muy raros, y hace que las vacas no expuestas a priones de EEB desarrollen la enfermedad. Continúa el escrutinio cuidadoso del ganado.

El reconocimiento del prión como el agente patógeno en la vCJD enfocó la atención sobre el papel de la proteína PrP^C normal. Ella se encuentra en las membranas celulares a lo largo del cuerpo y en niveles relativamente altos en el cerebro, un blanco principal de los priones infecciosos. Evidencia preliminar sugiere que PrP^C tiene diversas funciones, que incluyen proteger a las

células de estrés oxidativo, contribuir al crecimiento de neuronas y ayudar a mantener las nuevas conexiones entre neuronas que se forman cuando un animal aprende.

En 1997, cuando aceptó el Premio Nobel por su investigación de los priones, Prusiner predijo que la comprensión de este novedoso proceso patógeno podría conducir a comprender la prevención y el tratamiento de otros trastornos neurodegenerativos. Ahora los investigadores exploran la hipótesis de que enfermedades como Alzheimer, Parkinson y la esclerosis lateral amiotrófica (ELA), pueden surgir a partir de proteínas mal plegadas que se propagan y acumulan dentro del sistema nervioso.

CONSIDERA ESTO Un trastorno llamado caquexia crónica (CWD, por sus siglas en inglés) de ciervos y alces, identificada por primera vez a finales de la década de 1960, ahora se reportó en al menos 20 estados de Estados Unidos. Como la tembladera y la EEB, la CWD es un trastorno cerebral mortal causado por priones. La enfermedad se disemina entre los animales por contacto con saliva, orina y heces, que pueden contener priones. Los priones también se encuentran en los músculos de ciervos con CWD. No hay evidencia de que CWD pueda transmitirse a las personas o al ganado doméstico. Si fueras un cazador en una región afectada, ¿seguirías cazando? ¿Comerías carne de ciervo o alce? Explica por qué sí o por qué no.

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

3.1 ¿Por qué el carbono es tan importante en las moléculas biológicas?

Las moléculas orgánicas tienen un esqueleto de carbono. Son tan diversas porque el átomo de carbono puede formar enlaces con hasta otras cuatro moléculas. Esto permite a las moléculas orgánicas tomar formas complejas, incluidas cadenas ramificadas, hélices, láminas y anillos. La presencia de grupos funcionales produce mayor diversidad entre las moléculas biológicas (véase la Tabla 3-1).

3.2 ¿Cómo se sintetizan las moléculas biológicas grandes?

La mayoría de las moléculas biológicas grandes son polímeros sintetizados al ligar muchas subunidades monómero más pequeñas usando síntesis por deshidratación. Las reacciones de hidrólisis

rompen estos polímeros. Las moléculas orgánicas más importantes caen en cuatro clases: carbohidratos, lípidos, proteínas y nucleótidos/ácidos nucleicos (véase la Tabla 3-2).

3.3 ¿Qué son los carbohidratos?

Los carbohidratos incluyen azúcares, almidones, celulosa y quitina. Los azúcares incluyen monosacáridos y disacáridos. Se usan para el almacenamiento temporal de energía y la construcción de otras moléculas. Los almidones y el glucógeno son polisacáridos que proporcionan almacenamiento de energía a largo plazo en plantas, y la quitina fortalece los exoesqueletos de muchos invertebrados y las paredes celulares de los hongos.

3.4 ¿Qué son las proteínas?

Las proteínas constan de una o más cadenas de aminoácidos llamadas polipéptidos, con hasta cuatro niveles de estructura. La estructura primaria es la secuencia de aminoácidos; la estructura secundaria consta de hélices o láminas beta. Éstas pueden plegarse para producir estructura terciaria. Las proteínas con dos o más polipéptidos ligados

tienen estructura cuaternaria. Algunas proteínas o partes de proteínas están desordenadas y carecen de una estructura secundaria o terciaria estable. La función de una proteína está determinada por su forma y por cómo sus aminoácidos interactúan con sus ambientes y entre ellas. Véase la Tabla 3-3 para funciones y ejemplos de proteínas.

3.5 ¿Qué son los nucleótidos y los ácidos nucleicos?

Un nucleótido está compuesto por un grupo fosfato, un azúcar de cinco carbonos (ribosa o desoxirribosa) y una base nitrogenada. Las moléculas formadas a partir de nucleótidos sencillos incluyen moléculas portadoras de energía (ATP) y moléculas mensajeras (AMP cíclico). Los ácidos nucleicos son cadenas de nucleótidos. El ADN porta el plano hereditario y el ARN se copia a partir del ADN y dirige la síntesis de proteínas.

3.6 ¿Qué son los lípidos?

Los lípidos son moléculas no polares insolubles en agua. Aceites, grasas, ceras y fosfolípidos contienen ácidos grasos, que son cadenas de átomos de carbono e hidrógeno con un grupo ácido carboxílico en el extremo. Los esteroides tienen cuatro anillos fusionados de átomos de carbono, con grupos funcionales unidos. Los lípidos se usan para almacenar energía (aceites y grasas), como impermeabilizante para el exterior de muchas plantas y animales (ceras), como el principal componente de las membranas celulares (fosfolípidos y colesterol) y como hormonas (esteroides).

Términos clave

aceite 46	glycogen 37
ácido desoxirribonucleico (ADN) 45	grasa 46
ácido graso 46	grasa <i>trans</i> 48
ácido nucleico 45	grupo funcional 34
ácido ribonucleico (ARN) 45	hélice 41
adenosín trifosfato (ATP) 44	hidrólisis 35
almidón 37	inorgánico 33
aminoácido 40	insaturado 46
azúcar 36	lámina beta 41
base 44	lípidos 45
carbohidrato 36	moléculas biológicas 33
celulosa 38	monómero 34
cera 47	monosacárido 36
desnaturalizado 43	nucleótido 44
disacárido 36	orgánico 33
enlace de disulfuro 40	péptido 41
enlace peptídico 41	polímero 34
enzima 40	polisacárido 37
esteroide 47	proteína 40
estructura cuaternaria 42	proteína intrínsecamente desordenada 43
estructura primaria 41	quitina 39
estructura secundaria 41	saturado 46
estructura terciaria 42	síntesis por deshidratación 34
fosfolípido 47	triglicérido 46
glucosa 36	

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- Las moléculas polares
 - se disuelven en lípidos.
 - son hidrofóbicas.
 - forman enlaces covalentes.
 - forman enlaces iónicos.
- ¿Cuál relación es correcta?
 - monosacárido-sacarosa
 - polisacárido-maltosa
 - disacárido-lactosa
 - disacárido-glucógeno
- ¿Cuál de los siguientes enunciados es falso?
 - En la descomposición de almidón, se forma agua.
 - En la quitina, las glucosas están ligadas como en la celulosa.
 - Los enlaces peptídicos determinan la estructura peptídica primaria.
 - Los puentes de disulfuro se forman mediante enlaces covalentes.
- ¿Cuál de los siguientes no está compuesto por subunidades repetidas?
 - almidón
 - proteína
 - ácido nucleico
 - lípidos
- ¿Cuál de los siguientes enunciados es falso?
 - Los carbohidratos son las moléculas de almacenamiento de energía más eficiente por peso.
 - Los segmentos de proteína intrínsecamente desordenados tienen principalmente aminoácidos hidrofílicos.
 - Los nucleótidos pueden actuar como moléculas portadoras de energía.
 - Las soluciones muy ácidas o salinas pueden desnaturalizar proteínas.

Llena los espacios

- En las moléculas orgánicas hechas de cadenas de subunidades, cada subunidad se llama _____ y las cadenas se llaman _____. Los carbohidratos que constan de cadenas largas de azúcares se llaman _____. Estas cadenas de azúcar pueden romperse mediante reacciones _____. Tres tipos de carbohidratos que constan de cadenas largas de glucosa son _____, _____ y _____.
- Llena los siguientes con los enlaces específicos: mantiene la estructura helicoidal de muchas proteínas: _____; liga cadenas polipeptídicas y puede usar proteínas para plegar: _____ y _____; une las dos cadenas de la doble hélice de ADN: _____; liga aminoácidos para formar la estructura primaria de las proteínas: _____.
- Las proteínas se sintetizan mediante una reacción llamada síntesis _____, que libera _____. Las subunidades de las proteínas se llaman _____. La secuencia de subunidades de proteína se llama estructura _____.

_____ de la proteína. Dos configuraciones regulares de la estructura secundaria de las proteínas son _____ y _____. Cuando se destruye la estructura secundaria o de orden superior de una proteína, se dice que la proteína está _____.

4. _____, _____ y _____. Un nucleótido que actúa como portador de energía es _____. Las cuatro bases que se encuentran en los nucleótidos desoxirribosa son _____, _____ y _____. Dos ácidos nucleicos importantes son _____ y _____. El grupo funcional que une nucleótidos en los ácidos nucleicos es _____.
5. Llena lo siguiente con el tipo apropiado de lípido: insaturado, líquido a temperatura ambiente: _____; las abejas lo usan para elaborar panales: _____; almacena energía en animales: _____; las hormonas sexuales se sintetizan a partir de estos: _____; la forma LDL de este contribuye a cardiopatías: _____; componente importante de las membranas celulares que tiene cabezas polares: _____.

Preguntas de repaso

1. ¿Qué significa el término “orgánico” para un químico?
2. Menciona las cuatro clases principales de moléculas biológicas y ofrece un ejemplo de cada una.

3. ¿Qué papel tienen los nucleótidos en los organismos vivos?
4. ¿En qué se parecen grasas y aceites? ¿Cómo difieren y cómo estas diferencias explican si son sólidos o líquidos a temperatura ambiente?
5. Describe y compara la síntesis por deshidratación y la hidrólisis. Ofrece un ejemplo de una sustancia formada por cada reacción química y describe la reacción específica en cada instancia.
6. Describe la síntesis de una proteína a partir de los aminoácidos. Luego describe las estructuras primaria, secundaria, terciaria y cuaternaria de una proteína.
7. ¿Dónde encuentras celulosa en la naturaleza? ¿Dónde encuentras quitina? ¿En qué forma(s) se parecen estos dos polímeros? ¿Cómo difieren?

Aplicación de conceptos

1. Con base en su estructura, bosqueja y explica cómo los fosfolípidos se organizarían en agua.
2. Compara la forma en que interactúan grasa y carbohidratos con el agua, y explica por qué esta interacción da a la grasa una ventaja adicional para el almacenamiento de energía eficiente para el peso.
3. En un universo alterno, donde las personas pudieran digerir moléculas de celulosa, ¿cómo podría afectar esto su forma de vida?

4

ESTRUCTURA Y FUNCIONAMIENTO CELULAR

ESTUDIO DE CASO

Nuevas partes para cuerpos humanos

ANDEMARIAM BEYENE, UN ESTUDIANTE DE ÁFRICA, buscaba un posgrado en la Universidad de Islandia cuando desarrolló un tumor de tráquea que persistió a pesar de cirugía y terapia de radiación. No había donador de tráquea disponible, así que Beyene estuvo de acuerdo en convertirse en la primera persona en recibir una parte corporal artificial incrustada con sus propias células.

Un equipo internacional supervisado por un cirujano torácico sueco colaboró para crear la tráquea artificial de Beyene. En Inglaterra, investigadores usaron un tomógrafo (una serie de rayos X combinados en computadora para generar una imagen tridimensional) para crear en vidrio una réplica exacta de la tráquea de Beyene. La réplica formó un molde para un material de soporte plástico con poros microscópicos que pudieran infiltrarse con células humanas. En Suecia, el molde plástico de la tráquea se colocó en un “biorreactor” con temperatura controlada que se diseñó especialmente en Estados Unidos para sembrar células en moldes artificiales. Los médicos aislaron células madre (que son capaces de formar varios tipos de células adultas) de la médula ósea de Beyene y las colocaron en un cultivo nutritivo en el biorreactor. El molde plástico de la tráquea giró dentro del biorreactor, lo que permitió que las células madre se adhirieran. Entonces los médicos sustituyeron la tráquea cancerosa de Beyene con el órgano bioartificial recién construido. La nueva tráquea compró tiempo para Beyene. Él reanudó sus estudios y se graduó en 2012 con un grado de maestro. Pero en 2014, la tráquea bioartificial se aflojó y Beyene murió.



Alexander Seifalian muestra una nariz sintética moldeada para ajustarse a un paciente.

La esperanza, el bombo publicitario y la posterior falla del primer órgano biosintético humano resalta tanto las inmensas posibilidades como los retos prácticos que enfrentan las partes corporales humanas de bioingeniería. En el Royal Free Hospital de Londres, el profesor Alexander Seifalian y su equipo han trabajado para cultivar narices, orejas y vasos sanguíneos en una tarea que con el tiempo puede transformar miles de vidas. Las partes corporales con la mayor promesa inmediata son las simples, que no se mueven o realizan funciones complejas. Cuando un hombre de negocios británico perdió su nariz por cáncer, el grupo le moldeó una nueva, inclinada ligeramente hacia la izquierda, como la original. La estructura se sembró con células madre del paciente y se incubó en una solución nutritiva formulada para estimular que las células madre se desarrollaran como cartílago. Después se implantó bajo la piel de su antebrazo para adquirir vasos sanguíneos, nervios y un recubrimiento de piel en preparación para transferirse a su cara.

La bioingeniería de órganos humanos simples demuestra la capacidad rápidamente creciente para manipular células, las unidades fundamentales de la vida. ¿Qué estructuras constituyen las células? ¿Qué nuevas técnicas de bioingeniería, que involucran células humanas o animales, se están desarrollando y poniendo a prueba?

DE UN VISTAZO

4.1 ¿Qué es la teoría celular?

4.2 ¿Cuáles son los atributos básicos de las células?

4.3 ¿Cuáles son las principales características de las células procariontes?

4.4 ¿Cuáles son las principales características de las células eucariontes?

4.1 ¿QUÉ ES LA TEORÍA CELULAR?

Puesto que las células son tan pequeñas, nadie las había visto hasta que se inventó el primer microscopio a mediados del siglo XVII (véase el “¿Cómo sabes eso? La búsqueda de la célula”, en la página 54). Pero ver células sólo fue el primer paso hacia comprender su importancia. En 1838, el botánico alemán Matthias Schleiden concluyó que las células y las sustancias producidas por ellas forman la estructura básica de las plantas, y que el crecimiento de las plantas ocurre al agregar nuevas células. En 1839, el biólogo alemán Theodor Schwann (amigo y colaborador de Schleiden) llegó a conclusiones similares acerca de las células animales. La obra de Schleiden y Schwann proporcionó una teoría unificadora de las células como las unidades fundamentales de la vida. En 1855, el médico alemán Rudolf Virchow completó la **teoría celular**, un concepto fundamental de la biología, al concluir que todas las células provienen de células previamente existentes.

La teoría celular consta de tres principios:

1. Todo organismo está constituido por una o más células.
2. Los organismos más pequeños son células individuales, y las células son las unidades funcionales de los organismos multicelulares.
3. Todas las células surgen de células preexistentes.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

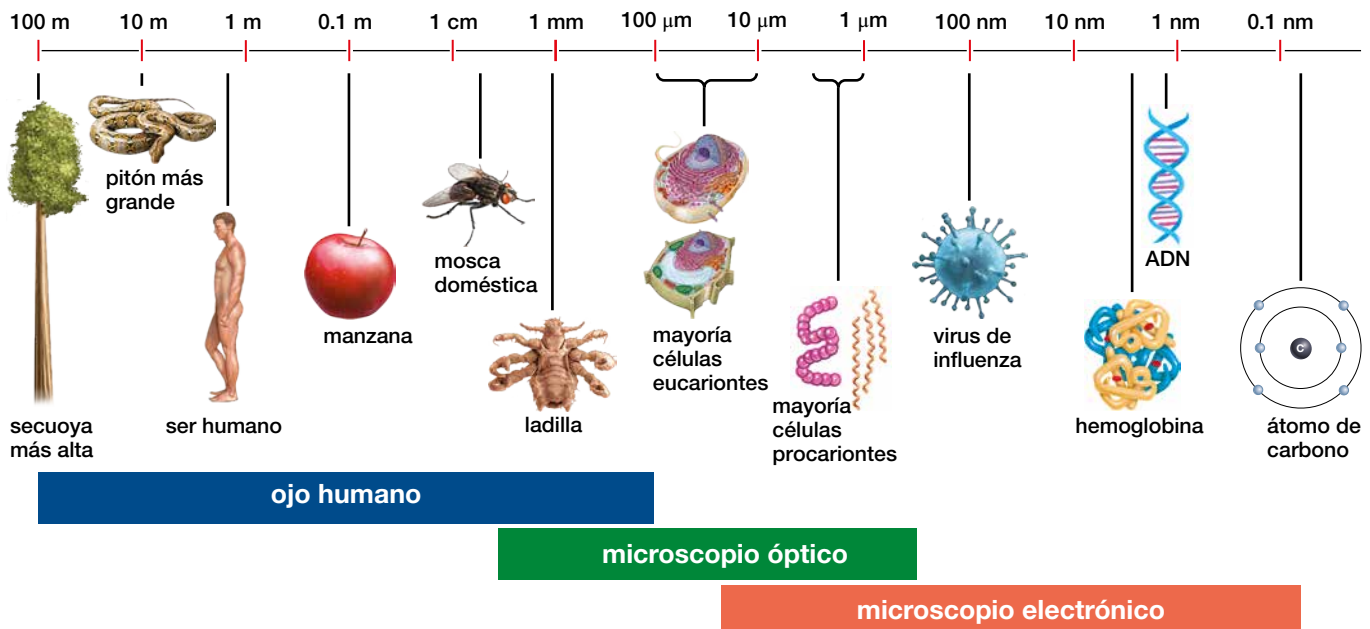
¿Puedes ...

- trazar el desarrollo histórico de la teoría celular?
- mencionar los tres principios de la teoría celular?

4.2 ¿CUÁLES SON LOS ATRIBUTOS BÁSICOS DE LAS CÉLULAS?

Todas las cosas vivientes, desde bacterias microscópicas hasta una gigante secuoya, están compuestas de células. Las células realizan una enorme variedad de funciones, incluyendo la obtención de energía y nutrientes, sintetizar moléculas biológicas, eliminar desechos, interactuar con otras células y reproducirse.

La mayoría de las células varían en tamaño desde aproximadamente 1 a 100 micrómetros (μm ; millonésimas de metro) de diámetro (**FIG. 4-1**). ¿Por qué la mayoría de las células son tan pequeñas? La respuesta se encuentra en la necesidad de que las células intercambien nutrientes y desechos con su ambiente externo a través de la membrana plasmática. Muchos nutrientes y desechos se mueven hacia, a través y desde las células mediante **difusión**, el proceso por medio del cual las moléculas disueltas



▲ **FIGURA 4-1 Tamaños relativos** Las dimensiones que se encuentran en biología varían desde aproximadamente 100 metros (la altura de la secuoya más alta) hasta algunos nanómetros (el diámetro de muchas moléculas grandes).

¿CÓMO SABES ESO?

La búsqueda de la célula

Aunque las células forman la base de la vida, son tan pequeñas que no fue sino hasta que pudieron verse que la humanidad se dio cuenta de que existían. En 1665, el científico e inventor inglés Robert Hooke dirigió su primitivo microscopio óptico a un “trozo de corcho... delgado en exceso” y vio “muchas pequeñas cajas” (**FIG. E4-1a**). Hooke llamó a las cajas “células”, porque pensó que parecían pequeñas habitaciones (llamadas celdas) ocupadas por los monjes en un monasterio. El corcho proviene de la corteza exterior seca del árbol del mismo nombre, y ahora se sabe que Hooke estaba mirando las paredes celulares no vivas que rodean todas las células vegetales. Hooke escribió que, en el corcho vivo y otras plantas, “estas células están llenas de jugos”.

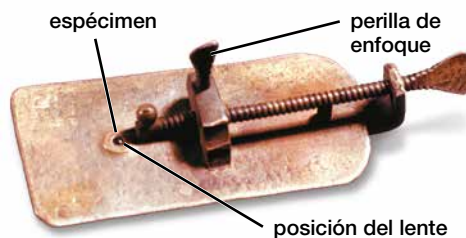
En la década de 1670, el microscopista neerlandés Anton van Leeuwenhoek construyó sus propios microscopios ópticos simples y observó un mundo viviente anteriormente desconocido (**FIG. E4-1b**). Aunque los microscopios de Van Leeuwenhoek parecen mucho más primitivos que los de Hooke, sus lentes superiores proporcionaron imágenes más claras y mayor amplificación, de hasta 1 micrómetro (1 mm);

véase Fig. 4-1). Científico aficionado autodidacta, las descripciones de Van Leeuwenhoek de miríadas de “animálculos” (principalmente organismos unicelulares) en el agua de lluvia, de un estanque y un pozo fueron recibidas con asombro. A través de los años, él describió un enorme rango de especímenes microscópicos, incluidos células sanguíneas, espermatozoides y los huevos áfidos y pulgas, lo que ayudó a superar la creencia de que estos insectos surgían espontáneamente del polvo o los granos. Al observar la materia blanca que raspó de sus dientes, Van Leeuwenhoek vio grupos de células que ahora se reconocen como bacterias. Perturbado por estos animálculos en su boca, intentó matarlos con vinagre y café caliente... pero tuvo poco éxito.

Desde los esfuerzos pioneros de los primeros microscopistas, biólogos, físicos e ingenieros han colaborado para desarrollar varios microscopios avanzados para ver la célula y sus componentes. Los *microscopios ópticos* usan lentes hechos de vidrio o cuarzo para desviar, enfocar y transmitir rayos de luz que pasan a través de o rebotan en un espécimen. El microscopio óptico pro-



(a) Microscopio óptico de Robert Hooke y su dibujo de células de corcho



(b) Microscopio óptico de van Leeuwenhoek



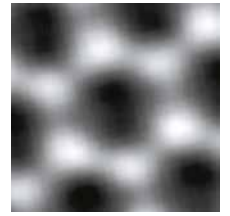
(c) Microscopio electrónico

▲ **FIGURA E4-1 Microscopios ayer y hoy** (a) Robert Hooke vio las paredes de células de corcho a través de su elegante microscopio óptico, y las dibujó con gran habilidad. (b) Hooke y Van Leeuwenhoek fueron contemporáneos. Hooke admitió que los microscopios de Van Leeuwenhoek producían mejores imágenes, pero describió estos microscopios extremadamente simples como “ofensivos para el ojo”. (c) Esta máquina moderna es tanto un microscopio electrónico de transmisión (MET) como un microscopio electrónico de barrido (MEB).

duce imágenes que dependen de cómo se ilumina el espécimen y cómo se tiñó. Los tintes fluorescentes dirigidos hacia determinadas moléculas y vistos bajo longitudes de onda específicas han revolucionado la visión de las células. El poder de resolución (la estructura más pequeña distinguible bajo condiciones ideales) de los modernos microscopios ópticos es de aproximadamente 200 nanómetros (nm; véase Fig. 4-1). Esto es suficiente para ver la mayoría de las células procariontes, algunas estructuras dentro de las células eucariontes y células vivientes como un *Paramecium* que nada (**FIG. E4-2a**).

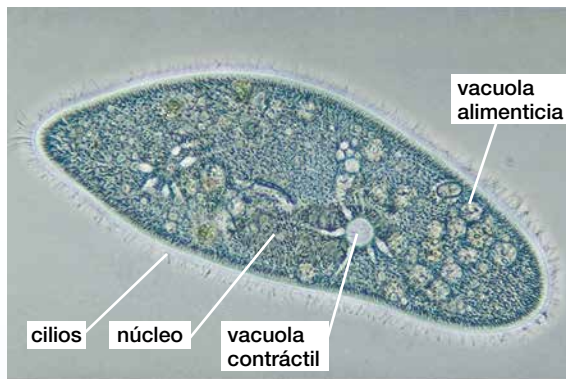
Los microscopios electrónicos (**FIG. E4-1c**) usan haces de electrones enfocados mediante campos magnéticos en lugar de luz enfocada mediante lentes. Los *microscopios electrónicos de transmisión* pasan electrones a través de un espécimen delgado y pueden revelar los detalles del interior de la estructura celular (**FIG. E4-2b**). Algunos modernos microscopios electrónicos de transmisión pueden resolver estructuras tan pequeñas como 0.05 nanómetros, lo que permite a los científicos ver moléculas como ADN e incluso átomos de carbono individuales (aquí se ven formando un anillo de seis carbonos).

Los *microscopios electrónicos de barrido* rebotan electrones de los especímenes que son secos y duros (como las conchas) o que han sido cubiertos con un recubrimiento ultradelgado de metales como el oro. Los microscopios electrónicos de barrido pueden usarse para ver los detalles superficiales tridimensionales de estructuras que varían en tamaño desde insectos pequeños completos hasta células y sus componentes, con una resolución máxima de aproximadamente 1.5 nanómetros (**FIGS. E4-2c, d**).

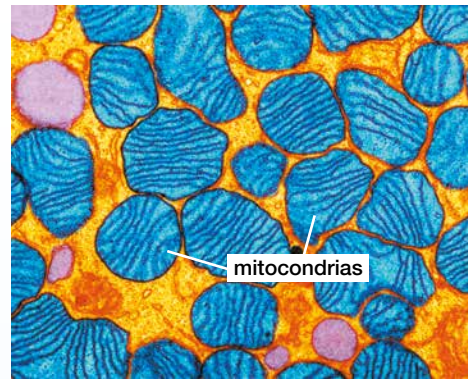


MET de átomos de carbono

PENSAMIENTO CRÍTICO Con base en las imágenes de la Figura E4-2, ¿qué ventajas hay en visualizar estructuras microscópicas usando cada una de estas técnicas?



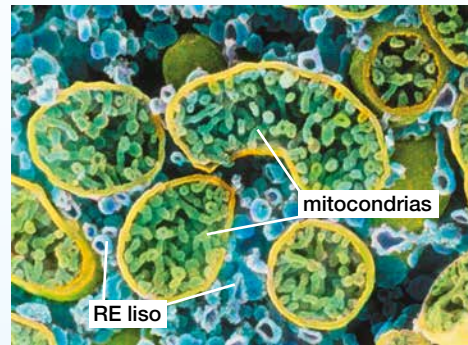
(a) Micrografía óptica (*Paramecium*)



(b) Micrografía electrónica de transmisión



(c) Micrografía electrónica de barrido (*Paramecia*)



(d) Micrografía electrónica de barrido

▲ **FIGURA E4-2 Comparación de imágenes microscópicas** (a) Un *Paramecium* viviente (protista de agua dulce unicelular) fotografiado a través de un microscopio óptico. (b) Micrografía electrónica de transmisión (MET) que muestra mitocondrias. (c) Micrografía electrónica de barrido (MES) de dos *Paramecia*. (d) Un MES que muestra mitocondrias y retículo endoplasmático liso. Todos los colores en las micrografías electrónicas (MES o MET) se añadieron artificialmente.

en los fluidos se dispersan desde regiones donde su concentración es más alta hacia regiones donde su concentración es más baja (véase el Capítulo 5). La difusión es un proceso relativamente lento, de modo que para satisfacer las constantes demandas metabólicas de las células, incluso sus partes más internas deben permanecer cerca del ambiente externo. Por ende, las células, sean redondas o alargadas, mantienen un diámetro muy pequeño.

Todas las células comparten características comunes

Todas las células surgen de un ancestro común que evolucionó hace aproximadamente 3.5 mil millones de años. Las células modernas incluyen las células procariontes simples de bacterias y arqueas y las complejas células eucariontes de protistas, hongos, plantas y animales. Todas las células, simples o complejas, comparten algunas características importantes.

La membrana plasmática encierra la célula y permite interacciones entre ésta y su ambiente

Cada célula está rodeada por una membrana delgada, más bien fluida, llamada **membrana plasmática** (FIG. 4-2). La membrana plasmática, como todas las membranas en y alrededor de las células, contiene proteínas incrustadas en una capa doble, o *bicapa*, de fosfolípidos intercalados con moléculas de colesterol.

El fosfolípido y los componentes proteínicos de las membranas celulares tienen papeles muy diferentes. La bicapa fosfolípida ayuda a aislar la célula de su entorno, lo que le permite mantener diferencias esenciales en las concentraciones de materiales adentro y afuera. En contraste, la enorme variedad de proteínas dentro de la bicapa facilitan la comunicación entre la célula y su entorno. Por ejemplo, las *proteínas de canal* permiten el paso de moléculas o iones específicos adentro o afuera de la célula (véase Fig. 4-2). Las *glicoproteínas*, que tienen cadenas de carbohidratos cortas, se extienden afuera de la célula, tanto para facilitar las interacciones intercelulares como para responder a moléculas señalizadoras externas que promueven reacciones químicas dentro de la célula (que se describen en el Capítulo 5).

Todas las células contienen citoplasma

El **citoplasma** consta de todo el fluido y las estructuras que se encuentran dentro de la membrana plasmática pero afuera del núcleo (véanse Figs. 4-4 y 4-5). La porción fluida del citoplasma en las células procariontes y eucariontes, llamada **citósol**, contiene agua, sales y una variedad de moléculas orgánicas, incluidas proteínas, lípidos, carbohidratos, azúcares, aminoácidos y nucleótidos (que se describen en el Capítulo 3). La mayoría de las actividades metabólicas de la célula, las reacciones bioquímicas que sostienen la vida, ocurren en el citoplasma celular.

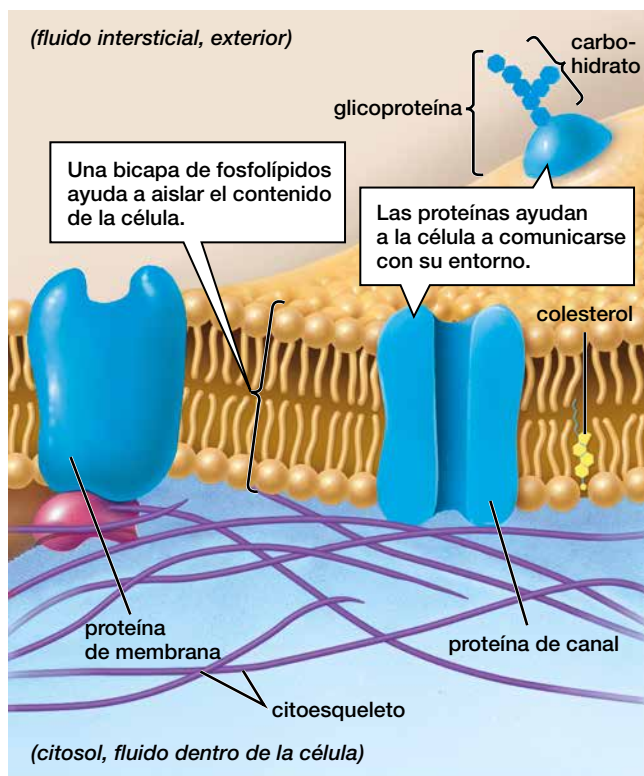
El **citoesqueleto** consta de varios filamentos proteínicos dentro del citoplasma. Éstos proporcionan soporte, estructuras de transporte dentro de la célula, ayudan en la división celular y permiten a las células moverse y cambiar de forma (véanse Figs. 4-2 y 4-7).

Todas las células usan ADN como patrón hereditario y ARN para copiar el patrón y guiar la construcción de partes celulares

El material genético en todas las células es el **ácido desoxirribonucleico (ADN)**, un patrón heredado que consta de segmentos llamados genes. Los genes almacenan las instrucciones para fabricar todas las partes de la célula y para producir nuevas células (véase el Capítulo 12). El **ácido ribonucleico (ARN)**, que es químicamente similar al ADN, copia los genes del ADN y ayuda a construir proteínas con base en su patrón genético. La construcción de proteínas a partir de ARN en todas las células ocurre en los **ribosomas**, “bancos de trabajo” celulares compuestos por un tipo especializado de ARN llamado *ARN ribosómico*.

Existen dos tipos básicos de células: procariontes y eucariontes

Todas las formas de vida están compuestas de uno de dos tipos de células. Las células **procariontes** (del griego *pro*, antes, y *kary*, núcleo) forman los cuerpos de **bacterias** y **arqueas**, las formas más simples de vida. Las células **eucariontes** (del griego *eu*, bien) son mucho más complejas y constituyen los cuerpos de animales, plantas, hongos y protistas. Como su nombre sugiere, una sorprendente diferencia entre las células procariontes y eucariontes es que el material genético de las células eucariontes está contenido dentro de un núcleo encerrado en membrana. La **TABLA 4-1** resume las principales características de las células procariontes y eucariontes.



▲ **FIGURA 4-2 La membrana plasmática** Ésta encierra a la célula en una capa doble de fosfolípidos asociados con varias proteínas. La membrana está sostenida por el citoesqueleto.

TABLA 4-1 Funciones y distribución de estructuras celulares

Estructura	Función	Procariontes	Eucariontes: plantas	Eucariontes: animales
Superficie celular				
Matriz extracelular	Rodea las células, proporciona soporte bioquímico y estructural	Ausente	Presente	Presente
Cilios	Mueve la célula a través del fluido o mueve fluido por la superficie celular	Ausente	Ausente (en la mayoría)	Presente
Flagelos	Mueve la célula a través de fluido	Presente ¹	Ausente (en la mayoría)	Presente
Membrana plasmática	Aísla del entorno el contenido de la célula; regula el movimiento de materiales hacia y desde la célula; permite la comunicación con otras células	Presente	Presente	Presente
Organización de material genético				
Material genético	Codifica la información necesaria para construir la célula y para controlar la actividad celular	ADN	ADN	ADN
Cromosomas	Contiene y controla el uso de ADN	Sencillo, circular	Muchos, lineal	Muchos, lineal
Núcleo ²	Contiene cromosomas y nucléolos	Ausente	Presente	Presente
Envoltura nuclear	Encierra el núcleo; regula el movimiento de materiales hacia y desde el núcleo	Ausente	Presente	Presente
Nuécleolos	Sintetiza ribosomas	Ausente	Presente	Presente
Estructuras citoplasmáticas				
Ribosomas	Ofrece sitios para síntesis de proteínas	Presente	Presente	Presente
Mitocondrias ²	Produce energía mediante metabolismo aerobio	Ausente	Presente	Presente
Cloroplastos ²	Realiza fotosíntesis	Ausente	Presente	Ausente
Retículo endoplasmático ²	Sintetiza componentes de membrana, proteínas y lípidos	Ausente	Presente	Presente
Aparato de Golgi ²	Modifica, ordena y empaqueta proteínas y lípidos	Ausente	Presente	Presente
Lisosomas ²	Contiene enzimas digestivas; digiere alimentos y organelos desgastados	Ausente	Ausente (en la mayoría)	Presente
Plástidos ²	Almacena alimento, pigmentos	Ausente	Presente	Ausente
Vacuola central ²	Contiene agua y desechos; proporciona presión de turgencia para sostener la célula	Ausente	Presente	Ausente
Otras vesículas y vacuolas ²	Transporta productos de secreción; contiene alimento obtenido a través de fagocitosis	Ausente	Presente	Presente
Citoesqueleto	Proporciona forma y soporte a la célula; posiciona y mueve partes celulares	Presente	Presente	Presente
Centriolos	Produce los cuerpos basales de cilios y flagelos	Ausente	Ausente (en la mayoría)	Presente

¹Algunos procariontes tienen estructuras llamadas flagelos, que carecen de microtúbulos y se mueven en una forma fundamentalmente diferente a los flagelos eucariontes.

²Indica organelos, que están rodeados por membranas y sólo se encuentran en células eucariontes.

ESTUDIO DE CASO

CONTINUACIÓN

Nuevas partes para cuerpos humanos

¿Por qué la tráquea bioartificial de Beyene se consideró un hito científico? Una razón es que se usaron las propias células del paciente para crecer la nueva parte corporal, de modo que era improbable que su sistema inmunitario rechazara las células. Las membranas plasmáticas de todas las células tienen moléculas superficiales llamadas glicoproteínas que son únicas del individuo y permiten que el sistema inmunitario de la persona reconozca las células como “yo”. Sin embargo, las células de cualquiera otra persona (excepto un gemelo idéntico) tienen diferentes glicoproteínas. El sistema inmunitario identificará las células diferentes como extrañas y las atacará, lo que puede causar rechazo de un órgano trasplantado. Para evitar el rechazo de órganos, los médicos deben encontrar células de donador que coincidan con las del paciente de un modo tan cercano como sea posible. Pero incluso entonces el paciente debe tomar medicamentos que supriman al sistema inmunitario, lo que aumenta la vulnerabilidad a cánceres e infecciones que el sistema inmunitario usualmente ubicaría y destruiría. Las células con más probabilidad de causar problemas para los pacientes inmunosuprimidos son las procariontes. ¿Cuáles son las características de estas células simples?

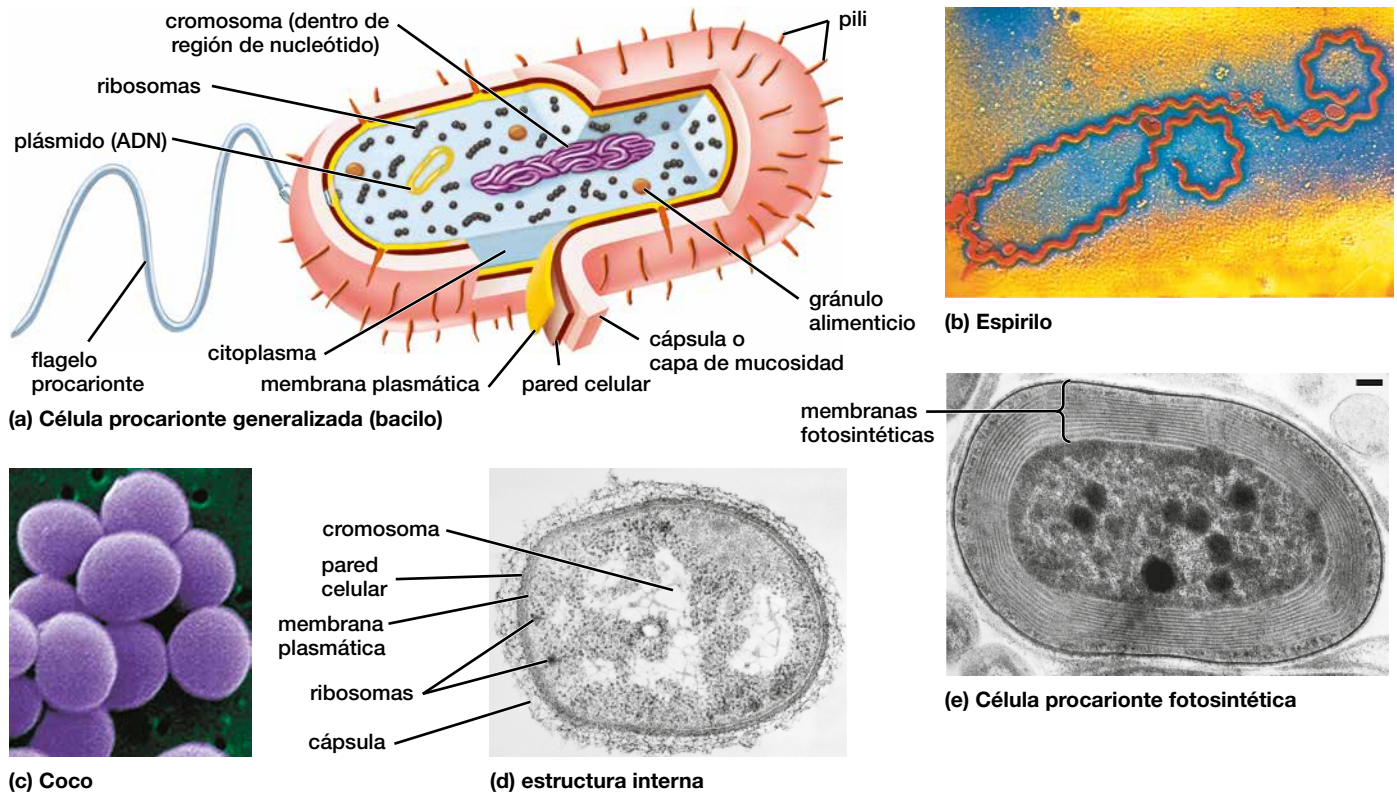
COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes ...

- describir la estructura y características compartidas por todas las células?
- distinguir las células procariontes de las eucariontes?

4.3 ¿CUÁLES SON LAS PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS DE LAS CÉLULAS PROCARIONTES?

Las células procariontes tienen una estructura interna relativamente simple y por lo general tienen menos de 5 micrómetros de diámetro (en comparación, las células eucariontes varían de 10 a 100 micrómetros de diámetro). Las procariontes también carecen de las complejas estructuras internas encerradas en membrana que son las características más prominentes de las células eucariontes. Las células procariontes sencillas constituyen dos de los dominios de la vida: Archaea y Bacteria. Muchas arqueas habitan ambientes extremos, como los manantiales termales y los estómagos de las



▲ **FIGURA 4-3 Células procariotas** Las procariotas vienen en diferentes formas, incluidas (a) bacilos con forma de barra, (b) espirilos con forma espiral y (c) cocos esféricos. Estructuras internas se revelan en las MET de (d) y (e). Algunas bacterias fotosintéticas tienen membranas internas donde ocurre la fotosíntesis, como se muestra en (e).

vacas, pero Archaea se descubre cada vez más en sitios más familiares, como el suelo y los océanos. No se sabe de alguna que cause enfermedad. En este capítulo, el enfoque es sobre las bacterias más familiares como representantes de las células procariotas (**FIG. 4-3**).

Las células procariotas tienen características superficiales especializadas

Casi todas las células procariotas están rodeadas por una **pared celular**, que es un recubrimiento relativamente rígido que la célula secreta alrededor de sí misma para proporcionar protección y ayudar a mantener su forma. Las paredes celulares de las bacterias están compuestas por *peptidoglicano* (una molécula única que consta de péptidos cortos que ligan cadenas de moléculas de azúcar que tienen grupos funcionales amino). Las bacterias incluyen *bacilos* en forma de barra, *cocos* esféricos y *espirilos* con forma espiral (véanse Figs. 4-3a, b, c).

Muchas bacterias secretan recubrimientos polisacáridos llamados **cápsulas** y **capas de mucosidad** afuera de sus paredes celulares (véase Fig. 4-3a). En bacterias como las que causan caries, diarrea, neumonía o infecciones del sistema urinario, las cápsulas y capas de mucosidad les ayudan a adherirse a tejidos huésped específicos, como la superficie de un diente o el recubrimiento del intestino delgado, pulmones o vejiga. Las cápsulas y capas de mucosidad permiten a algunas bacterias formar películas superficiales (como las que pueden recubrir los dientes sin cepillar o los inodoros sin lavar). También protegen a las bacterias y las ayudan a mantenerse húmedas.

Los **pili** (singular, *pilus*; “cabello”) son proteínas de superficie que se proyectan desde las paredes celulares de muchas

bacterias (véase Fig. 4-3a). Existen dos tipos de pili: pili de adhesión y pili sexuales. Los cortos y abundantes *pili de adhesión* pueden funcionar por cuenta propia o con las cápsulas y capas de mucosidad para ayudar a la bacteria a adherirse a estructuras. Por ejemplo, varios tipos de bacteria *Streptococcus* (que puede causar garganta irritada, infecciones de la piel, neumonía y síndrome de choque tóxico) usan pili para ayudarse a infectar a sus víctimas. Muchas bacterias forman *pili sexuales*, que son menos numerosas y muy largas. Un pilus sexual de una bacteria se enlaza a una bacteria cercana del mismo tipo y las junta. Las dos bacterias forman un puente corto que liga sus citoplasmas y les permite transferir pequeños anillos de ADN llamado **plásmidos**.

Algunas bacterias y arqueas poseen **flagelos** (“látigos”), que se extienden desde la superficie celular y giran para impulsar estas células a través de un ambiente fluido (véase Fig. 4-3a). Los flagelos procariotas difieren de los que tienen las células eucariotas, que se describen más adelante en este capítulo.

Las células procariotas tienen estructuras citoplasmáticas especializadas

El citoplasma de una célula procariota típica contiene muchas estructuras especializadas. Una región distintiva llamada **nucleoide** (que significa “como un núcleo”; véase Fig. 4-3a) contiene un solo cromosoma circular que consta de una larga cadena enrollada de ADN que tiene información genética esencial. A diferencia del núcleo de una célula eucariota, el nucleoide no está separado del citoplasma mediante una membrana. La mayoría de las células procariotas también contienen plásmidos afuera del

nucleoide. Por lo general, los plásmidos portan genes que dan a la célula propiedades especiales; por ejemplo, algunas bacterias patógenas poseen plásmidos que codifican proteínas que inactivan antibióticos, lo que las hace mucho más difíciles de aniquilar. El citoplasma bacteriano también incluye ribosomas, donde se sintetizan proteínas, así como gránulos alimenticios que almacenan moléculas con alto contenido en energía, como el glucógeno.

Aunque las células procariontes carecen de estructuras internas rodeadas por membranas, algunas bacterias usan membranas internas para organizar enzimas. Estas enzimas facilitan los procesos bioquímicos que requieren varias reacciones, y se ubican en una secuencia específica a lo largo de la membrana que corresponde a la secuencia en la que deben ocurrir las reacciones. Por ejemplo, las bacterias fotosintéticas poseen extensas membranas internas donde están incrustadas proteínas que atrapan luz y enzimas, lo que permite a la bacteria aprovechar la energía de la luz solar para sintetizar moléculas de alta energía (Fig. 4-3e).

Los procariontes también contienen un extenso citoesqueleto que incluye algunas proteínas que se parecen a los del citoesqueleto eucarionte (véase la Fig. 4-7) y otras que son únicas. Los citoesqueletos procarionte y eucarionte tienen muchas funciones similares; por ejemplo, ambos son esenciales para la división celular y contribuyen a regular la forma de la célula.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

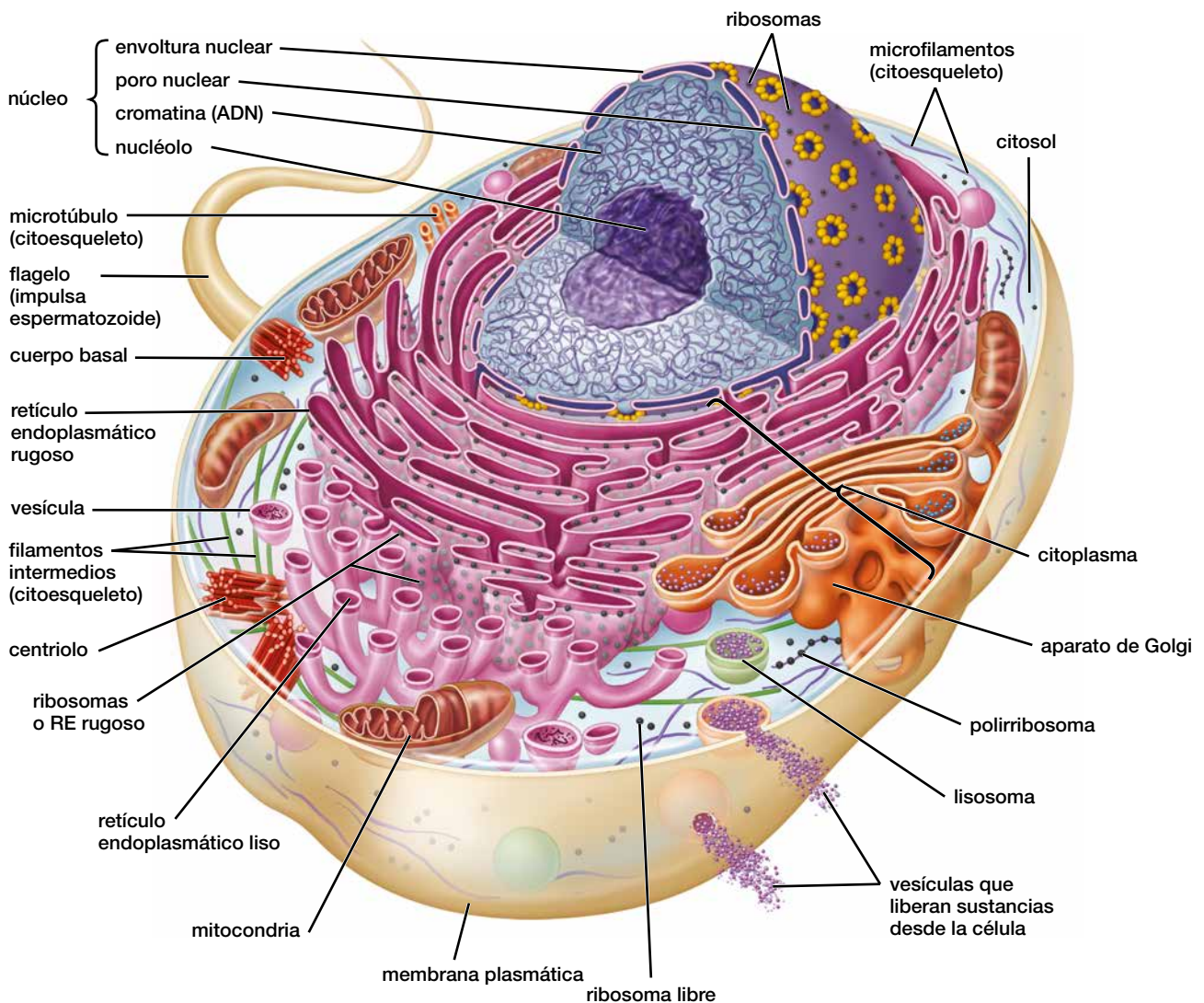
¿Puedes ...

- describir la estructura y función de las principales características de las células procariontes?
- describir las características internas de las bacterias, incluido cómo algunas bacterias utilizan membranas internas?

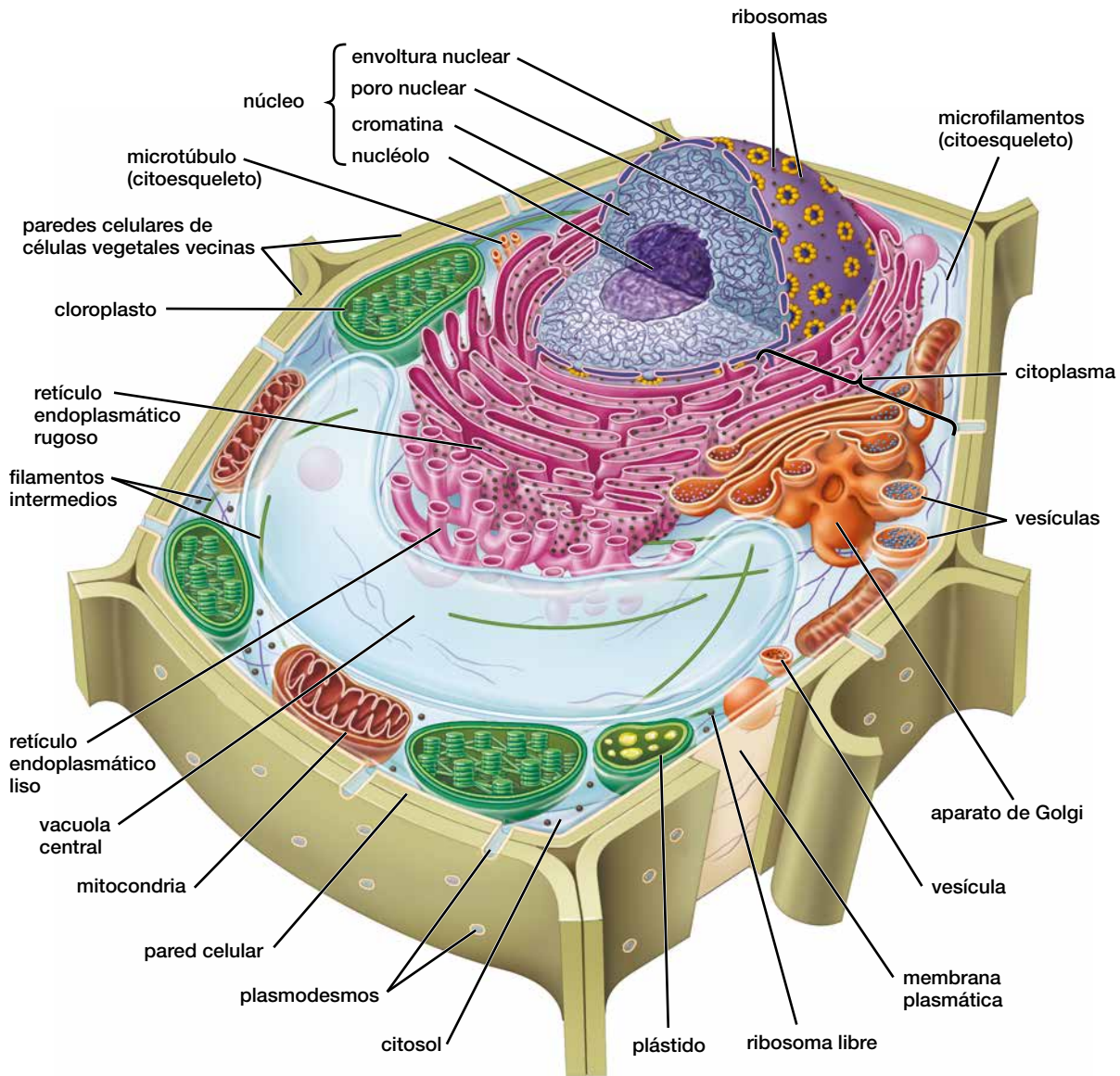
4.4 ¿CUÁLES SON LAS PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS DE LAS CÉLULAS EUCARIONTES?

Las células eucariontes constituyen los cuerpos de los organismos que pertenecen al dominio Eukarya: animales, plantas, protistas y hongos. Como podrás imaginar, estas células son extremadamente diversas. Las células que forman los cuerpos de los protistas unicelulares pueden realizar todas las actividades necesarias para la vida independiente. Dentro del cuerpo de cualquier organismo multicelular, las células están especializadas para realizar una variedad de funciones. Aquí se verán las células vegetales y animales.

A diferencia de las células procariontes, las células eucariontes (**FIG. 4-4**) tienen **organelos** (“pequeños órganos”), estructuras encerradas en membrana especializados para una función específica



▲ **FIGURA 4-4** Una célula animal generalizada



▲ **FIGURA 4-5** Una célula vegetal generalizada

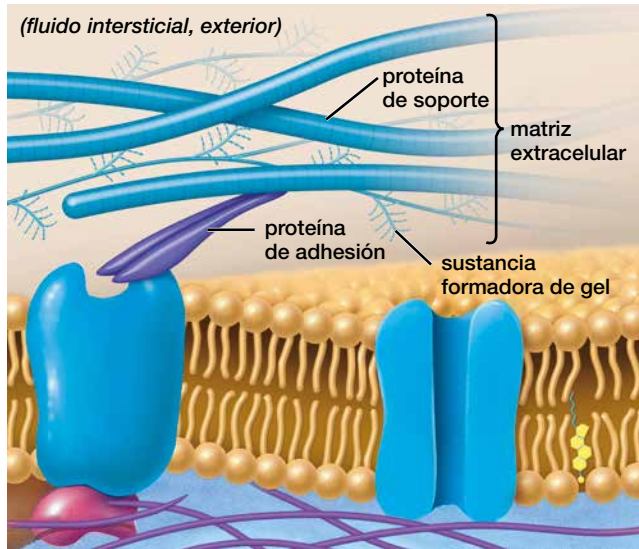
(véase Tabla 4-1). Los organelos contribuyen a la complejidad de las células eucariontes. La figura 4-4 ilustra una célula animal generalizada, y la **FIGURA 4-5** ilustra una célula vegetal generalizada, cada una con algunas estructuras distintivas. Las células animales tienen centriolos, lisosomas, cilios y flagelos, que no se encuentran en la mayoría de las células vegetales comunes, y las células vegetales tienen paredes celulares, vacuolas centrales y plástidos (incluidos cloroplastos), que están ausentes en las células animales.

Estructuras extracelulares rodean las células animales y vegetales

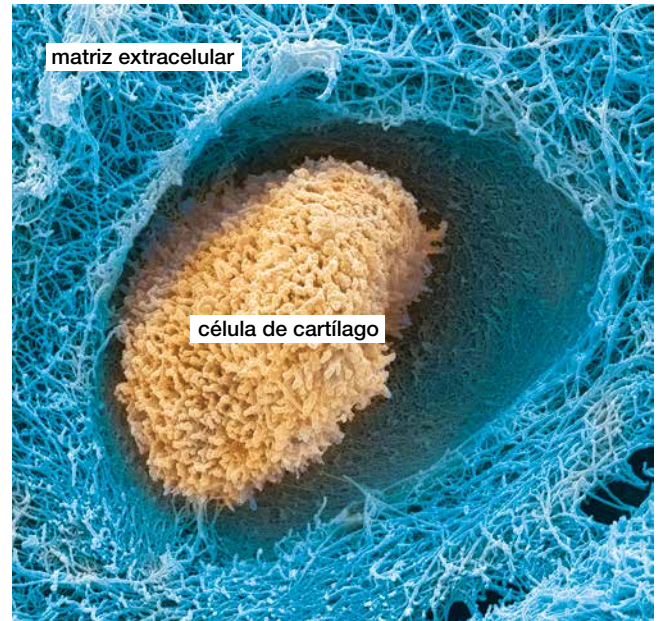
La membrana plasmática, que sólo mide aproximadamente dos moléculas de grosor y tiene la consistencia de aceite viscoso, se desgajaría sin estructuras de refuerzo. La estructura de refuerzo para las células animales es la compleja **matriz extracelular (MEC)**, secretada por la célula. La MEC incluye un arreglo de proteínas de soporte y adhesivas incrustadas en un gel compuesto de polisacáridos que se ligan mediante

proteínas (**FIG. 4-6a**). La MEC (que difiere entre tipos de células) proporciona tanto soporte estructural como bioquímico, e incluye proteínas llamadas factores de crecimiento, que promueven la supervivencia y el crecimiento celulares. La MEC une células adyacentes, transmite señales moleculares entre células y guía a las células conforme migran y se diferencian durante el desarrollo. Ancla a las células dentro de los tejidos y ofrece un marco de soporte dentro de los mismos; por ejemplo, una matriz extracelular rígida forma el andamiaje para huesos y cartílagos (**FIG. 4-6b**).

La matriz extracelular de las células vegetales es la pared celular, que protege y da soporte a cada célula. Las paredes de las células vegetales, compuesta principalmente de fibras de celulosa que traslapan, son porosas y permiten que oxígeno, dióxido de carbono y agua con sus sustancias disueltas fluyan a través de ellas. Las paredes celulares unen células vegetales adyacentes entre sí, y están perforadas con aberturas recubiertas con membrana plasmática llamadas *plasmodesmos*, que conectan el citoplasma de células adyacentes (véase la Fig. 4-5).



(a) La matriz extracelular



(b) Matriz extracelular de una célula de cartílago

▲ **FIGURA 4-6 La matriz extracelular** (a) Las proteínas extracelulares realizan varias funciones.
 (b) Una MEB de una célula de cartílago rodeada por su matriz extracelular.

ESTUDIO DE CASO / CONTINUACIÓN

Nuevas partes para cuerpos humanos

Además de tráqueas y narices, los investigadores también trabajan en el crecimiento de músculos bioartificiales. En el pasado, las lesiones musculares graves podían significar amputación y una extremidad protésica, porque los músculos tienen capacidad limitada para regenerarse, y se forma tejido cicatrizado que interfiere con su funcionamiento. Pero Stephen Badyak y colaboradores en el McGowan Institute for Regenerative Medicine (Instituto McGowan de Medicina Regenerativa) investigan el uso de la MEC para ayudar a los músculos a sanar e incluso regenerarse.

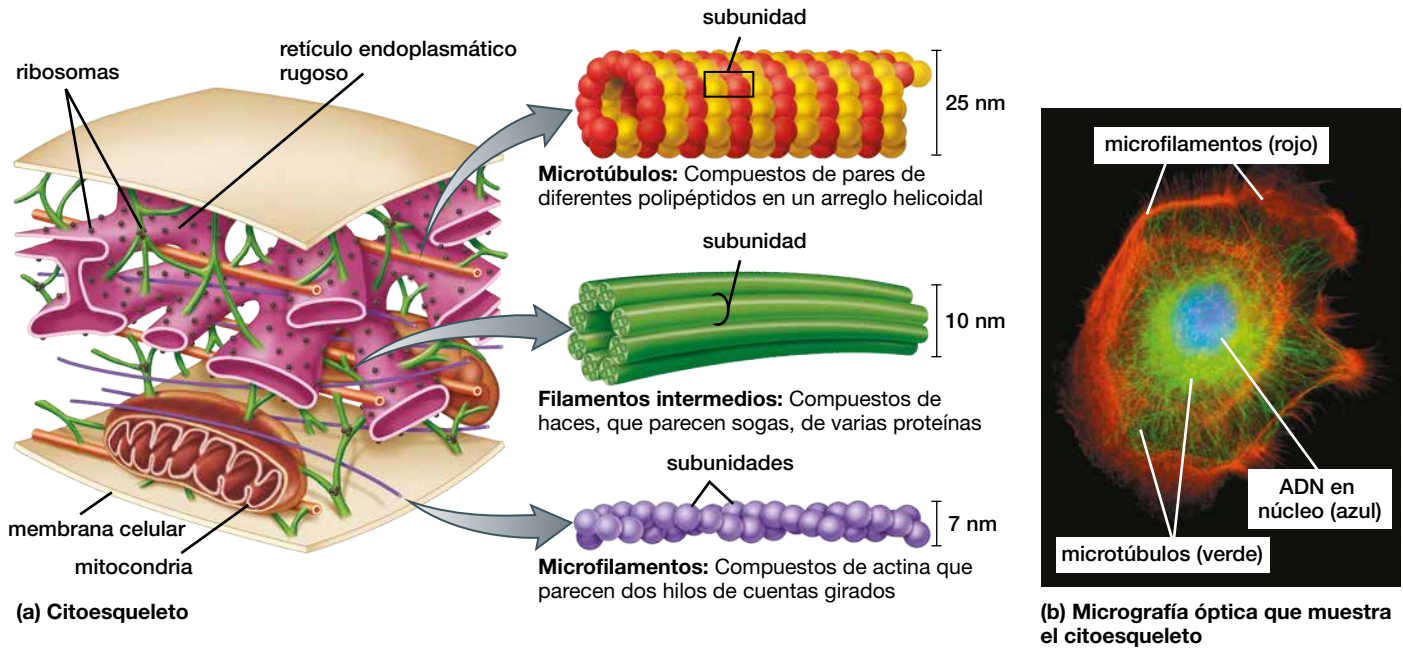
Después de que el cuádriceps del marine de 28 años de edad, Ron Strang, casi fue arrancado de su pierna por una bomba en el camino en Afganistán, se ofreció como voluntario para un nuevo tratamiento de músculo bioartificial desarrollado por Badyak. Éste usó MEC de vejigas de cerdo con las células removidas (que evita el rechazo del tejido) para recrear el músculo de Strang. Después el equipo de Badyak retiró el tejido cicatrizado del músculo del muslo del marine y colocó la matriz de cerdo en la cavidad resultante. Ahí, su combinación única de proteínas de andamiaje natural y factores de crecimiento “reclutaron” células madre de músculo y realizaron una gran transformación. Después de seis meses, la matriz de cerdo dejó de funcionar y se sustituyó con tejido humano sano, y Strang pasó de renquear a escalar y montar en bicicleta.

El tratamiento de Strang funcionó en parte porque la MEC ayuda a dar soporte a los tejidos y facilita la comunicación entre células. ¿Cuáles estructuras proporcionan soporte y facilitan la comunicación dentro de una célula?

El citoesqueleto proporciona forma, soporte y movimiento

El citoesqueleto es una red dinámica de fibras de proteína dentro del citoplasma (**FIG. 4-7**). Las proteínas de citoesqueleto vienen en tres tipos principales: **microfilamentos** delgados (compuestos de actina), **filamentos intermedios** de tamaño medio (compuestos de varias proteínas) y **microtúbulos** gruesos (compuestos de tubulina). Las proteínas del citoesqueleto brindan a la célula tanto soporte interno como la capacidad de cambiar de forma y dividirse, dirigidas por señales de la MEC. El citoesqueleto es importante en la regulación de las siguientes propiedades de las células:

- **Forma celular** Las proteínas del citoesqueleto pueden alterar las formas de las células usando la energía liberada del ATP, ya sea al cambiar su longitud (agregar o remover subunidades) o al deslizarla una sobre otra. En las células animales, un andamiaje de filamentos intermedios da soporte a la célula, ayuda a determinar su forma y une células entre sí y a la MEC. Un arreglo de microfilamentos concentrados justo adentro de la membrana plasmática proporciona soporte adicional y también conecta con la MEC circundante.
- **Movimiento celular** El movimiento celular puede ocurrir en células animales conforme microtúbulos y microfilamentos se extienden al agregar subunidades en un extremo y liberar subunidades en el otro. Los microtúbulos y filamentos intermedios pueden asociarse con *proteínas motoras*, que están especializadas para liberar energía almacenada en ATP y usarla para generar movimiento molecular. Otra forma de movimiento se genera cuando las proteínas motoras hacen que microfilamentos de actina se deslicen unos sobre otros;



▲ **FIGURA 4-7 El citoesqueleto eucariote** (a) Tres tipos de hebras de proteína forman el citoesqueleto. (b) En esta micrografía óptica, células tratadas con tinte fluorescente revelan microtúbulos, microfilamentos y núcleos.

un ejemplo bien conocido ocurre durante la contracción de las células musculares. Como algunos científicos descubrieron cuando intentaban crecer proteína muscular en el laboratorio, las células musculares deben contraerse para aumentar su tamaño. Aprende más en el “Guardián de la Tierra: ¿Gustarías papas fritas con tu cultivo de células vacunas?” en la página 65.

- **Movimiento de organelos** Proteínas motoras usan microfilamentos y microtúbulos como “vías de ferrocarril” para transportar organelos dentro de la célula.
- **División celular** Microtúbulos guían el movimiento de cromosomas, y microfilamentos en las células animales “pellizcan” la célula que se divide en dos células hijas. (La división celular se estudia en el Capítulo 9.)

Cilios y flagelos pueden mover células a través de fluido o mover fluido alrededor de las células

Tanto los **cilios** (“pestañas”) como los **flagelos** eucariotes son estructuras batientes con forma de cabello, cubiertas por membrana plasmática que se extiende hacia afuera desde algunas superficies celulares. Están sostenidas y se mueven mediante microtúbulos del citoesqueleto. Cada cilio o flagelo contiene un anillo de nueve pares fusionados de microtúbulos que rodean un par no fusionado (FIG. 4-8). Cilios y flagelos baten de manera casi continua, y son impulsados por proteínas motoras que se extienden como pequeños brazos y se unen a pares vecinos de microtúbulos (véase Fig. 4-8a). Estos brazos laterales usan energía ATP para deslizarse unos sobre otros, lo que hace que cilios o flagelos se doblen.

En general, los cilios son más cortos y más numerosos que los flagelos. Los cilios baten al unísono para producir una fuerza sobre el fluido circundante que es similar a los remos en un bote.

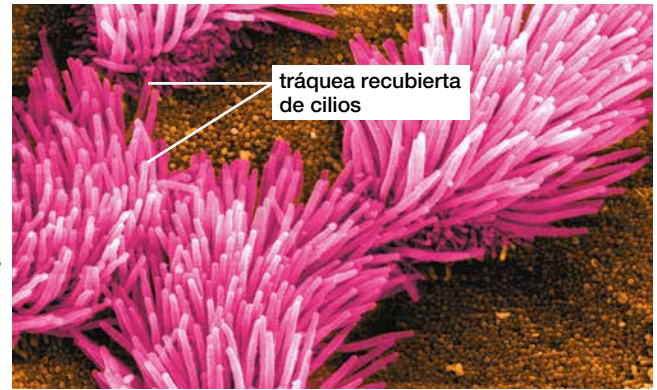
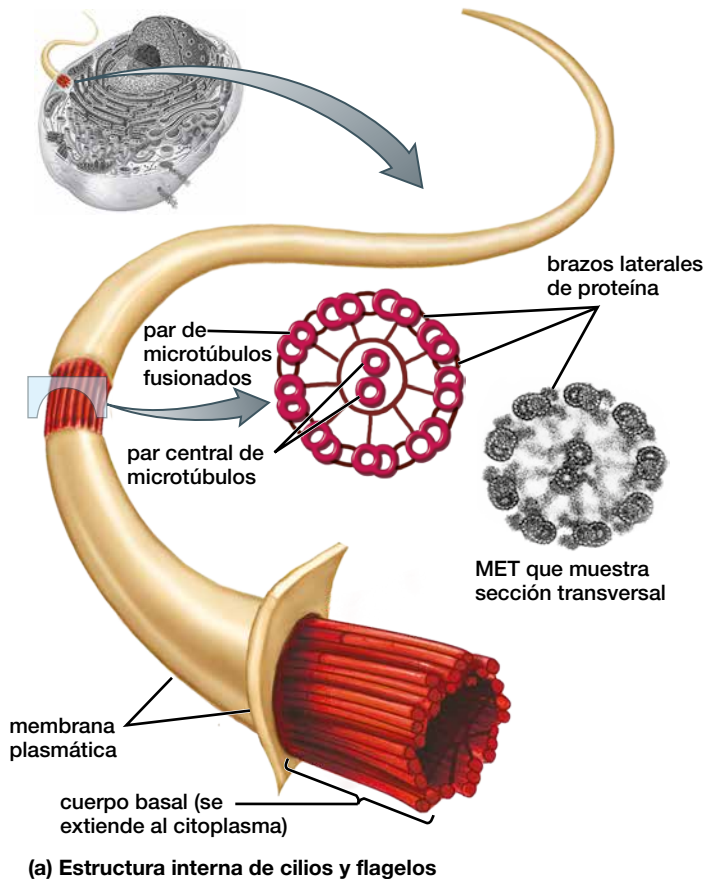
En contraste, un flagelo gira con un movimiento en espiral que impulsa una célula a través del fluido, y actúa un tanto como la hélice de un bote de motor. Por lo general, las células con flagelos tienen sólo uno o dos de ellos.

¿TE HAS PREGUNTADO...

A través de los años, los científicos se han preguntado cuántas células hay en el cuerpo humano. Todavía no están de acuerdo, pero 10 billones parece una estimación razonable. Sin embargo, existe un consenso de que hay al menos 10 veces más células procariontes asociadas con el cuerpo, residentes en una comunidad llamada microbioma. Cada persona alberga una comunidad única que consta de aproximadamente 1.4 kilogramos de vida procarionte, que incluye más o menos 100 tipos diferentes de bacterias. Estas células colonizan la nariz, la piel, la vagina y el sistema digestivo de la boca al ano.

Puesto que el sistema digestivo es un tubo abierto hacia el exterior en ambos extremos, el microbioma humano ocupa un nicho único que es simultáneamente integral a, aunque afuera de, los cuerpos. Con los avances recientes que permiten la identificación de microorganismos por sus secuencias únicas de ADN, los científicos estudian cada vez más las relaciones entre los seres humanos y sus residentes microbianos. El microbioma digestivo ayuda a digerir los alimentos y a sintetizar vitaminas, así como permite el desarrollo adecuado del sistema inmunitario. Aun cuando las poblaciones bacterianas de los seres humanos cambien en respuesta a la ingesta de alimentos y los estados de enfermedad y salud, una cosa es clara: uno no sería uno mismo sin ellos.

cuántas células forman el cuerpo humano?



(b) Cilios



(c) Flagelo

▲ **FIGURA 4-8 Cilios y flagelos** (a) Estas estructuras están llenas con microtúbulos producidos por el cuerpo basal. (b) Los cilios, que se muestran en esta MEB, recubren la tráquea y sacan los desechos. (c) El espermatozoide humano que se muestra en esta MEB usa su flagelo para nadar hacia el óvulo.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Qué problemas surgirían si la tráquea estuviese recubierta con flagelos en lugar de cilios?

Los protistas usan cilios o flagelos para nadar a través del agua; el *Paramecium* de las figuras E4-2a, c (véase “¿Cómo sabes eso? La búsqueda de la célula”, en la página 54) usa cilios. En los animales, los cilios por lo general mueven fluidos sobre una superficie. Las células ciliadas recubren estructuras tan diversas como las branquias de las ostras (donde circulan agua con alto contenido en alimentos y oxígeno), el sistema reproductivo femenino de los vertebrados (donde los cilios transportan el óvulo hacia el útero) y los sistemas respiratorios de la mayoría de los vertebrados terrestres (donde los cilios llevan moco que contiene desechos y microorganismos fuera de los pasajes de aire; véase la Fig. 4-8b). Los flagelos impulsan los espermatozoides de casi todos los animales (véase la Fig. 4-8c).

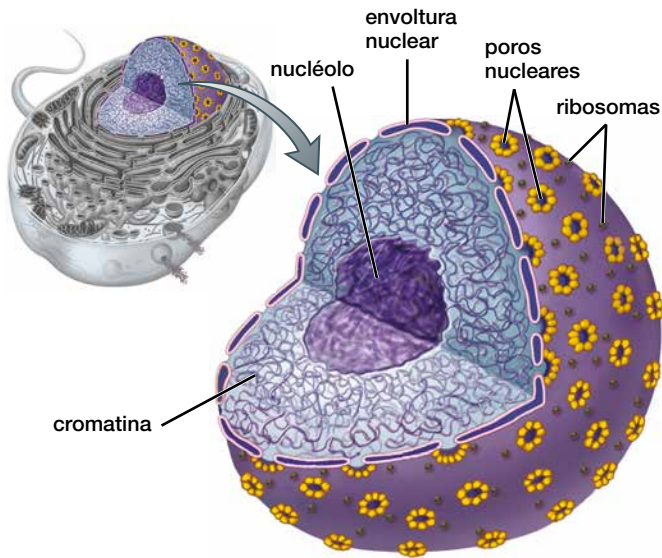
Cada cilio o flagelo surge a partir de un **cuerpo basal** justo detrás de la membrana plasmática. Los cuerpos basales se producen mediante **centriolos** y, como los centriolos, difieren de la porción exterior de flagelos y microtúbulos en que tienen tripletes fusionados y no presentan par central de microtúbulos (véase la Fig. 4-8a). Un solo par de centriolos se encuentra en las células animales (véase la Fig. 4-4) y éstos tienen un papel en la organización de las proteínas del citoesqueleto durante la división celular (que se describe en el Capítulo 9).

El núcleo, que contiene ADN, es el centro de control de la célula eucarionte

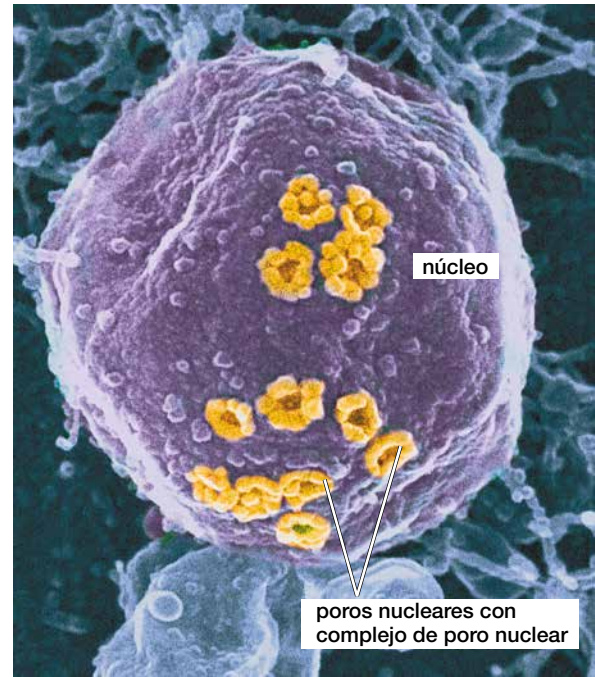
El ADN de una célula almacena toda la información necesaria para construir la célula y dirigir las incontables reacciones químicas necesarias para la vida y la reproducción. Una célula usa sólo una porción de las instrucciones del ADN en cualquier momento dado, dependiendo de la etapa de desarrollo de la célula, de su entorno y su función en un cuerpo multicelular. En las células eucariontes, el ADN se aloja dentro del núcleo. El **núcleo** es un gran organelo con tres partes principales: la envoltura nuclear, la cromatina y el nucléolo (**FIG. 4-9**).

La envoltura nuclear permite el intercambio selectivo de materiales

El núcleo está aislado del resto de la célula mediante una membrana doble, la **envoltura nuclear**, que está perforada mediante poros nucleares recubiertos con proteína. Agua, iones y pequeñas moléculas pueden pasar libremente a través de los poros, pero el paso de moléculas grandes (en particular proteínas, partes de ribosomas y ARN) está regulado por proteínas guardianas llamadas **complejo de poro nuclear** (véase la Fig. 4-9) que recubre cada



(a) El núcleo



(b) Núcleo de una célula de levadura

▲ **FIGURA 4-9 El núcleo** (a) El núcleo está confinado por una doble membrana exterior perforada por poros. (b) MEB del núcleo de una célula de levadura.

poro nuclear. Los ribosomas atascan la membrana nuclear exterior, que es continua con las membranas del retículo endoplasmático rugoso, que se describe más adelante.

La cromatina consta de cadenas de ADN asociadas con proteínas

Los primeros observadores del núcleo se percataron de que adquiriría un color oscuro con los tintes utilizados en la microscopía óptica y llamaron al material nuclear **cromatina** (que significa “sustancia coloreada”). Desde entonces, los biólogos han aprendido que la cromatina consta de **cromosomas** (literalmente, “cuerpos coloreados”) hechos de moléculas de ADN y sus proteínas asociadas. Cuando una célula no se divide, los cromosomas se extienden hacia cadenas extremadamente largas que son tan delgadas que no pueden distinguirse unas de otras con un microscopio óptico. Durante la división celular, los cromosomas individuales se condensan y son fácilmente visibles con un microscopio óptico (**FIG. 4-10**).

Los genes de ADN, formados por secuencias específicas de nucleótidos, proporcionan un patrón molecular para la síntesis de proteínas y ribosomas. Algunas proteínas forman componentes estructurales de la célula, otras regulan el movimiento de materiales a través de las membranas celulares, e incluso otras son enzimas que promueven reacciones químicas dentro de la célula.

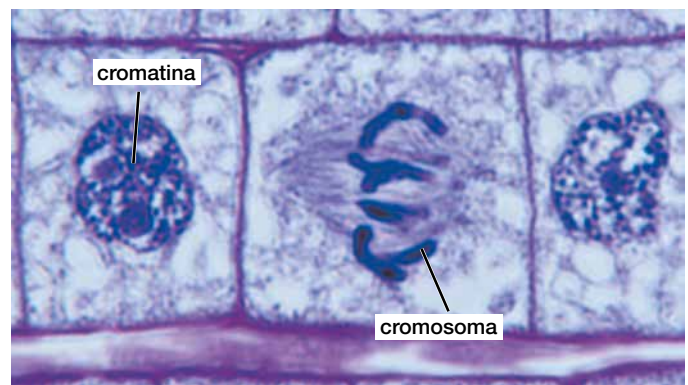
Las proteínas se sintetizan en el citoplasma, pero el ADN está confinado al núcleo. Esto significa que copias del código genético de las proteínas deben transportarse desde el núcleo hacia el citoplasma. Para lograr esto, la información genética se copia desde el ADN en el núcleo hacia moléculas de **ARN mensajero** (ARNm). El ARNm se mueve entonces a través de los poros nucleares hacia el citosol. En el citosol, la secuencia de nucleótidos en el ARNm se usa para dirigir la síntesis de proteínas, un

proceso que ocurre en los ribosomas (véase Fig. 4-11). (La síntesis de proteínas se describe en el Capítulo 13.)

El nucléolo es el sitio del ensamble de ribosomas

Los núcleos eucariontes contienen al menos un **nucléolo** (“pequeño núcleo”) (véase Fig. 4-9). El nucléolo es el sitio de la síntesis de ribosomas. Consta de **ARN ribosómico** (ARNr), partes de cromosomas que portan genes que codifican ARNr, proteínas y ribosomas en diversas etapas de síntesis.

Los ribosomas son pequeñas partículas compuestas de ARN ribosómico combinado con proteínas. Un ribosoma funciona



▲ **FIGURA 4-10 Cromosomas**, vistos en una micrografía óptica de una célula en división (centro) en una punta de raíz de cebolla. La cromatina es visible en células adyacentes.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué los cromosomas de la cromatina se condensan en las células que se dividen?



¿Gustarías papas fritas con tu cultivo de células vacunas?

¿Que obtienes cuando combinas 20 mil tiras de células amarillo-rosadas, del grosor de un papel, con algunas células grasas cultivadas en laboratorio, colorante de remolacha, polvo de huevo, moronas de pan y un poco de sal? Estos improbables ingredientes constituyen la primera hamburguesa del mundo cultivada en laboratorio (**FIG. E4-3**). Para crearla, a células madre de músculo de vaca se les permitió multiplicarse en un caldo nutritivo. Después, las células se sembraron en tiras de gel y fueron estimuladas repetidamente mediante pulsos de electricidad. Esto hizo que sus filamentos con base en actina se contrajeran y que las células “muscularan”, en forma muy parecida a como hacen las células musculares humanas cuando se ejercitan. La producción de la hamburguesa artificial resultante, elaborada con 20 mil células, costó aproximadamente 425 mil dólares, y su sabor fue un tanto insípido, de acuerdo con aficionados a la comida rápida. Entonces, ¿cuál fue el punto?

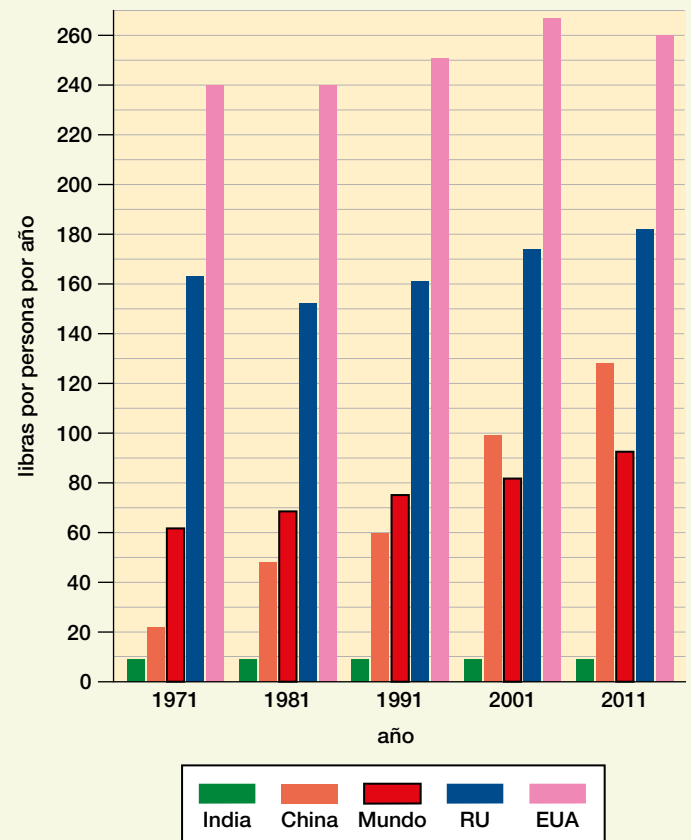
La demanda de carne es creciente, impulsada en parte por una población en expansión, pero también por ingresos crecientes y por el apetito por carne (**FIG. E4-4**). Esto es particularmente cierto en China, cuyo consumo de carne entre 1971 y 2011 aumentó a 10 veces la tasa de su crecimiento poblacional (de 841 millones a 1.3 mil millones de personas). La Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO) estima que la producción mundial de carne en 2050 será de 500 millones de toneladas (comparada con alrededor de 350 millones de toneladas en 2016).

Para satisfacer la creciente demanda de carne, la humanidad está acabando con los ecosistemas naturales de la Tierra y alterando su clima. El pastoreo y la producción de alimento para el ganado ya requiere alrededor de 30% del terreno total de la Tierra (comparada con más o menos 6% usado para la atención de cultivos directamente para consumo de los seres humanos), y la producción de carne representa aproximadamente 18% de las emisiones de gases de efecto invernadero causadas por los seres humanos. El ganado vacuno tiene con mucho el mayor impacto ambiental entre el ganado productor de carne; criar ganado para carne requiere más o menos cinco veces más tierra por kilogramo de proteína que la cría de pollo o cerdo. La creciente producción de carne vacuna ocurre principal-



▲ **FIGURA E4-3** ¿La hamburguesa del futuro se creará en el laboratorio?

El consumo de carne cambia con el tiempo



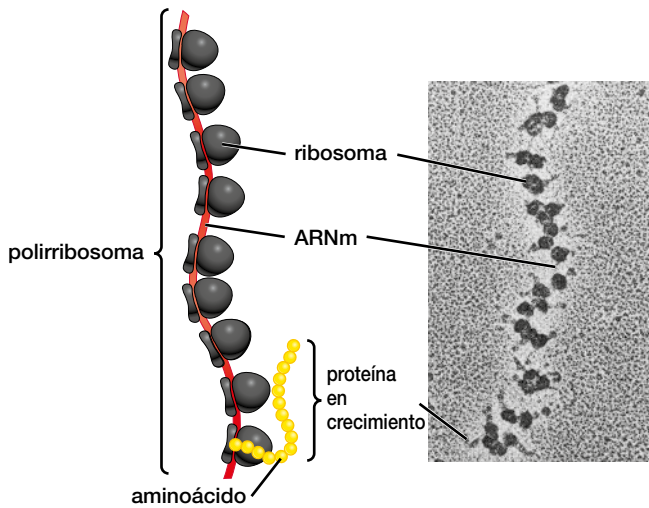
▲ **FIGURA E4-4** Cambios en el consumo de carne en países seleccionados

Fuente: FAOSTAT (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura), *Food Supply*

mente a costa del bosque lluvioso, que se limpia para proporcionar terrenos de baja calidad para el pastoreo de vacunos.

Conforme el ganado vacuno compite por recursos limitados de la Tierra, es probable que los filetes se conviertan en un lujo costoso en un futuro relativamente cercano. Es evidente que el curso presente es insostenible. Los científicos que producen “filetes de tubo de ensayo” argumentan que, si sus técnicas pudieran refinarse y aumentarse, la carne casi no requeriría matar animales y usaría 99% menos terrenos. También se reducirían de manera importante las emisiones de gases invernadero y el uso de energía y agua.

PENSAMIENTO CRÍTICO Con la Fig. E4-4, grafica los cambios en cada país durante el periodo de 40 años que se muestra y usa una regla para crear una línea de tendencia para predecir el consumo de carne por persona en cada país en los años 2020, 2030, 2040 y 2050 si continúa la tendencia actual. ¿La clasificación de los países cambiaría con el tiempo? Ahora observa la población actual de cada uno de estos países y determina cuál es el mayor consumidor total de carne. ¿Esto era cierto en 1980?



▲ **FIGURA 4-11 Un polirribosoma** Los ribosomas que se unen a lo largo de una molécula de ARNm forman un polirribosoma. En la MET (derecha), ribosomas individuales sintetizan múltiples copias de una proteína, visible como cadenas que se proyectan desde algunos de los ribosomas.

como un tipo de banco de trabajo para la síntesis de proteínas dentro del citoplasma de la célula. Así como un banco de trabajo puede usarse para construir muchos objetos diferentes, un ribosoma puede usarse para sintetizar una multitud de diferentes proteínas (según el ARNm al cual se une). En micrografías electrónicas de células, los ribosomas aparecen como gránulos oscuros; pueden aparecer de manera individual, pueden atascar las membranas de la envoltura nuclear y el retículo endoplasmático rugoso (véase Fig. 4-4), o pueden estar presentes como *polirribosomas* (del griego *poly*, muchos) hilvanados a lo largo de las cadenas de ARNm dentro del citoplasma (**FIG. 4-11**).

El citoplasma eucarionte contiene membranas que dividen la célula

Todas las células eucariontes contienen membranas internas que crean compartimientos holgadamente conectados dentro del citoplasma. Estas membranas, llamadas colectivamente **sistema endomembranoso**, segregan moléculas del citosol circundante y garantizan que los procesos bioquímicos ocurran en forma ordenada. El sistema endomembranoso encierra regiones dentro de las cuales se sintetiza, descompone y transporta una enorme variedad de moléculas para usarse dentro de la célula o exportar fuera de la célula. Este sistema de membranas intracelulares incluye la envoltura nuclear (descrita anteriormente), vesículas, el retículo endoplasmático, el aparato de Golgi y lisosomas.

Del sistema membranoso y la membrana plasmática brotan vesículas

Las **vesículas** son sacos temporales que brotan de partes del sistema endomembranoso y de la membrana plasmática para transportar moléculas biológicas a toda la célula. La propiedad fluida de las membranas permite que las vesículas se fusionen y liberen sus contenidos en diferentes compartimientos endomembranosos para su procesamiento. Las vesículas también pueden fusionarse con la

membrana plasmática y exportar sus contenidos fuera de la célula, un proceso llamado *exocitosis* (del griego *exo*, afuera). En cambio, la membrana plasmática puede extenderse y rodear material justo afuera de la célula y luego fusionarse y estrangularse para formar una vesícula dentro de la célula, un proceso llamado *endocitosis* (del griego *endo*, adentro). Conforme se mueven por las células, las vesículas transportan su carga y sus membranas, que se integran en las membranas con las que se fusionan.

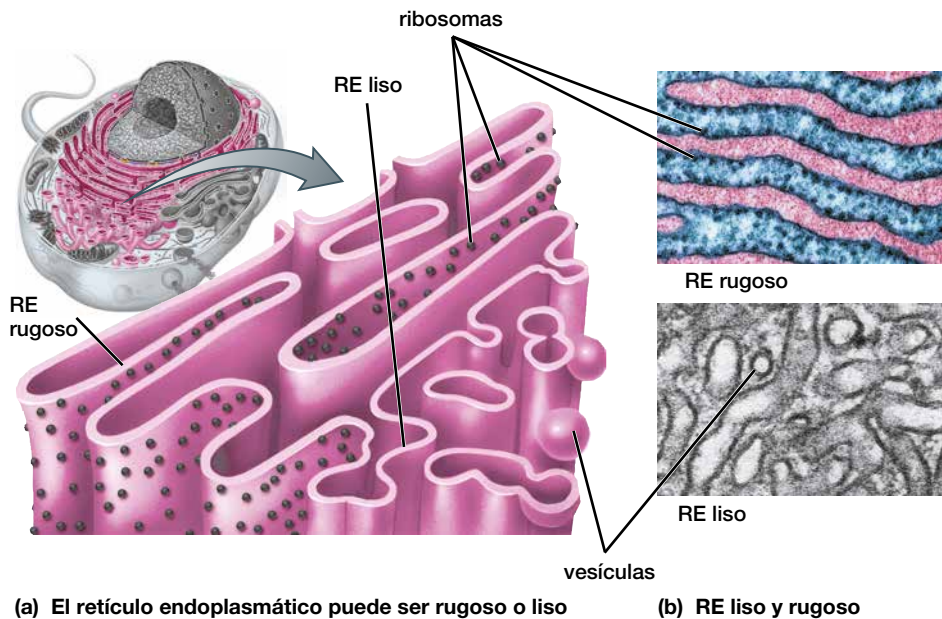
Las vesículas se transportan dentro de la célula mediante proteínas motoras que corren a lo largo de vías de microtúbulos. ¿Cómo saben las vesículas a dónde ir? Proteínas incrustadas en las membranas vesicales contienen secuencias específicas de aminoácidos que funcionan como “etiquetas postales” y proporcionan la dirección de entrega de la vesícula y su carga. En el retículo endoplasmático rugoso, que se describe en la siguiente sección, se sintetizan proteínas de membrana y proteínas exportadas desde la célula.

El retículo endoplasmático forma canales encerrados por membrana dentro del citoplasma

El **retículo endoplasmático (RE)** (endoplasmático, “dentro del citoplasma”, y retículo, “red”) es un laberinto de canales estrechos que forman sacos interconectados y túbulos a lo largo del citosol. El RE usualmente constituye al menos 50% de la membrana celular total. (**FIG. 4-12**). Este organelo tiene un papel importante en la síntesis, la modificación y el transporte de moléculas biológicas a través de la célula. Algunas de estas moléculas se incorporan en las membranas del RE; otras se procesan dentro de canales y túbulos del RE. El RE tiene membranas tanto rugosas como lisas, que continúan unas tras otras.

Retículo endoplasmático rugoso El RE rugoso surge de la membrana nuclear exterior cubierta de ribosomas (véase Fig. 4-4). Los ribosomas que ataskan la superficie exterior lo hacen parecer rugoso bajo el microscopio electrónico. Estos ribosomas son los sitios más importantes de la síntesis de proteínas en la célula. Conforme se sintetizan, algunas proteínas en los ribosomas del RE se insertan en la membrana del RE. Algunas permanecen ahí, mientras que otras se vuelven parte de las membranas vesicales que brotan del RE. Las proteínas destinadas a ser secretadas de la célula o usadas en lisosomas se insertan en el interior del RE, donde se modifican químicamente y pliegan en sus estructuras tridimensionales adecuadas (véase el Capítulo 3). Con el tiempo, las proteínas se acumulan en bolsos de la membrana del RE que se estrangulan como vesículas y viajan hacia el aparato de Golgi. Las proteínas producidas por el RE rugoso para exportación difieren con el tipo de célula; incluyen enzimas del sistema digestivo, anticuerpos que combaten infecciones y proteínas que forman la matriz extracelular. Las proteínas que permanecen en la célula incluyen las enzimas digestivas dentro de lisosomas (descritas más adelante) y proteínas de membrana plasmática.

Las enzimas producidas por la síntesis de fosfolípidos de membrana se ubican en las superficies exteriores de las membranas del RE. Los fosfolípidos se incorporan en la membrana del RE conforme se forman, junto con proteínas de membrana sintetizadas en el RE rugoso. Por ende, el RE produce nueva membrana que, mediante la fusión de vesículas, se distribuye a lo largo del sistema endomembranoso.



◀ **FIGURA 4-12 Retículo endoplasmático** (a) Ribosomas (puntos negros) atascan el exterior de la membrana del RE rugoso. El RE rugoso es continuo con la envoltura nuclear exterior. El RE liso es menos aplanado y más cilíndrico que el RE rugoso y puede ser continuo con el RE rugoso. (b) MET de RE rugoso y liso con vesículas.

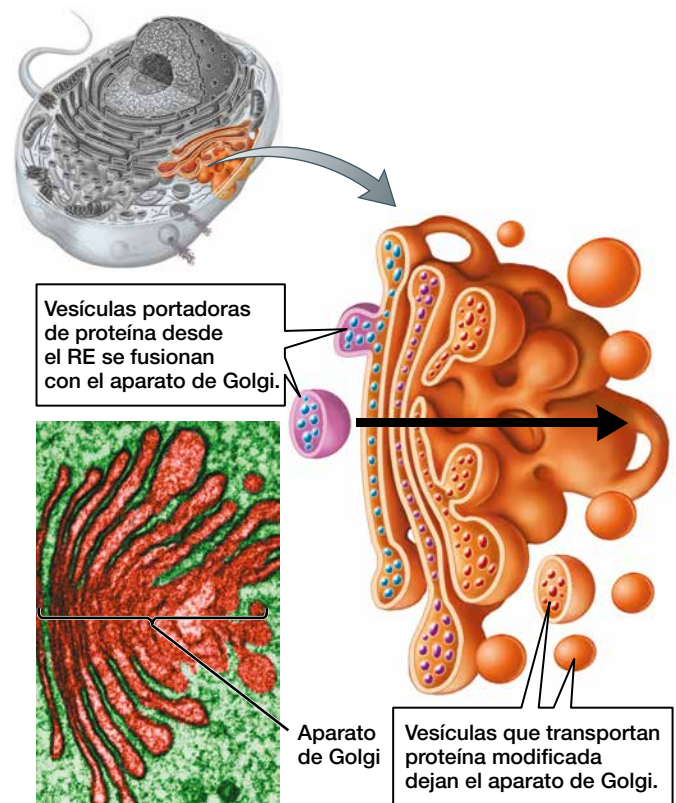
Retículo endoplasmático liso El RE liso, que carece de ribosomas, también está involucrado en la síntesis de fosfolípidos de membrana celular. Es escaso en la mayoría de los tipos de células, pero abundante y especializado en otras. Por ejemplo, el RE liso empaqueta las células de los órganos reproductores vertebrados que sintetizan hormonas sexuales esteroideas. Las membranas del RE liso de células hepáticas tienen varias enzimas incrustadas dentro de ellas. Algunas participan en la conversión de glucógeno almacenado en glucosa para proporcionar energía. Otras promueven la síntesis de la porción lípida de las lipoproteínas. Por último, enzimas del RE liso descomponen desechos metabólicos como amoníaco, drogas como alcohol, y venenos como ciertos pesticidas. En las células musculares, el RE liso está especializado para almacenar iones de calcio, que tienen un papel central en la contracción muscular.

El aparato de Golgi modifica, ordena y empaqueta moléculas importantes

Nombrado por el médico y biólogo celular italiano, Camillo Golgi, quien lo descubrió en 1898, el **aparato de Golgi** (o simplemente **Golgi**) es un conjunto especializado de membranas que parecen una pila de sacos aplanados e interconectados (**FIG. 4-13**). Los compartimientos del Golgi actúan como las habitaciones de acabado de una fábrica, donde se dan los toques finales a los productos a empaquetar y exportar. Vesículas del RE rugoso se fusionan con el lado receptor del aparato de Golgi, suman sus membranas con el Golgi y vacían sus contenidos en los sacos de Golgi. Dentro de los compartimientos de Golgi, algunas de las proteínas sintetizadas en el RE rugoso se modifican aún más; muchas se marcan con moléculas que especifican sus destinos en la célula. Por último, se proyectan vesículas desde el lado de “embarque” del Golgi, y se llevan los productos terminados para usarlos en la célula o exportarlos fuera de la célula.

El aparato de Golgi realiza las siguientes funciones:

- Modifica algunas moléculas; un papel importante del Golgi es agregar carbohidratos a las proteínas para elaborar glicoproteínas. Algunos de estos carbohidratos actúan



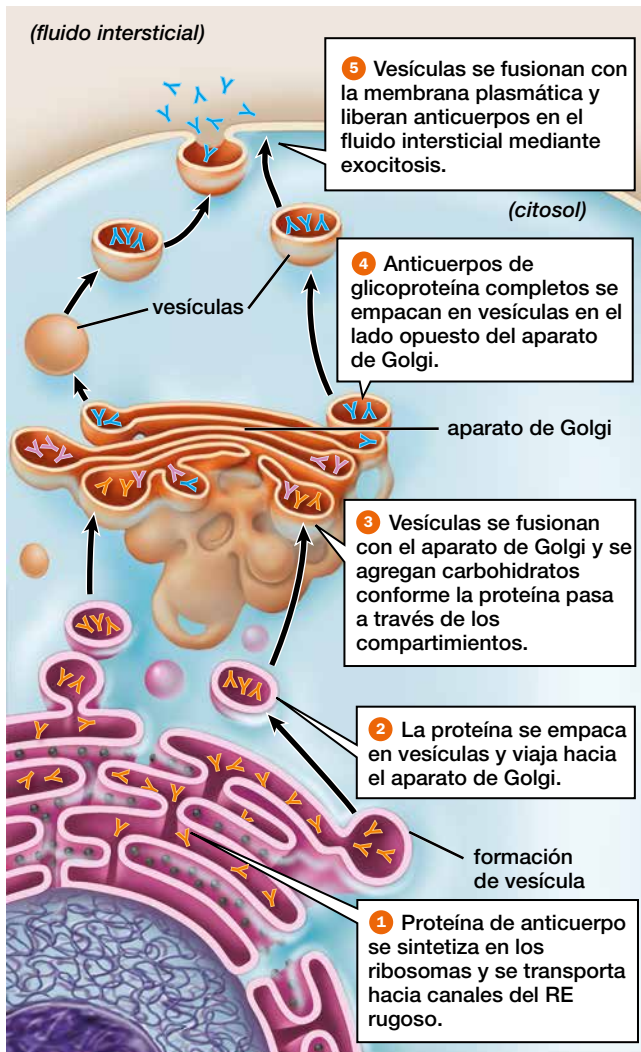
▲ **FIGURA 4-13 El aparato de Golgi** La flecha negra muestra la dirección de movimiento de materiales a lo largo del Golgi conforme se modifican y ordenan. Se proyectan vesículas desde la cara del Golgi opuesta al RE.

como “etiquetas postales” que especifican el destino de las proteínas.

- El Golgi separa varias proteínas recibidas del RE de acuerdo con sus destinos. Por ejemplo, separa las enzimas digestivas que están acotadas por lisosomas de las hormonas proteínicas que la célula secretará.
- El Golgi empaqueta las moléculas terminadas en vesículas que luego se transportan hacia otras partes de la célula o hacia la membrana plasmática para su exportación.

El sistema endomembranoso sintetiza, modifica y transporta proteínas a secretar

Para entender cómo funcionan en conjunto algunos de los componentes del sistema endomembranoso, observa la fabrica-



▲ **FIGURA 4-14** Una proteína se elabora y exporta a través del sistema endomembranoso. La formación de un anticuerpo es un ejemplo del proceso de elaboración y exportación de proteínas.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué es ventajoso para todas las membranas celulares tener una composición fundamentalmente similar?

ción y exportación de anticuerpos (**FIG. 4-14**). Los anticuerpos, producidos por los leucocitos, son glicoproteínas que se ligan a invasores extraños (como las bacterias patógenas) y ayudan a destruirlas. Las proteínas de los anticuerpos se sintetizan en ribosomas del RE rugoso y se liberan en canales del RE **1**, donde se empaquetan en vesículas formadas a partir de membrana del RE. Estas vesículas viajan hacia el Golgi **2**, donde sus membranas se fusionan con las membranas del Golgi y liberan los anticuerpos adentro. Dentro del Golgi, carbohidratos se unen a los anticuerpos (y los transforman en glicoproteínas) **3**, que entonces se vuelven a empaquetar en vesículas formadas a partir de la membrana del Golgi **4**. La vesícula que contiene los anticuerpos completos viaja hacia la membrana plasmática y se fusiona con ella, y libera los anticuerpos afuera de la célula mediante exocitosis **5**. A partir de ahí, llegarán al torrente sanguíneo para ayudar a defender el cuerpo contra la infección.

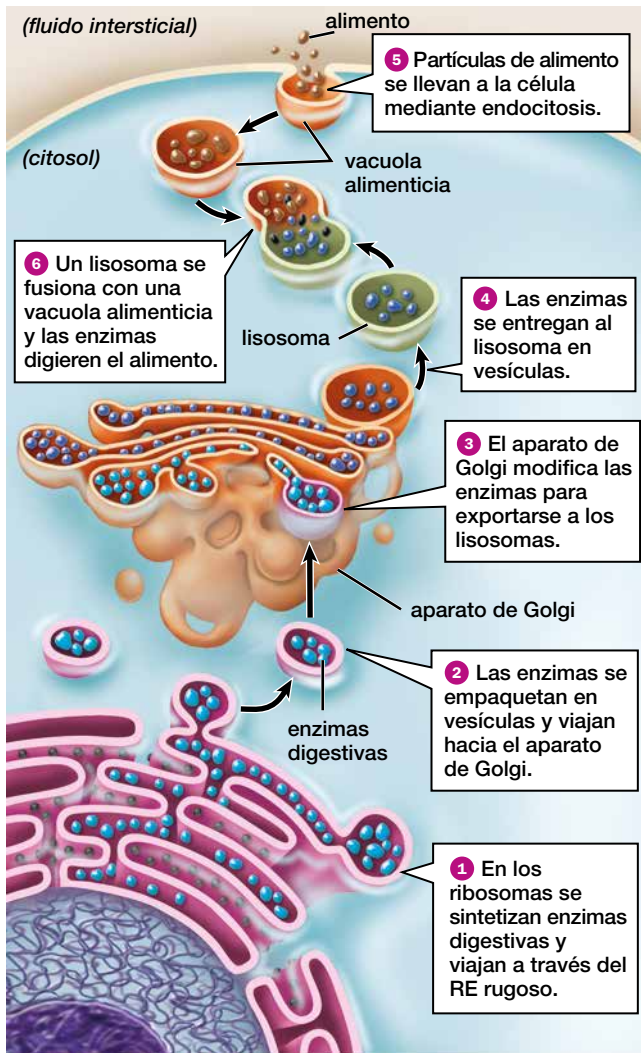
Los lisosomas funcionan como el sistema digestivo de la célula

Los **lisosomas** son sacos limitados por membrana que digieren partículas de alimento que varían desde proteínas individuales hasta microorganismos como bacterias (**FIG. 4-15**). Los lisosomas contienen docenas de enzimas diferentes. Estas enzimas usan hidrólisis para romper casi todas las moléculas biológicas grandes, incluidos carbohidratos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos. Las enzimas de los lisosomas requieren un ambiente ácido (pH 5) para funcionar de manera efectiva, de modo que casi no son funcionales al pH citosólico de alrededor de 7.2 que existe en el compartimiento de RE donde se elaboran **1**. Las enzimas lisosómicas se transportan hacia el Golgi en vesículas que se proyectan desde el RE **2**. En el Golgi, un carbohidrato “etiqueta postal” se agrega a las enzimas **3**; esta etiqueta las dirige hacia vesículas de Golgi específicas que viajarán hacia los lisosomas **4**. Las membranas de los lisosomas gastan energía para bombear iones de hidrógeno al interior, lo que crea un ambiente ácido (aproximadamente pH 5) que permite a las enzimas desempeñarse de manera óptima. La membrana lisosómica se modifica químicamente para resistir la acción de las enzimas que encierra.

Muchas células de animales y protistas “comen” mediante endocitosis (esto es: al engullir partículas justo afuera de la célula **5**). La membrana plasmática con su alimento encapsulado se estrangula dentro del citósol y forma una gran vesícula llamada **vacuola alimenticia**. Los lisosomas se fusionan con estas vacuolas alimenticias **6** y las enzimas lisosómicas digieren el alimento en moléculas pequeñas como monosacáridos, ácidos grasos y aminoácidos. Los lisosomas también digieren organelos desgastados o defectuosos dentro de la célula. Todas estas moléculas pequeñas son liberadas en el citósol a través de la membrana lisosómica, donde se usan en los procesos metabólicos de la célula.

Las vacuolas atienden muchas funciones, incluidas regulación de agua, almacenamiento y soporte

Algunos tipos de vacuolas, como las vacuolas alimenticias, son estructuras temporales. Sin embargo, otras vacuolas persisten durante la vida de la célula. En las siguientes secciones se



▲ **FIGURA 4-15** El sistema endomembranoso forma lisosomas y vacuolas alimenticias

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué es importante que las enzimas lisosómicas sean inactivas a pH 7.2?

describen las vacuolas permanentes que se encuentran en algunos protistas de agua dulce y en células vegetales.

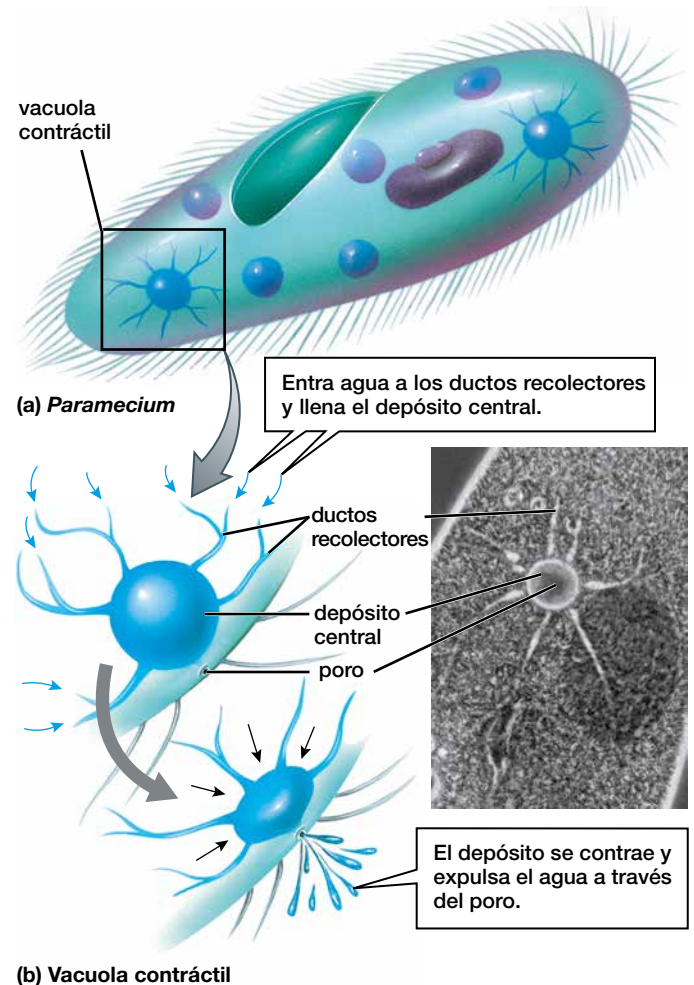
Los protistas de agua dulce tienen vacuolas contráctiles

Los protistas de agua dulce, como *Paramecium*, poseen **vacuolas contráctiles** compuestas por ductos recolectores, un depósito central y un tubo que conduce hacia un poro en la membrana plasmática (**FIG. 4-16**). El agua dulce constantemente entra a la célula a través de la membrana plasmática y luego hacia vacuolas contráctiles. Este influjo de agua pronto reventaría al frágil organismo si no usara energía celular para sacar el agua de su citosol hacia ductos recolectores. Entonces el agua se drena hacia el depósito central. Cuando el depósito está lleno, la vacuola contráctil se contrae y expulsa el agua a través de un poro en la membrana plasmática.

Las células vegetales tienen vacuolas centrales

Una gran **vacuola central** ocupa tres cuartas partes o más del volumen de la mayoría de las células vegetales maduras (véase Fig. 4-5) y atiende varias funciones. Su membrana ayuda a regular el contenido iónico del citosol y secreta desechos y sustancias tóxicas hacia el agua que llena la vacuola central. Algunas plantas almacenan sustancias en vacuolas centrales que disuaden a los animales de masticar sus hojas de otro modo sabrosas. Las vacuolas también pueden almacenar azúcares y aminoácidos no inmediatamente necesarios para la célula. Pigmentos azul o púrpura almacenados en vacuolas centrales son responsables de los colores de muchas flores.

Las vacuolas centrales también proporcionan soporte a las células vegetales. Sustancias disueltas hacen que el agua se mueva por ósmosis hacia la vacuola. La presión de agua resultante, llamada *presión de turgencia*, dentro de la vacuola empuja con fuerza considerable la porción fluida del citoplasma contra la pared celular. Por lo general, las paredes celulares son un tanto flexibles, de modo que tanto la forma global como la rigidez de la célula dependen de la presión de turgencia dentro de la célula. En consecuencia, la presión de turgencia ofrece soporte para las partes no leñosas de las plantas (véase la Fig. 5-7).



▲ **FIGURA 4-16** Una vacuola contráctil (a) *Paramecium* vive en estanques y lagos de agua dulce. (b) (Izquierda) La vacuola recolecta y expele agua. (Derecha) La vacuola contráctil vista bajo un microscopio óptico usando tintes fluorescentes.

Las mitocondrias extraen energía de las moléculas de alimento y los cloroplastos capturan energía solar

Tanto las mitocondrias como los cloroplastos son organelos complejos con un origen único. Casi todos los biólogos aceptan la **hipótesis endosimbiótica** (véase el Capítulo 18) de que tanto mitocondrias como cloroplastos evolucionaron a partir de bacterias procariontes. Hace aproximadamente 1.7 mil millones de años, estos procariontes se alojaron dentro de otras células procariontes, un proceso llamado endosimbiosis (del griego *symbiosis*, vivir junto). Mitocondrias y cloroplastos están rodeados por una membrana doble; la membrana exterior acaso provino de la célula huésped original y la membrana interior, de la célula huésped. Mitocondrias y cloroplastos se parecen mutuamente, y a las células procariontes, en muchas formas. Ambas tienen el tamaño de una célula procarionte típica (1 a 5 micrómetros de diámetro). Están rodeadas con una membrana doble. Las dos tienen ensambles de enzimas que sintetizan ATP, como habría necesitado una célula independiente. Finalmente, ambas poseen su propio ADN y ribosomas que parecen más procariontes que eucariontes.

Las mitocondrias usan la energía almacenada en las moléculas de alimento para producir ATP

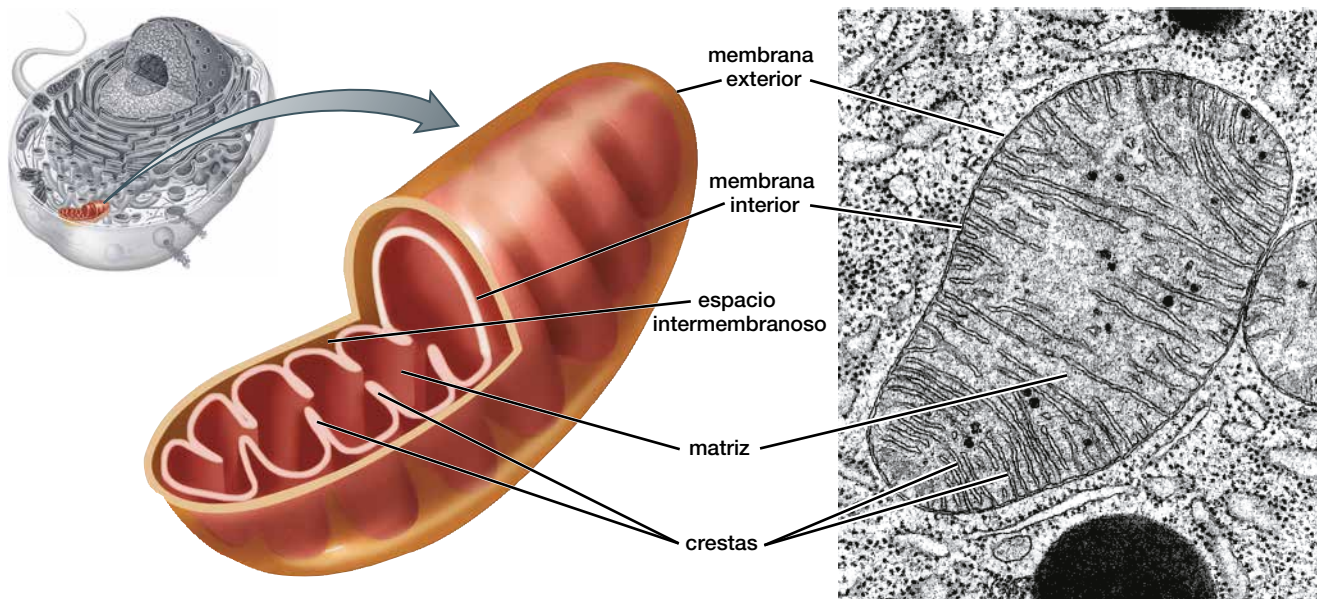
Todas las células eucariontes contienen mitocondrias, organelos a los que a veces se les llama “cuarto de máquinas” de la célula porque extraen energía de las moléculas de alimento y la almacenan en los enlaces de alta energía del ATP.

Las mitocondrias poseen un par de membranas (**FIG. 4-17**). La membrana exterior es lisa, mientras que la membrana interior forma profundos pliegues llamados crestas. Las membranas mitocondriales encierran dos espacios llenos con fluido: el compartimiento intermembranoso se encuentra entre las dos membranas, y la matriz llena el espacio dentro de la membrana interior. Algunas de las reacciones que descomponen moléculas de alta energía ocurren en el fluido de la matriz; el resto se realizan mediante una serie de enzimas unidas a las membranas de las crestas. (El papel de las mitocondrias en la producción de energía se describe en el Capítulo 8.)

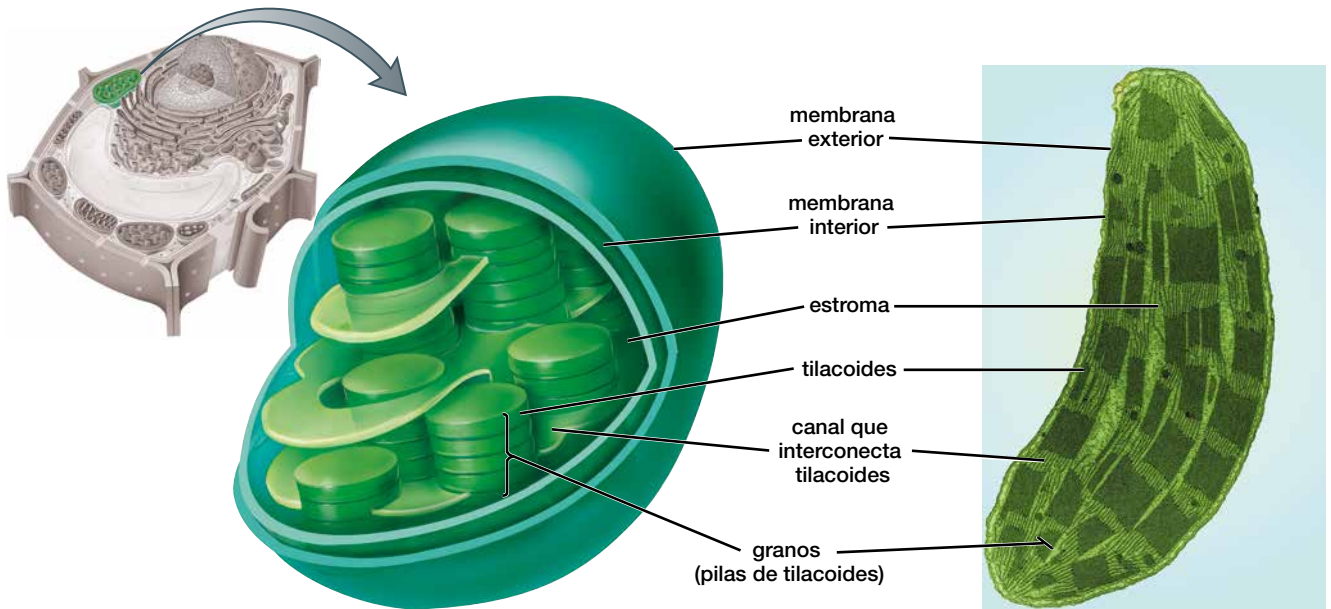
Los cloroplastos son los sitios de la fotosíntesis

La fotosíntesis, que captura luz solar y proporciona la energía para impulsar la vida, ocurre en los cloroplastos que se encuentran en las células de las plantas y algunas protistas. Los **cloroplastos** son un tipo de plástido (que se describe más adelante), rodeado por una membrana doble (**FIG. 4-18**). La membrana interior del cloroplasto encierra un fluido llamado *estroma*. Dentro del estroma hay pilas interconectadas de sacos membranosos huecos. Un saco individual se llama *tilacoides*, y una pila de tilacoides es un *grano*.

Las membranas tilacoides contienen la molécula de pigmento **clorofila** (que da a las plantas su color verdoso). Durante la fotosíntesis, la clorofila captura la energía de la luz solar y la transfiere hacia otras moléculas en las membranas tilacoides. Estas membranas transfieren la energía al ATP y otros portadores de energía. Los portadores de energía se difunden en el estroma, donde su energía se usa para impulsar la síntesis de



▲ **FIGURA 4-17 Una mitocondria** (Izquierda) Las membranas mitocondriales encierran dos compartimientos de fluido. La membrana interior forma profundos pliegues llamados crestas. (Derecha) Una MET que muestra estructuras mitocondriales.

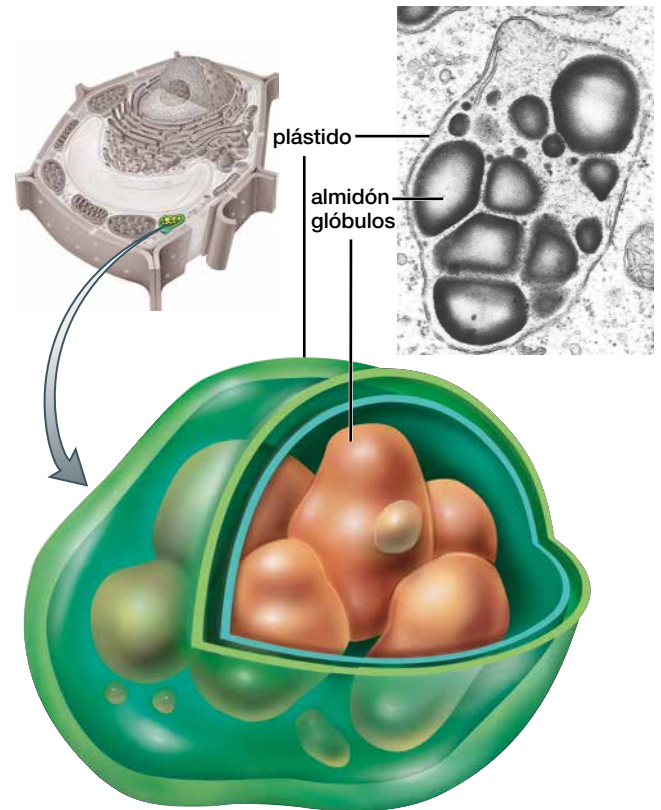


▲ **FIGURA 4-18 El cloroplasto es un plástido complejo** (Izquierda) Un cloroplasto está rodeado con una membrana doble que encierra el estroma fluido. Dentro del estroma hay pilas de sacos tilacoides llamados granos. (Derecha) Una MET que muestra estructuras de un cloroplasto.

azúcar a partir de dióxido de carbono y agua. El azúcar almacena energía que impulsa casi toda la vida sobre la Tierra.

Las plantas usan algunos plástidos para almacenamiento

Los cloroplastos son **plástidos** enormemente especializados, organelos rodeados por membranas dobles y usados para la síntesis o almacenamiento de pigmentos o moléculas de alimento. Los plástidos se encuentran sólo en plantas y protistas fotosintéticos (**FIG. 4-19**); se cree que todos se originaron a partir de células procariontes. Algunos plástidos de almacenamiento están empacados con pigmentos que dan a los frutos maduros o pétalos de flores sus colores amarillo, anaranjado o rojo. En las plantas que siguen creciendo de un año al siguiente, los plástidos almacenan el alimento producido durante la época de crecimiento, por lo general en forma de gránulos de almidón. Por ejemplo, las células de patata están rellenas con plástidos llenos con almidón, alimento para el crecimiento de la siguiente primavera (véase la Fig. 4-19, superior derecha).



▲ **FIGURA 4-19 Un plástido de almacenamiento simple** Los plástidos están rodeados por una membrana exterior doble. Este plástido de patata almacena almidón, que también se ve en la MET superior derecha.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- definir los organelos?
- mencionar las estructuras que se encuentran en las células animales, mas no en las vegetales, y viceversa?
- describir la estructura y función de cada estructura principal que se encuentra en las células eucariontes?

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Nuevas partes para cuerpos humanos

Los rápidos avances en bioingeniería de tejidos y órganos requiere los esfuerzos coordinados de bioquímicos, ingenieros biomédicos, biólogos celulares y médicos, expertos que rara vez se comunicaban en el pasado. Pero ahora, equipos de científicos de varias disciplinas trabajan en conjunto para elaborar no sólo vías aéreas, sino también hueso, cartílago, válvulas cardíacas, vejigas, vasos sanguíneos e incluso pequeños órganos parcialmente funcionales.

El avance reciente en la comprensión de cómo funcionan las células dentro de la matriz extracelular que crean ha montado el escenario para construir órganos sin partes sintéticas. Ahora los científicos reconocen que la MEC existe en una asociación dinámica con las células que la secretan; diferentes tipos de células secretan matrices únicas que soportan sus propias necesidades específicas. Aun cuando aisladas de sus células, estas matrices conservan claves moleculares que atraen células madre adecuadas y las estimulan para diferenciarse en células funcionales típicas del órgano original. Este conocimiento ha generado esperanza de que a órganos enteros de animales como cerdos puedan quitárseles las células y dejar la matriz intacta. La MEC puede servir entonces tanto como andamiaje físico como bioquímico sobre el cual recrear el órgano, usando células madre tomadas de la persona que necesita el trasplante para evitar rechazo de tejido.

Un reto es implantar células en todo el andamiaje tridimensional de un órgano grande, como el corazón o el hígado. Las células madre necesitarán infiltrarse profundamente en la MEC y producir no sólo células únicas para el órgano, sino también una extensa red

de vasos sanguíneos para mantenerlo vivo y en funcionamiento. Los científicos han hecho avances significativos al perfundir solución detergente a través del suministro sanguíneo natural de hígados enteros animales y, recientemente, seres humanos. Este procedimiento elimina todas las células del hígado y los vasos sanguíneos, pero deja intactos los canales tridimensionales de la red de vasos sanguíneos dentro de la MEC. Los investigadores inyectaron suspensiones de células hepáticas y de vasos sanguíneos humanos inmaduras en el vaso de entrada, lo que condujo a las células a través de la red de vasos. Después de una semana en un biorreactor lleno con nutrientes, las células de vasos sanguíneos humanos formaron un recubrimiento dentro de los canales de vasos sanguíneos, y las células hepáticas se multiplicaron dentro del resto del andamiaje. Hay un largo trecho por recorrer antes de que estos tejidos parecidos a hígado, con una pulgada de diámetro, estén listas para ayudar a las personas cuyos hígados han fallado, pero el campo de la bioingeniería, que se encuentra en rápida expansión, eleva las expectativas de que las partes corporales bioartificiales ayudarán a las personas a vivir vidas más largas y saludables en las décadas por venir.

CONSIDERA LO SIGUIENTE ¿Qué ventajas tiene la bioingeniería de órganos sobre los trasplantes de donadores? Si tuvieras un órgano que fallara y recién comenzaran los ensayos humanos para experimentar con un órgano de bioingeniería, ¿te ofrecerías como voluntario para ser receptor?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

4.1 ¿Qué es la teoría celular?

La teoría celular afirma que: todos los organismos vivos constan de una o más células, los organismos más pequeños son células individuales, las células son las unidades funcionales de los organismos multicelulares y todas las células surgen a partir de células preexistentes.

4.2 ¿Cuáles son los atributos básicos de las células?

Las células son pequeñas porque deben intercambiar materiales con sus alrededores mediante difusión, un proceso lento que requiere que el interior de la célula esté cerrado a la membrana plasmática. Todas las células están rodeadas por una membrana plasmática que regula el intercambio de materiales entre la célula y su entorno. Todas las células usan ADN como patrón genético y ARN para dirigir la síntesis de proteínas con base en el ADN. Existen dos tipos de células fundamentalmente diferentes. Las células procariontes carecen

de organelos encerrados en membrana. Las células eucariontes por lo general son más grandes que las procariontes y tienen varios organelos, incluido un núcleo. Consulta la Tabla 4-1 para una comparación entre las células procariontes y las eucariontes.

4.3 ¿Cuáles son las principales características de las células procariontes?

Todos los miembros de los dominios Archaea y Bacteria constan de células procariontes. Las células procariontes por lo general son más pequeñas que las eucariontes y tienen una estructura interna más simple que carece de organelos encerrados en membrana. Algunos procariontes tienen flagelos. La mayoría de las bacterias están rodeadas por una pared celular hecha de peptidoglicano. Algunas bacterias, incluidas muchas que causan enfermedades, se unen a superficies usando cápsulas externas o capas de mucosidad y/o cadenas de proteínas parecidas a cabellos llamadas pili de adhesión. Los pili sexuales hacen que las bacterias se junten para permitir la transferencia de plásmidos, pequeños anillos de ADN que confieren características especiales como resistencia a los antibióticos. La mayoría del ADN bacteriano está en un solo cromosoma en la región nucleóide. El citoplasma bacteriano incluye ribosomas y un citoesqueleto. Las bacterias fotosintéticas pueden tener membranas internas donde ocurren las reacciones de fotosíntesis.

4.4 ¿Cuáles son las principales características de las células eucariontes?

Las células eucariontes tienen diversas estructuras encerradas en membrana llamadas organelos, algunos de los cuales difieren entre las células vegetales y animales (véase la Tabla 4-1). Ambas secretan una matriz extracelular. En las células animales, la MEC consta de proteínas y polisacáridos que proporcionan soporte estructural y bioquímico. En las células vegetales, la MEC es la pared celular de soporte, porosa, compuesta principalmente de celulosa.

Las células eucariontes tienen un citoesqueleto interno de filamentos proteínicos que transportan y anclan los organelos, y que, en las células animales, dan forma a las células, ayudan en la división celular y permiten el movimiento de ciertas células. Algunas células eucariontes tienen cilios o flagelos, extensiones de la membrana plasmática que contiene microtúbulos en un patrón característico. Estas estructuras mueven fluido sobre la célula o mueven la célula a través de un fluido.

El material genético (ADN) está contenido dentro del núcleo, rodeado por la membrana doble de la envoltura nuclear. Los poros en la envoltura nuclear regulan el movimiento de moléculas entre núcleo y citoplasma. El material genético está organizado en cadenas llamadas cromosomas, que consisten de ADN y proteínas. El nucléolo dentro del núcleo es el sitio de la síntesis de ribosomas. Los ribosomas, compuestos de ARNm y proteína, son los sitios de la síntesis de proteínas dentro del citoplasma.

El sistema endomembranoso dentro de las células eucariontes incluye la envoltura nuclear, retículo endoplasmático (RE), aparato de Golgi y lisosomas, y otras vesículas. El RE forma una serie de compartimientos membranosos interconectados y es un sitio principal de la producción de nueva membrana. El RE rugoso, continuo con la envoltura nuclear exterior, transporta ribosomas donde se laboran proteínas. Estas proteínas se modifican, pliegan y transportan dentro de canales de RE. El RE liso, que carece de ribosomas, elabora lípidos como las hormonas esteroides, detoxifica drogas y desechos metabólicos, y almacena calcio. El aparato de Golgi es una serie de sacos membranosos aplanados. El Golgi procesa y modifica materiales que se sintetizan en el RE rugoso. Las sustancias modificadas en el Golgi se ordenan y empaquetan en vesículas para transportarse hacia alguna otra parte en la célula. Los lisosomas son sacos especializados de membrana que contiene enzimas digestivas. Éstos se fusionan con las vacuolas alimenticias y descomponen las partículas de alimento. Los lisosomas también digieren organelos defectuosos.

Algunas protistas de agua dulce tienen vacuolas contráctiles que recolectan y expulsan agua en exceso. Las plantas usan vacuolas centrales para sostener sus células y también pueden usar estas vacuolas para almacenar nutrimentos, pigmentos, desechos y materiales tóxicos.

Todas las células eucariontes contienen mitocondrias, que extraen energía de moléculas alimenticias y la almacenan en los enlaces de alta energía del ATP. Las células de plantas y protistas fotosintéticas contienen plástidos. Los plástidos incluyen cloroplastos, en los que la fotosíntesis captura energía solar y la almacena en moléculas de azúcar. Otros plástidos almacenan pigmentos o almidón. La hipótesis endosimbiótica afirma que mitocondrias y cloroplastos (así como otros plástidos) se originaron a partir de células procariontes.

Términos clave

ácido desoxirribonucleico (ADN)	56	cilio	62
ácido ribonucleico (ARN)	56	citoesqueleto	56
aparato de Golgi	67	citoplasma	56
arquea	56	citósol	56
bacteria	56	clorofila	70
centriolo	63	cloroplasto	70
		complejo de poro nuclear	64

cromatina	64	nucléolo	64
cromosoma	64	organelo	59
cuerpo basal	63	pared celular	58
difusión	53	pili	58
envoltura nuclear	63	plásmido	58
eucarionte	56	plástido	71
filamento intermedio	61	procarionte	56
flagelo	58	retículo endoplasmático (RE)	66
hipótesis endosimbiótica	70	ribosoma	56
lisosoma	68	sistema endomembranoso	66
matriz extracelular	60	teoría celular	53
membrana plasmática	56	vacuola alimenticia	68
microfilamento	61	vacuola central	69
microtúbulo	61	vacuola contráctil	69
mitocondria	70	vesícula	66
núcleo	63		
nucleoide	58		

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- ¿Cuál de los siguientes se encuentra sólo en células procariontes?
 - plásmidos
 - citoesqueleto
 - mitocondria
 - ribosomas
- ¿Cuál de los siguientes no es una función del citoesqueleto?
 - movimiento de organelos
 - soporte extracelular
 - movimiento celular
 - mantenimiento de forma celular
- ¿Cuál de los siguientes enunciados es falso?
 - Cilios y flagelos pueden mover células a través de fluidos.
 - Cilios y flagelos tienen soporte y se mueven mediante microfilamentos.
 - Los cilios son más cortos y más numerosos que los flagelos.
 - Los flagelos impulsan al espermatozoide humano.
- ¿Cuál de los siguientes no es una ubicación de los ribosomas?
 - en la membrana nuclear
 - libre en el citoplasma
 - hilvanado a lo largo del ARN mensajero
 - dentro del RE rugoso
- ¿Cuál de los siguientes enunciados es falso?
 - La fotosíntesis ocurre en plástidos.
 - Los cloroplastos extraen energía de las moléculas de almacenamiento de alimento.
 - Las mitocondrias probablemente se originaron a partir de células procariontes.
 - Las paredes celulares vegetales son un tipo de matriz extracelular.

Llena los espacios

- La membrana plasmática está compuesta de dos tipos principales de moléculas, _____ y _____. ¿Cuál tipo de molécula es responsable de cada una de las siguientes funciones? Aislamiento de los alrededores: _____; interacciones con otras células: _____.

2. Los tres tipos de fibras de citoesqueleto son _____, _____ y _____. ¿Cuál de éstos soporta cilios? _____. ¿Mueve organelos? _____. ¿Permite la contracción muscular? _____. ¿Proporciona un marco interno de soporte para la célula? _____.
3. Después de cada descripción escribe el término adecuado: “bancos de trabajo” de la célula: _____; viene en formas rugosa y lisa: _____; sitio de la producción de ribosomas: _____; capa más externa de las células vegetales: _____; transporta patrones para la producción de proteínas desde el núcleo hacia el citoplasma: _____.
4. Las proteínas de anticuerpo se sintetizan en los ribosomas asociados con _____. Las proteínas de anticuerpo están empaquetadas en sacos membranosos llamados _____. Ahí, ¿qué tipo de molécula se agrega a la proteína? _____. Después de que el anticuerpo se completa, se empaqueta en vesículas que se fusionan con _____.
5. Después de cada descripción, escribe la estructura adecuada: “cuarto de máquinas” de la célula: _____; captura energía solar: _____; región de célula procarionte que contiene ADN: _____; consta del citosol y los organelos que contiene: _____.
6. Dos organelos que se creen evolucionaron a partir de células procariontes son _____ y _____. La evidencia para esta hipótesis es que ambos tienen membranas _____, ambos tienen grupos de enzimas que sintetizan _____, y sus _____ son similares a los de las células procariontes.
7. ¿Qué estructura de las células bacterianas está compuesta de peptidoglicano? _____. ¿Qué estructura en las células procariontes atiende una función similar a la del núcleo en las células eucariontes? _____. Los segmentos cortos de ADN que confieren a las bacterias características especiales, como resistencia a los antibióticos, se llaman _____. Las estructuras bacteriales llamadas _____ juntan a las células bacterianas para que puedan transferir ADN.

Preguntas de repaso

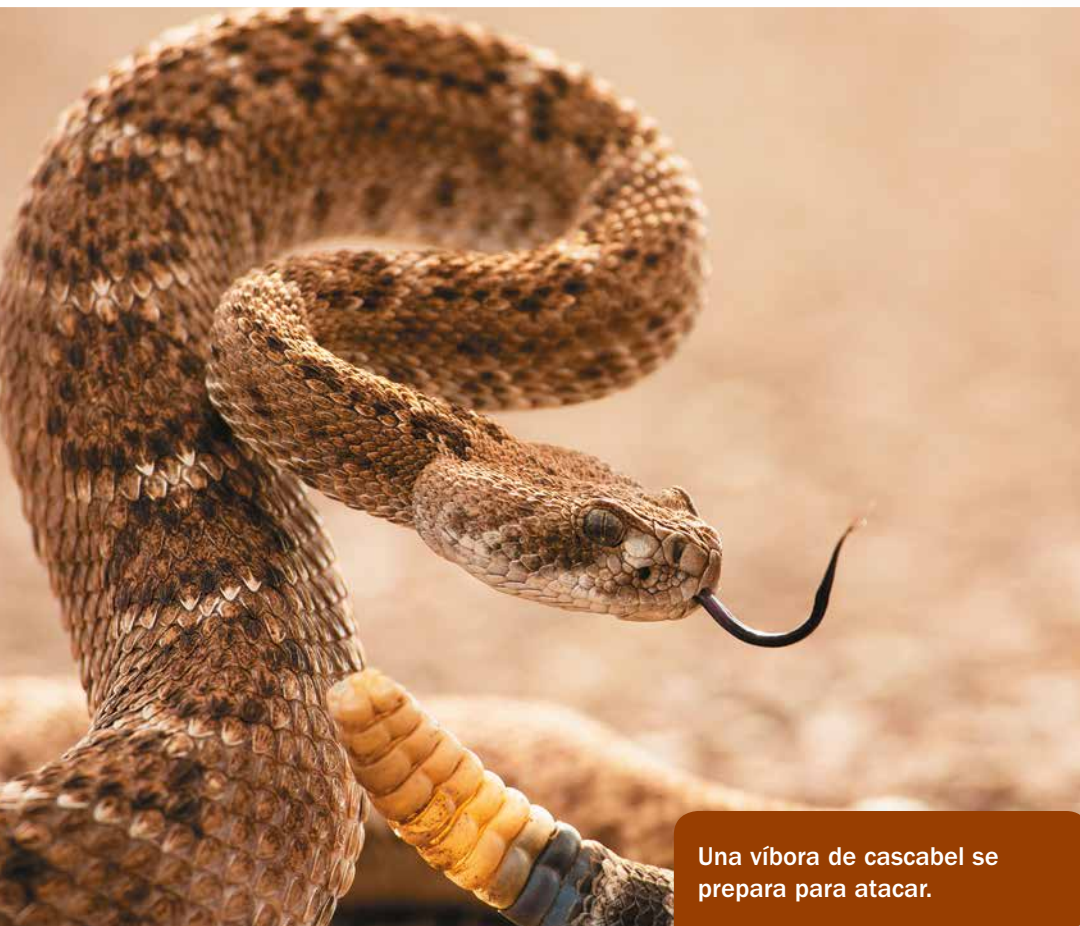
1. ¿Cuáles son los tres principios de la teoría celular?
2. ¿Qué estructuras citoplasmáticas son comunes tanto a células vegetales como animales, y cuál se encuentra en un tipo mas no en el otro?
3. Menciona las proteínas del citoesqueleto eucarionte; describe sus tamaños relativos y funciones principales.
4. Describe el núcleo y la función de cada uno de sus componentes, incluidos: envoltura nuclear, cromatina, cromosomas, ADN y el nucléolo.
5. ¿Cuáles son las funciones de mitocondrias y cloroplastos? ¿Por qué los científicos creen que estos organelos surgieron a partir de células eucariontes? ¿Cómo se llama a esta hipótesis?
6. ¿Cuál es la función de los ribosomas? ¿Dónde se encuentran en la célula? ¿Están limitados a las células eucariontes?
7. Describe la estructura y función del retículo endoplasmático (liso y rugoso) y el aparato de Golgi y cómo funcionan en conjunto.
8. ¿Cómo se forman los lisosomas? ¿Cuál es su función?
9. Diagrama la estructura de los cilios y flagelos eucariontes. Describe cómo se mueve cada uno y qué logra su movimiento.
10. Menciona las estructuras de las células bacterianas que tienen el mismo nombre y función que algunas estructuras eucariontes, pero una composición molecular diferente.

Aplicación de conceptos

1. Si se tomaran muestras de tejido muscular de las piernas de un maratonista de clase mundial y de un individuo sedentario, ¿cuál esperarías que tuviera mayor densidad de mitocondrias? ¿Por qué?
2. Una de las funciones del citoesqueleto en las células animales es dar forma a la célula. Las células vegetales tienen una pared celular bastante rígida que rodea la membrana plasmática. ¿Esto significa que no es necesario un citoesqueleto para una célula vegetal? Explica.
3. ¿Qué problemas encontraría una enorme célula redonda? ¿Qué adaptaciones de una célula muy grande pueden ayudarla a sobrevivir?

5

ESTRUCTURA Y FUNCIONAMIENTO DE LA MEMBRANA CELULAR



Una víbora de cascabel se prepara para atacar.

ESTUDIO DE CASO

presión por la inflamación de su brazo, remover tejido muscular muerto y comenzar el largo proceso de reparar el extenso daño a su mano y brazo.

El calvario de Diane Kiehl comenzó tan pronto como se vistió para una celebración informal con su familia, al ponerse los pantalones de mezclilla que había lanzado en

el piso del baño la noche anterior. Al sentir el pinchazo en su muslo derecho, se arrancó los pantalones y observó con irritación cómo se arrastraba una araña de largas patas. Al vivir en una vieja casa en las campiñas de Kansas, Diane creció acostumbrada a las arañas, que con frecuencia eran inofensivas, pero ésta fue una excepción: una reclusa parda. Las dos pequeñas heridas de picadura parecían simplemente una molestia menor hasta el día siguiente, cuando en el sitio apareció un extenso sarpullido que le causaba mucha comezón. Hacia el tercer día, un dolor intermitente pinchaba como cuchillo a través de su muslo. Un médico le dio analgésicos, esteroides para reducir la inflamación y antibióticos para combatir las bacterias introducidas por las piezas bucales de la araña. Los siguientes 10 días fueron una pesadilla de dolor debido al crecimiento de la hinchazón, ahora cubierta con ampollas supurantes y con coágulos bajo ella. La lesión tardó cuatro meses en sanar. Incluso un año después, Diane a veces sentía dolor en la gran cicatriz que permaneció.

¿Cómo el veneno de las víboras de cascabel y de la reclusa parda causan daño en los vasos sanguíneos, desintegración de piel y tejido, y en ocasiones síntomas que amenazan la vida a lo largo del cuerpo? ¿Qué tienen que ver los venenos con las membranas celulares?

Venenos despiadados

JUSTIN SCHWARTZ, DE 13 AÑOS DE EDAD, disfrutaba sus tres semanas de campamento de verano cerca del parque nacional Yosemite. Pero todo cambió cuando, después de caminar más de siete kilómetros, Justin descansó sobre unas rocas soleadas, con las manos colgando laxamente a sus costados. Súbitamente sintió un dolor punzante en su palma izquierda. Una víbora de cascabel de 1.5 m de largo, tal vez por sentirse amenazada por el brazo colgante de Justin, atacó sin advertencia.

Sus compañeros de campamento comenzaron a gritar alarmados conforme la víbora se deslizaba bajo tierra, pero Justin se enfocó en su mano, donde su palma estaba hinchada y el dolor se volvía insoportable. De pronto se sintió débil y mareado. Conforme los supervisores y compañeros pasaban las siguientes cuatro horas llevándolo al campamento, el dolor y la decoloración se extendieron por el brazo de Justin, y su mano se sentía como si fuese a explotar. Un helicóptero lo transportó a un hospital, donde cayó inconsciente. Un día después, recuperó el conocimiento en el centro médico Davis de la Universidad de California. Ahí, Justin pasó más de un mes sometido a 10 cirugías, que se le practicaron para aliviar la enorme

DE UN VISTAZO

5.1 ¿Cómo se relaciona la estructura de la membrana celular con su función?

5.2 ¿Cómo se mueven las sustancias a través de las membranas?

5.3 ¿Cómo uniones especializadas permiten a las células conectarse y comunicarse?

5.1 ¿CÓMO SE RELACIONA LA ESTRUCTURA DE LA MEMBRANA CELULAR CON SU FUNCIÓN?

Todas las células, así como organelos dentro de las células eucariotas, están rodeadas por membranas. Todas las membranas de una célula tienen una estructura básica similar: proteínas suspendidas en una capa doble, o bicapa (del griego *bi*, doble), de fosfolípidos (FIG. 5-1). Más allá de esta estructura básica, las membranas difieren de un tipo de tejido a otro. Las estructuras de sus proteínas y fosfolípidos pueden cambiar dinámicamente en respuesta al ambiente y las necesidades cambiantes de la célula.

Las membranas celulares realizan varias funciones cruciales:

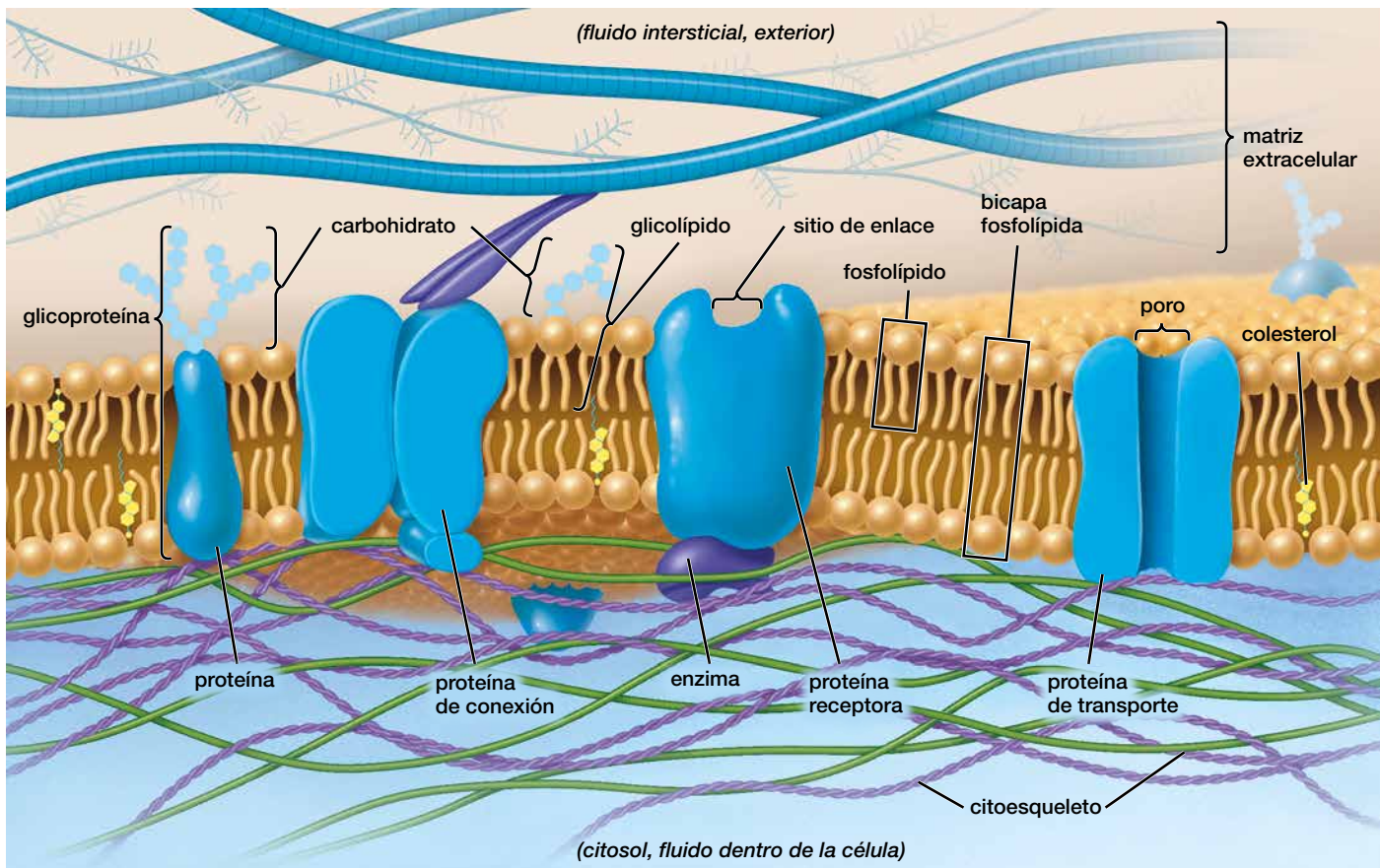
- Aíslan los contenidos de los organelos encerrados en membrana del citosol circundante y los contenidos de la célula del fluido intersticial circundante.

- Regulan el intercambio de sustancias entre la célula y el fluido intersticial o entre organelos encerrados en membrana y el citosol circundante.
- Permiten la comunicación entre las células de organismos multicelulares.
- Crean uniones dentro y entre células.
- Regulan muchas reacciones bioquímicas.

Éstas son tareas formidables para una estructura tan delgada que 10 mil membranas apiladas una sobre otra escasamente igualarían el grosor de una página de este libro.

Las membranas son “mosaicos fluidos” donde las proteínas se mueven dentro de capas de lípidos

Antes de la década de 1970, los biólogos celulares sabían que las membranas celulares constaban principalmente de proteínas y



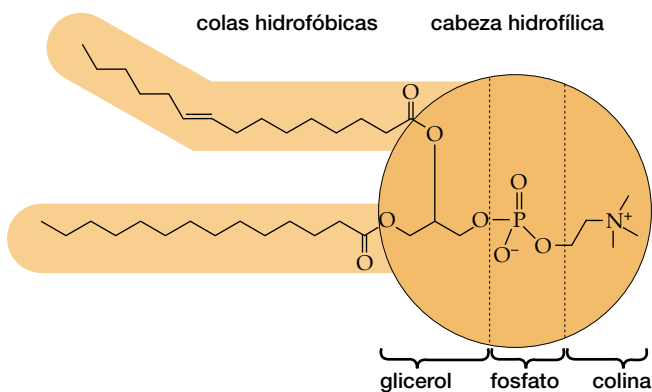
▲ **FIGURA 5-1** La membrana plasmática es una bicapa de fosfolípidos intercalada con moléculas de colesterol e incrustada con proteínas (azul). Las proteínas de membrana incluyen proteínas de reconocimiento, conexión, receptoras y de transporte, así como enzimas. También existen muchas glicoproteínas y glicolípidos con carbohidratos unidos.

una capa doble de lípidos, pero no sabían cómo estaban ordenadas estas moléculas dentro de la membrana. En 1972, S. J. Singer y G. L. Nicolson propusieron el **modelo de mosaico fluido** de membranas celulares, que forma la base para comprender la estructura y el funcionamiento de la membrana. Un **fluido** es cualquier sustancia cuyas moléculas pueden fluir una sobre otra; los fluidos incluyen gases, líquidos y membranas celulares. De acuerdo con el modelo de mosaico fluido, la membrana celular consta de un fluido formado por la bicapa de fosfolípidos, con una variedad de diferentes proteínas incrustadas formando una especie de “mosaico” de retazos dentro de este fluido (véase Fig. 5-1).

La bicapa fosfolípida fluida ayuda a aislar el contenido de la célula

Un fosfolípido consta de dos partes muy diferentes: una “cabeza” que es polar e hidrofílica (atraída hacia el agua) y un par de “colas” de ácido graso que son no polares e hidrofóbicas (no son atraídas hacia el agua). Las membranas celulares contienen varios fosfolípidos con estructuras similares a las que se muestran en la **FIGURA 5-2**. La mayoría de los fosfolípidos ayudan a aislar la célula de sus alrededores, pero algunos tienen otras funciones, como identificar células. Por ejemplo, los *glicolípidos* (lípidos con carbohidratos unidos) en las membranas de los eritrocitos identifican la sangre como tipo A, B, AB u O. Otros glicolípidos ayudan a identificar una célula como perteneciente a un individuo específico.

Los fosfolípidos en las membranas se ordenan en una forma particular (véase Fig. 5-1) debido al hecho de que todas las células están sumergidas en ambientes marinos o de agua dulce, y el agua satura las paredes de celulosa que rodean las células vegetales. Las superficies exteriores de las membranas plasmáticas animales están bañadas en **fluido intersticial** acuoso, un líquido débilmente salado que parece sangre, pero sin sus células o proteínas grandes. Dentro de la membrana plasmática, el *citósol* (la porción fluida del citoplasma) es principalmente agua. En estos alrededores acuosos, los fosfolípidos espontáneamente se ordenan en una capa doble llamada **bicapa fosfolípida**. Enlaces de hidrógeno entre el agua y las cabezas fosfolípicas hidrofílicas hacen que las cabezas den frente al agua en cualquier lado. Las colas fosfolípicas hidrofóbicas se agrupan dentro de la bicapa.



▲ **FIGURA 5-2** Un fosfolípido La fosfatidilcolina (mostrada aquí) es abundante en las membranas celulares. El enlace doble en una de las colas de ácido graso hace que la cola se doble.

Los componentes de las membranas celulares están en constante movimiento. Para entender por qué, es importante estar al tanto de que, a cualquier temperatura por arriba del cero absoluto (-273°C), átomos, moléculas e iones están en constante movimiento aleatorio. Conforme la temperatura aumenta, su tasa de movimiento se incrementa; a temperaturas que soportan vida, estas partículas se mueven rápidamente de hecho. Las moléculas de fosfolípido en una membrana no están químicamente enlazadas, de modo que a temperatura corporal su movimiento aleatorio constante las hace desplazarse libremente, aunque rara vez saltan entre las dos capas de membrana.

La flexibilidad de la bicapa es crucial para el funcionamiento de la membrana. Si las membranas plasmáticas fueran rígidas, tus células se abrirían y morirían mientras te mueves. La naturaleza fluida de las membranas también les permite fusionarse entre ellas. Por ejemplo, las vesículas de Golgi expulsan su contenido al exterior de la célula al fusionarse con la membrana plasmática (véase el Capítulo 4). Para mantener la flexibilidad, la mayoría de las membranas tiene una consistencia similar al aceite de oliva a temperatura ambiente. Pero el aceite de oliva se vuelve sólido si lo refrigeras, ¿entonces qué pasa con las membranas cuando un organismo se enfría? Para descubrirlo, consulta el “Guardián de la salud: Fluidéz de membrana, fosfolípidos y dedos torpes”.

Todas las membranas celulares animales contienen colesterol (véase Fig. 5-1), que es especialmente abundante en la membrana plasmática. Las interacciones entre colesterol y fosfolípido ayudan a estabilizar la membrana, haciéndola menos fluida a temperaturas más altas y menos sólida a temperaturas más bajas. Un alto contenido de colesterol reduce la permeabilidad de la membrana a sustancias hidrofílicas y pequeñas moléculas que de otro modo se difundirían a través de ella. Reducir la permeabilidad permite a la célula ejercer mayor control sobre cuáles sustancias entran y salen.

Algunas moléculas biológicas, incluidas vitaminas solubles en grasa y hormonas esteroides como estrógeno y testosterona (véase el Capítulo 3), son hidrofóbicas y pueden difundirse directamente a través de la bicapa fosfolípida. Puesto que estas moléculas son polares y solubles en agua, no pueden moverse a través de las colas de ácido graso hidrofóbicas no polares de la bicapa fosfolípida. El movimiento de estas sustancias hacia o desde las células se apoya en el mosaico de proteínas dentro de la membrana, lo que estudiarás a continuación.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Venenos despiadados

Algunos de los efectos más devastadores de ciertos venenos de serpientes y arañas ocurren porque contienen *fosfolipasas*, enzimas que rompen los fosfolípidos. Ahora sabes que los fosfolípidos son un componente principal de las membranas celulares, que aísla el contenido de la célula de sus alrededores. Conforme los fosfolípidos se degradan, las membranas se vuelven permeables, lo que produce la muerte de las células.

Como si las fosfolipasas no fuesen suficientemente mortales, los venenos de serpiente también contienen enzimas que rompen proteínas. ¿Qué funciones realizan las proteínas de membrana?



Fluidéz de membrana, fosfolípidos y dedos torpes

Las membranas celulares necesitan mantener fluidez óptima para permitir el funcionamiento de las muchas proteínas incrustadas en ellas. La temperatura tiene un impacto significativo en la fluidez de la membrana. Conforme la temperatura aumenta, las moléculas fosfolípidas se mueven más vigorosamente y mantienen mayor distancia entre ellas, lo que hace a la membrana más fluida. Conforme las temperaturas bajan, las moléculas se juntan más firmemente, lo que hace que la membrana se endurezca.

Muchos organismos no mantienen temperaturas corporales constantes, por lo que deben poseer mecanismos para mantener fluidez de membrana óptima ante los cambios estacionales. Los científicos que estudian plantas, peces, ranas, caracoles y mamíferos han descubierto que estos organismos pueden modificar la composición de sus membranas celulares. Conforme la temperatura cae, incorporan en sus membranas fosfolípidos que contienen más ácidos grasos insaturados. Cuando la temperatura sube, los organismos restauran los fosfolípidos saturados. ¿Por qué? Cuan fluida es una membrana a una temperatura dada está fuertemente influido por la cantidad relativa de colas de ácidos grasos saturados e insaturados en los fosfolípidos de membrana. Los ácidos grasos saturados (sin dobles enlaces de carbono) son rectos y pueden empaquetarse con firmeza, con lo que forman una membrana relativamente rígida. Los ácidos grasos insaturados tienen uno o más enlaces dobles de carbonos, y cada uno introduce un giro en la cola (véase Fig. 5-2). Esta estructura fuerza a los fosfolípidos a separarse más, lo que hace a la membrana más fluida (**FIG. E5-1**). Ajustar los ácidos grasos en los fosfolípidos ayuda a los organismos a mantener fluidez de membrana óptima durante los cambios de temperatura estacionales.

Pero cuando estás en el exterior y te enfrías, tus membranas no tienen tiempo de ajustar sus fosfolípidos. Si tu temperatura central comienza a caer súbitamente, tu cuerpo reducirá el flujo de sangre hacia tus manos y pies, y conservará el calor para órganos vitales como tu corazón y cerebro. Conforme tus manos se ponen más

frías, se vuelve más difícil controlar tus dedos y tu sentido del tacto disminuirá (**FIG. E5-2**). ¿Qué está ocurriendo?

El enfriamiento hace que los nervios que controlan los músculos y transportan sensaciones conduzcan los impulsos nerviosos más lentamente, lo que dificulta la coordinación de movimientos delicados de la mano, como cerrar la cremallera de un abrigo o encender una fogata. Los científicos todavía no saben con exactitud por qué ocurre esto, pero hay evidencia que apoya la hipótesis de que, conforme las membranas se rigidizan en el frío, el funcionamiento de las proteínas incrustadas, incluidos los canales iónicos responsables de transmitir impulsos nerviosos, se dificulta. Si tus manos se ponen extremadamente frías (pero tus tejidos no se han congelado, lo que elimina la sensación), es probable que sientas un atroz “dolor de frío”. El dolor persistirá aun cuando prácticamente seas incapaz de mover tus manos y habrás perdido tu sentido del tacto.

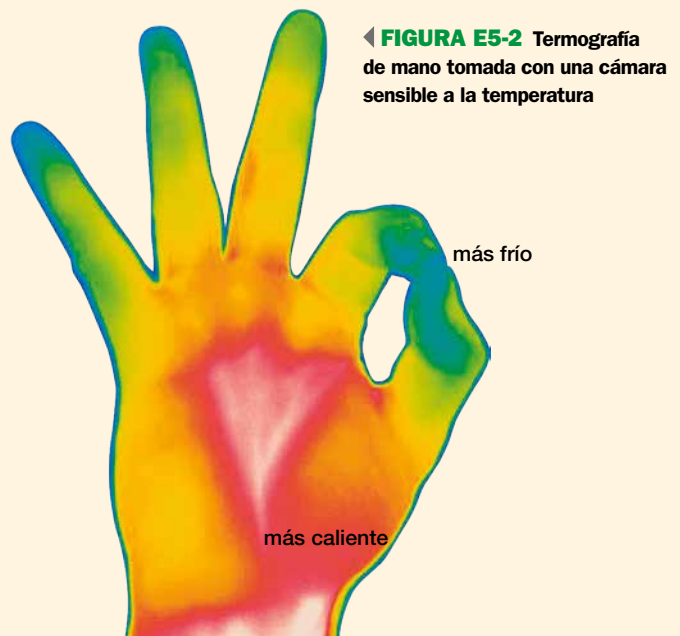


FIGURA E5-2 Termografía de mano tomada con una cámara sensible a la temperatura

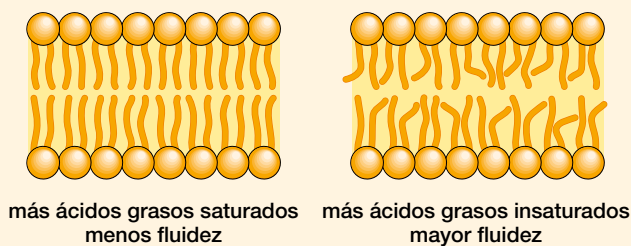


FIGURA E5-1 Los giros de cola en los fosfolípidos aumentan la fluidez de la membrana

PENSAMIENTO CRÍTICO Investigadores recientemente descubrieron canales iónicos en células nerviosas cutáneas generadoras de dolor, cuya capacidad para conducir iones en realidad es mejorada por el frío, lo que hace que las células nerviosas sean más activas. Plantea una hipótesis acerca de por qué evolucionaron estos receptores.

Una diversidad de proteínas forma un mosaico dentro de la membrana

Miles de diferentes proteínas de membrana están incrustadas dentro o unidas a las superficies de la bicapa de fosfolípido de las membranas celulares. Muchas proteínas de membrana tienen grupos carbohidrato que se proyectan desde la superficie

exterior de la membrana (véase Fig. 5-1). Estas proteínas se llaman **glicoproteínas** (del griego *glyco*, dulce; por alusión a las subunidades azúcar de los carbohidratos). Las proteínas de membrana pueden agruparse en cinco grandes categorías con base en su función: enzimas, proteínas de reconocimiento, proteínas receptoras, proteínas de transporte y proteínas de conexión.

Enzimas

Las proteínas llamadas **enzimas** promueven las reacciones químicas que sintetizan o rompen moléculas biológicas (véase el Capítulo 6). Varias enzimas están asociadas con las membranas celulares y realizan diferentes funciones en la membrana plasmática y en diversos organelos. Por ejemplo, las enzimas involucradas en la síntesis de ATP están incrustadas en la membrana mitocondrial interior. Las enzimas de membrana plasmática ayudan a sintetizar la matriz extracelular de soporte que llena espacios entre las células animales. En las células que recubren el intestino delgado, las enzimas de membrana plasmática completan la descomposición de carbohidratos y proteínas conforme dichos nutrientes se llevan a las células.

Proteínas de reconocimiento

Las **proteínas de reconocimiento** son glicoproteínas que sirven como etiquetas de identificación. Las células de cada organismo individual tienen glicoproteínas distintivas que identifican las células como “propias”. Las células inmunitarias ignoran las células propias y atacan las células invasoras, como las bacterias, que tienen diferentes proteínas de reconocimiento sobre sus membranas. Para trasplantes de órganos exitosos, las glicoproteínas de reconocimiento más importantes del donador deben coincidir con las del receptor, de modo que el órgano no sea atacado por el sistema inmunitario del receptor.

Proteínas de transporte

Las **proteínas de transporte** abarcan la bicapa fosfolípida y regulan el movimiento de las moléculas hidrofílicas a través de la membrana. Algunas proteínas de transporte forman poros (canales) que pueden abrirse o cerrarse para permitir que sustancias específicas pasen a través de la membrana. Otras proteínas de transporte ligan sustancias y las conducen a través de la membrana, a veces usando energía celular. Las proteínas de transporte se describen más adelante en este capítulo.

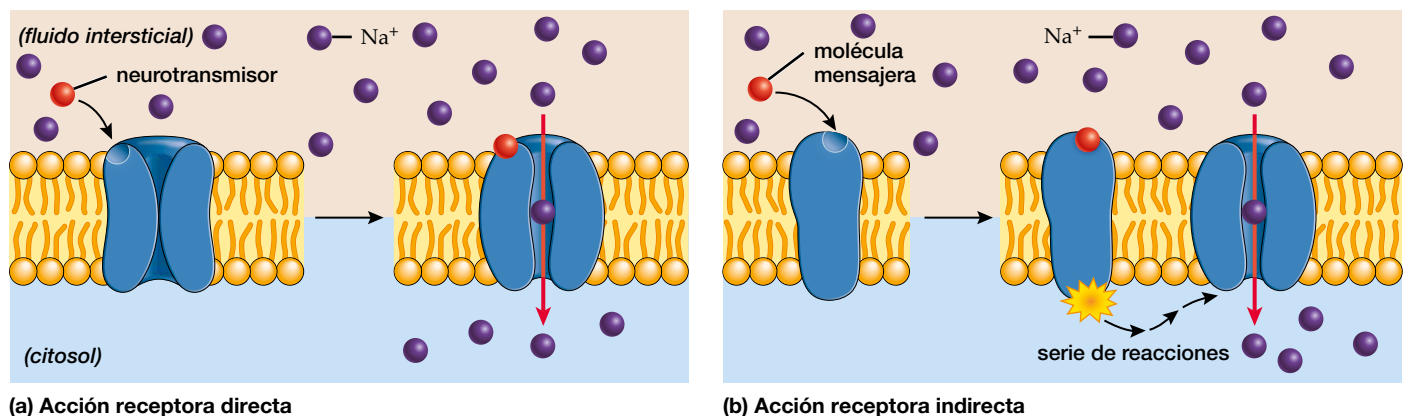
Proteínas receptoras

La mayoría de las células lleva consigo docenas de tipos de **proteínas receptoras** (algunas de las cuales son glicoproteínas; véase la Fig. 5-1) que abarcan sus membranas plasmáticas. Cada una tiene un sitio de enlace específico para una molécula mensajera, como una hormona particular o neurotransmisor (un mensajero neuronal). Cuando la molécula mensajera adecuada se liga, activa la proteína receptora.

Algunas proteínas de membrana actúan como receptoras y como canales iónicos. Una de las formas en que hacen esto es a través de acción receptora directa. Cuando una molécula mensajera se liga al receptor, inmediata y directamente hace que se abra un canal iónico dentro de la misma proteína (**FIG. 5-3a**). El ejemplo mejor conocido de tal acción receptora directa ocurre en una proteína en las membranas de las células de los músculos esqueléticos (que mueven el cuerpo). Esta proteína liga el neurotransmisor acetilcolina, que abre un canal iónico en la misma proteína y permite que los iones fluyan para estimular la contracción de la célula muscular. Otras proteínas receptoras producen sus efectos a través de una acción indirecta. Al enlazar una molécula mensajera, que puede ser un neurotransmisor o una hormona, la proteína receptora cambia su forma y actividad bioquímica. Ésta comienza una serie de reacciones dentro de la célula que producen efectos (como la apertura de muchos canales iónicos) en diferentes sitios (**FIG. 5-3b**). La mayoría de los neurotransmisores y hormonas actúan de esta forma.

Proteínas de conexión

Un grupo diverso de **proteínas de conexión** ancla las membranas celulares en varias formas. Algunas proteínas de conexión ayudan a mantener la forma de la célula al ligar la membrana plasmática al citoesqueleto de la célula. Otras proteínas de conexión abarcan la membrana plasmática, ligan el citoesqueleto dentro de la célula con la matriz extracelular exterior, lo que ayuda a anclar la célula en su lugar dentro de un tejido (véase la Fig. 5-1). Las proteínas de conexión también ligan células adyacentes, como se describe más adelante.



▲ **FIGURA 5-3 Activación de proteína receptora** (a) Un neurotransmisor enlaza un sitio receptor en una proteína de canal de membrana, lo que hace que el canal se abra y permita un flujo de iones. (b) Una molécula mensajera (como una hormona o un neurotransmisor) enlaza un receptor de membrana, lo que estimula una serie de reacciones dentro de la célula que hacen que las proteínas de canal se abran.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los componentes, la estructura y las funciones de las membranas celulares?
- diagramar y describir el modelo de mosaico fluido de las membranas celulares?
- explicar cómo los diferentes componentes de las membranas celulares contribuyen a sus funciones?

ESTUDIO DE CASO / CONTINUACIÓN

Venenos despiadados

La mayoría de los venenos de serpiente son desagradables cócteles de toxinas. Además de romper los fosfolípidos, algunos venenos de víbora de cascabel contienen toxinas que se ligan a, e inhiben la actividad de, las proteínas receptoras para la acetilcolina. La inhibición de la acción de la acetilcolina sobre las células del músculo cardíaco aumenta la frecuencia cardíaca, lo que acelera el viaje del veneno a través del cuerpo. Las serpientes krait, nativas de Asia, producen una proteína de veneno que se liga a los receptores de acetilcolina en el canal de membrana de acción directa, incluidos los que se encuentran en las células de los músculos esqueléticos. Una vez ligada, la proteína permanece firmemente unida, y bloquea el enlace de la acetilcolina. Esto evita que los músculos se contraigan; una víctima de mordida de krait que no reciba tratamiento con frecuencia morirá cuando se paralicen los músculos esqueléticos que controlan la respiración.

La capacidad de las sustancias para moverse a través de las membranas es crucial no sólo para controlar la frecuencia cardíaca y la respiración, sino también para todos los otros aspectos del estar vivo. ¿Cómo las proteínas controlan el movimiento de sustancias a través de las membranas?

5.2 ¿CÓMO SE MUEVEN LAS SUSTANCIAS A TRAVÉS DE LAS MEMBRANAS?

Algunas sustancias, en especial moléculas individuales e iones, pueden moverse a través de las membranas al difundirse a través de la bicapa fosfolípida o viajar mediante proteínas de transporte especializadas. Para ofrecer ciertos fundamentos acerca de cómo funciona el transporte de membrana, comienza por estudiar algunas definiciones:

- Un **soluto** es una sustancia que puede disolverse (dispersarse en átomos, moléculas o iones individuales) en un **solvente**, que es un fluido (por lo general un líquido) capaz de disolver

al soluto. El agua, en la que ocurren todos los procesos químicos de la célula, disuelve tantos solutos diferentes que en ocasiones se le llama “solvente universal”.

- La **concentración** es la cantidad de soluto en un volumen dado de solvente.
- Un **gradiente** es una diferencia en ciertas propiedades (como temperatura, presión, carga eléctrica o concentración) entre dos regiones adyacentes. Para crear un gradiente debe emplearse energía. Los gradientes disminuyen con el tiempo, a menos que una barrera impenetrable separe las regiones adyacentes o se agregue energía para mantenerlos.

Las moléculas en los fluidos se difunden en respuesta a gradientes

Recuerda que átomos, moléculas e iones están en movimiento aleatorio constante. Como resultado de este movimiento, moléculas e iones en solución se bombardean continuamente unos a otros y a las estructuras que los rodean. Con el tiempo, los movimientos aleatorios de soluto producen un movimiento neto desde las regiones de alta concentración hacia las regiones de baja concentración, un proceso llamado **difusión**. Mientras más grande sea el gradiente de concentración, más rápidamente ocurrirá la difusión. Si nada se opone a esta difusión (como carga eléctrica, diferencias de presión o barreras físicas), entonces el movimiento aleatorio de las moléculas hará que la sustancia esté igualmente dispersa a lo largo del fluido. En una analogía con la gravedad, las moléculas que se mueven desde regiones de alta concentración hacia regiones de baja concentración se describen como “bajando” por sus gradientes de concentración.

Para observar la difusión en acción, coloca una gota de colorante de alimentos en un vaso con agua (FIG. 5-4 ①). El movimiento aleatorio impulsa las moléculas del colorante tanto hacia como desde la gota de colorante, pero no hay una transferencia neta de colorante hacia el agua y del agua hacia el colorante, bajo sus respectivos gradientes de concentración ②. El movimiento neto del colorante continuará hasta que esté uniformemente disperso en el agua ③. Si comparas la difusión de un colorante en agua caliente con la que tiene en agua fría, verás que el calor aumenta la tasa de difusión al hacer que las moléculas se muevan más rápido.

RESUMEN: Principios de difusión

- Difusión es el movimiento neto de moléculas por un gradiente de concentración, desde concentración alta hacia baja.
- A mayor gradiente de concentración, más rápida la tasa de difusión.
- A mayor temperatura, más rápida la tasa de difusión.
- Si no intervienen otros procesos, la difusión continuará hasta que las concentraciones se vuelvan iguales a lo largo de la solución; esto es: hasta que se elimine el gradiente de concentración.

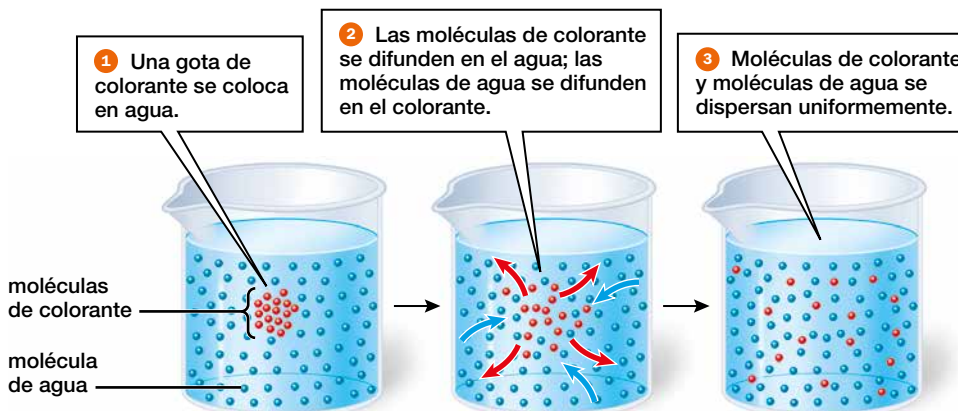


FIGURA 5-4 Difusión de un colorante en agua

TABLA 5-1 Transporte a través de membranas

Transporte pasivo	Difusión de sustancias a través de una membrana por un gradiente de concentración, presión o carga eléctrica; no requiere energía celular
Difusión simple	Difusión de agua, gases disueltos o moléculas solubles en lípido a través de la bicapa fosfolípida de una membrana
Difusión facilitada	Difusión de agua, iones o moléculas solubles en agua a través de una membrana vía una proteína de canal o portadora
Ósmosis	Difusión de agua a través de una membrana selectivamente permeable, desde una región de mayor concentración de agua libre hacia una región de menor concentración de agua libre
Transporte que requiere energía	Movimiento de sustancias a través de membranas usando energía celular, por lo general suministrada por ATP
Transporte activo	Movimiento de pequeñas moléculas o iones individuales contra sus gradientes de concentración, a través de proteínas que abarcan la membrana
Endocitosis	Movimiento de fluidos, moléculas específicas o partículas hacia una célula; ocurre conforme la membrana plasmática engulle la sustancia en un saco membranoso que estrangula y entra al citosol
Exocitosis	Movimiento de partículas o moléculas grandes fuera de una célula; ocurre conforme una membrana dentro de la célula encierra el material, se mueve hacia la superficie de la célula y se fusiona con la membrana plasmática, lo que permite que su contenido se difunda

El movimiento a través de las membranas ocurre mediante transporte pasivo y transporte que requiere energía

Para permanecer vivas, las células generan y mantienen gradientes de concentración, o las diferencias en concentraciones de soluto a través de sus membranas. Las membranas plasmáticas se describen como **selectivamente permeables** porque sus proteínas sólo permiten el paso (permear) de iones o moléculas específicas. La permeabilidad selectiva de la membrana plasmática crea una barrera que ayuda a mantener los gradientes de concentración de la célula.

La membrana plasmática permite que las sustancias se muevan a través de ella en dos formas diferentes: transporte pasivo y transporte que requiere energía (TABLA 5-1). El **transporte pasivo** involucra difusión de sustancias a través de las membranas celulares por sus gradientes de concentración, mientras que el **transporte que requiere energía** necesita que la célula gaste energía para mover sustancias a través de las membranas.

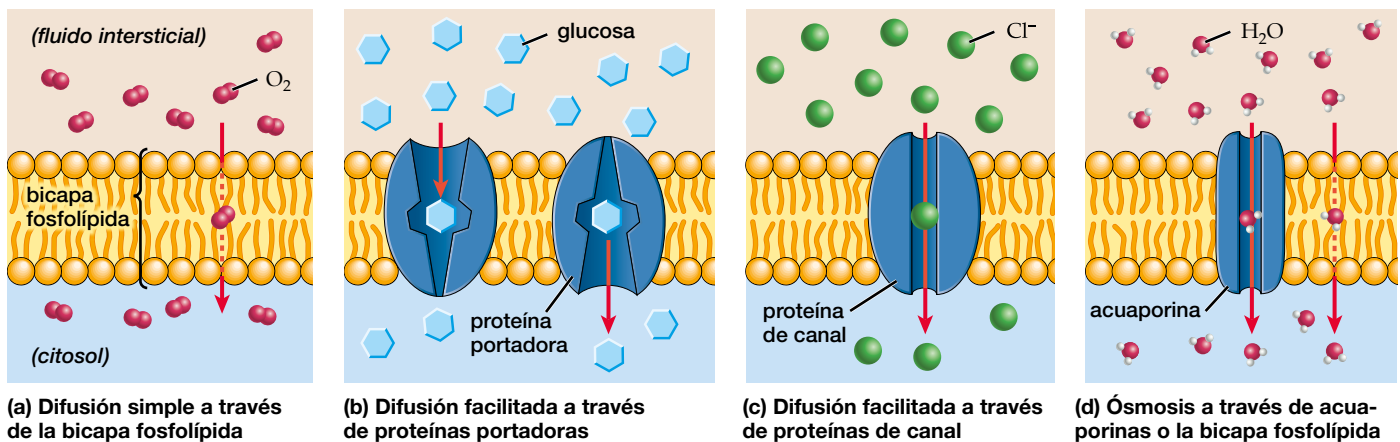
El transporte que requiere energía ocurre cuando se transportan sustancias contra los gradientes de concentración, o cuando se mueven partículas o gotas de fluido hacia o desde la célula.

El transporte pasivo incluye difusión simple, difusión facilitada y ósmosis

La difusión puede ocurrir dentro de un fluido o a través de una membrana que es permeable a la difusión de sustancias. Muchas moléculas cruzan las membranas plasmáticas mediante difusión, impulsadas por diferencias de concentración entre el citosol y el fluido intersticial circundante.

Algunas moléculas se mueven a través de las membranas mediante difusión simple

Algunas moléculas se difunden directamente a través de la bicapa fosfolípida de las membranas celulares, un proceso llamado **difusión simple** (FIG. 5-5a). Moléculas muy pequeñas sin carga



▲ **FIGURA 5-5** Tipos de difusión a través de la membrana plasmática (a) Las moléculas pequeñas, sin carga o solubles en lípido se difunden directamente a través de la bicapa fosfolípida. Aquí, las moléculas de oxígeno se difunden por su gradiente de concentración (flecha roja). (b) Proteínas portadoras tienen sitios de enlace para moléculas específicas, como glucosa. El enlace hace que el portador cambie de forma y transporte la molécula a través de la membrana por su gradiente de concentración. (c) La difusión facilitada a través de proteínas de canal específicas permite que iones, como el cloro, crucen membranas. (d) Ósmosis es la difusión de agua. Las moléculas de agua pueden pasar a través de la bicapa fosfolípida mediante difusión simple, o se alejan más rápidamente mediante difusión facilitada a través de acuaporinas.

neta, como agua, oxígeno y dióxido de carbono, pueden viajar a través de las membranas celulares mediante difusión simple, al igual que las moléculas solubles en lípido, incluidos alcohol, ciertas vitaminas y hormonas esteroides. La tasa de difusión simple aumenta por gradientes de concentración más grandes, mayores temperaturas, menores tamaños moleculares y mayor solubilidad en lípidos.

¿Cómo el agua, una molécula polar, puede difundirse directamente a través de la bicapa fosfolípida hidrofóbica (literalmente, “que le teme al agua”)? Las moléculas de agua son tan pequeñas, que algunas divagan hacia la maraña de colas fosfolípidas y el movimiento aleatorio de estas moléculas de agua las lleva a través de la membrana. Puesto que la difusión simple del agua a través de la bicapa fosfolípida es relativamente lenta, muchos tipos de células tienen proteínas de transporte específicas para el agua, que se describen más adelante.

Algunas moléculas cruzan las membranas mediante difusión facilitada usando proteínas de transporte de membrana

Las bicapas fosfolípidas de las membranas celulares son bastante impermeables a la mayoría de las moléculas polares, por ejemplo, azúcares, cuyo tamaño y falta de solubilidad en lípidos las mantiene afuera. Los iones, como K^+ , Na^+ , Cl^- y Ca^{2+} , también se excluyen aun cuando sean pequeños, porque sus cargas hacen que las moléculas polares del agua se agrupen alrededor de ellos, y forman un agregado que es muy grande para moverse directamente a través de la bicapa fosfolípida. Por tanto, los iones y las moléculas polares deben usar proteínas de transporte específicas para moverse a través de las membranas celulares, un proceso llamado **difusión facilitada**. Dos tipos de proteínas permiten la difusión facilitada: proteínas portadoras y proteínas de canal. La célula no gasta energía cuando usa estas proteínas de transporte, lo que facilita la difusión por el gradiente de concentración preexistente, ya sea hacia o desde la célula.

Las **proteínas portadoras** abarcan la membrana celular y tienen regiones que enlazan holgadamente ciertos iones o moléculas específicas como azúcares o proteínas pequeñas. Este enlazamiento de iones o moléculas hace que las proteínas portadoras cambien de forma y transfieran las moléculas enlazadas a través de la membrana. Por ejemplo, las proteínas portadoras de glucosa en las membranas plasmáticas permiten que esta azúcar se difunda en su gradiente de concentración desde el fluido intersticial hacia las células, que continuamente usan glucosa para satisfacer sus necesidades de energía (**FIG. 5-5b**).

Las **proteínas de canal** forman poros a través de la membrana celular. Por ejemplo, las membranas celulares de mitocondrias y cloroplastos tienen poros que permiten el paso de muchas sustancias diferentes solubles en agua. En contraste, las proteínas de canal iónico (canales iónicos) son pequeñas y enormemente selectivas (**FIG. 5-5c**). Muchos canales iónicos ayudan a conservar los gradientes de concentración al permanecer cerrados a menos que se abran mediante estímulos específicos, como un neurotransmisor que se enlaza a una proteína receptora. Las proteínas de canal iónico son selectivas porque sus diámetros interiores limitan el tamaño de los iones que pueden pasar a través y porque aminoácidos específicos que recubren el poro tienen cargas eléctricas débiles que atraen iones específicos y repelen otros. Por ejemplo, las cargas ligeramente negativas en algunos aminoácidos dentro de los canales Na^+ atraen Na^+ pero repelen Cl^- .

Muchas células tienen proteínas de canal de agua especializadas llamadas **acuaporinas** (literalmente, “poros de agua”; **FIG. 5-5d**). Los estrechos canales acuaporina son selectivos para moléculas de agua, que son en extremo pequeñas. Algunos aminoácidos que recubren la proteína de canal acuaporina tienen cargas ligeramente positivas que atraen los polos negativos del agua pero repelen iones positivos. Para aprender más acerca de las acuaporinas, lee el “¿Cómo sabes eso? El descubrimiento de las acuaporinas”.

Ósmosis es la difusión de agua a través de membranas selectivamente permeables

Ósmosis es la difusión de agua a través de una membrana que es selectivamente permeable al agua en respuesta a gradientes de concentración, presión o temperatura. Este apartado se enfocará en la ósmosis desde una región de mayor concentración de agua hacia una región de menor concentración de agua.

¿Qué se entiende por “alta concentración de agua” o “baja concentración de agua”? El agua que no contiene solutos tiene la mayor concentración posible de agua, lo que hace que más moléculas de agua choquen con, y se muevan a través de, una membrana permeable al agua. Cualquier soluto reduce la concentración de agua al sustituir algunas de las moléculas de agua en un volumen dado de la solución. Además de desplazar moléculas de agua, los solutos e iones polares también atraen y enlazan débilmente las moléculas de agua a su alrededor, de modo que las moléculas de agua no tienen tanta libertad para moverse a través de una membrana permeable al agua. Por estas razones, a mayor concentración de soluto, menor concentración de agua. La ósmosis (como otras formas de difusión) producirá un movimiento neto de moléculas de agua desde la solución con mayor concentración de agua (menor concentración de soluto) hacia la solución con menor concentración de agua (mayor concentración de soluto). Por ejemplo, el agua se moverá por ósmosis desde una solución con menos azúcar disuelta hacia una solución con más azúcar disuelta.

Las soluciones con iguales concentraciones de soluto, y por tanto iguales concentraciones de agua, se describen como **isotónicas** una con otra (del griego *iso*, igual). Cuando las soluciones isotónicas están separadas por una membrana permeable al agua, el agua se mueve igualmente a través de la membrana en ambas direcciones, de modo que no hay movimiento neto de agua. Cuando se comparan dos soluciones con diferentes concentraciones de un soluto, la solución con la mayor concentración de soluto se describe como **hipertónica** (del griego *hyper*, mayor que) a la solución menos concentrada. La solución más diluida se describe como **hipotónica** (del griego *hypo*, abajo). El agua tiende a moverse a través de las membranas permeables al agua desde las soluciones hipotónicas hacia las soluciones hipertónicas. Este movimiento continuará hasta que las concentraciones de agua (y por tanto las concentraciones de soluto) sean iguales en ambos lados de la membrana.

RESUMEN: Principios de ósmosis

- Ósmosis es el movimiento de agua a través de una membrana selectivamente permeable al agua mediante difusión simple o difusión facilitada a través de acuaporinas.
- El agua se mueve por su gradiente de concentración desde una mayor concentración de moléculas de agua libres hacia una concentración menor de moléculas de agua libres.

¿CÓMO SABES ESO?

El descubrimiento de las acuaporinas

En ocasiones, una observación azarosa conduce a un descubrimiento científico. Los científicos desde hace mucho han observado que la ósmosis directamente a través de la bicapa fosfolípida es demasiado lenta como para explicar el movimiento de agua a través de ciertas membranas celulares, como las de los eritrocitos (véase la Fig. 5-6). Pero los intentos por identificar proteínas de transporte selectivo para el agua fracasaron repetidamente. Entonces, a mediados de la década de 1980, Peter Agre (**FIG. E5-3**), en su trabajo en la Johns Hopkins School of Medicine en Maryland, intentó determinar la estructura de una glicoproteína en los eritrocitos. Sin embargo, la glicoproteína que él aisló estaba contaminada con grandes cantidades de una proteína desconocida. En lugar de desechar la proteína misteriosa, Agre y sus colaboradores cooperaron con investigadores de otras universidades para determinar su estructura y función.

Para poner a prueba su hipótesis de que la proteína estaba involucrada con el transporte de agua, realizaron un experimento usando óvulos de rana, cuyas membranas son casi impermeables al agua. El equipo de Agre predijo que, si las proteínas eran canales de agua, insertar la proteína misteriosa en los óvulos los haría hincharse cuando se colocaran en una solución hipotónica. Los investigadores inyectaron óvulos de rana con ARN mensajero que codificaba la proteína no identificada, lo que hizo que los óvulos sintetizaran la proteína, y los insertaron en sus membranas plasmáticas. Óvulos de control se inyectaron con una cantidad igual de agua. Tres días después, los óvulos parecían idénticos... esto es, hasta que fueron colocados en una solución hipotónica. Los óvulos de control se hincharon ligeramente, mientras que aquellos a los que se les insertó la proteína se hincharon con rapidez y explotaron (**FIG. E5-4**). Mayores estudios revelaron que sólo el agua podía moverse a través de esta proteína de canal. Agre llegó a la conclusión de que estos eran canales de agua y los llamó acuaporinas. En el año 2000, el grupo de Agre y otros equipos de investigación reportaron la estructura tridimensional de la acuaporina. Miles de millones de moléculas de agua pueden moverse a través de una acuaporina en una sola fila cada segundo, mientras que son excluidos moléculas más grandes y pequeños iones con carga positiva (como los iones de hidrógeno).

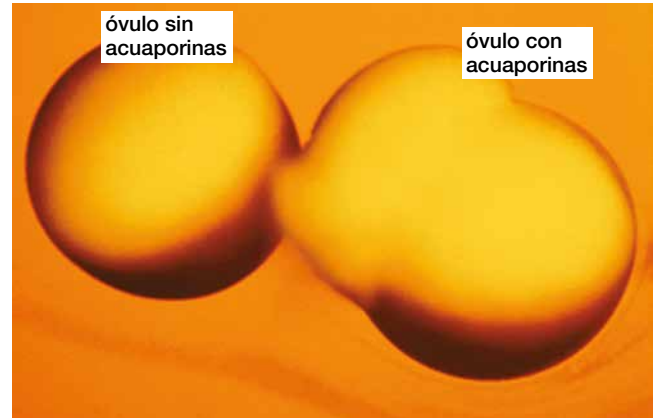
Ahora se han identificado muchos subtipos de proteínas acuaporina, y estos canales de agua se han encontrado en todas las formas de vida investigadas. Por ejemplo, la membrana de la vacuola central de las células vegetales es rica en acuaporinas, lo que le permite llenarse rápidamente cuando hay agua disponible (véase Fig. 5-7). Las células renales insertan acuaporinas en sus membranas

plasmáticas cuando el cuerpo se deshidrata y necesita conservar el agua. Las acuaporinas también están implicadas en muchas condiciones patológicas, incluida inflamación cerebral, glaucoma y cáncer; los investigadores trabajan para diseñar medicamentos terapéuticos para estos trastornos, que bloquearán o facilitarán el movimiento de agua a través de estos canales.

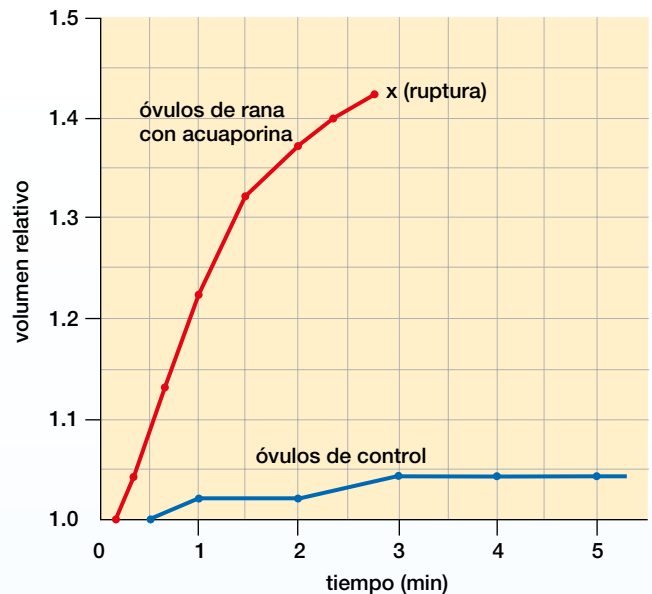
En 2003, Peter Agre compartió el Premio Nobel de Química por su descubrimiento. En su discurso de aceptación, compartió un pensamiento que es fundamental para el avance científico contemporáneo: “en ciencia, uno debe usar todos los recursos disponibles para resolver problemas difíciles. Uno de nuestros recursos más poderosos



FIGURA E5-3 Peter Agre



(a) Óvulos de rana



(b) Comparación de hinchazón en medio hipotónico

▲ **FIGURA E5-4 Investigación de las acuaporinas** (a) El óvulo de rana, a la derecha, con acuaporinas insertadas en su membrana plasmática, explota después de su inmersión en una solución hipotónica. El óvulo de rana normal a la izquierda sólo se hincha ligeramente. (b) Cuando se transfirió de una solución normal a una hipotónica, el volumen promedio de los óvulos de rana aumentó con rapidez hasta que explotaron, mientras que los óvulos de control se hincharon muy ligeramente (el volumen relativo de 1 es el tamaño del óvulo justo antes de transferir).

es el entendimiento con nuestros colegas”. Como resultado de la colaboración, observación cuidadosa, persistencia y acaso un poco de lo que él describió con modestia como el “enfoque científico conocido como pura suerte impoluta”, Agre y su equipo identificaron la elusiva proteína de transporte para el agua.

PENSAMIENTO CRÍTICO Con base en la Figura E5-4b, grafica lo que probablemente habría ocurrido si los óvulos con y sin acuaporinas se hubieran sumergido en una solución salina concentrada, y extiende el eje y si es necesario.

- Las sustancias disueltas, llamadas solutos, reducen la concentración de moléculas de agua libres en una solución.
- Cuando se comparan dos soluciones, la que tiene mayor concentración de soluto es hipertónica, y la solución con menor concentración de soluto es hipotónica.

La ósmosis a través de la membrana plasmática tiene un papel importante en la vida de las células

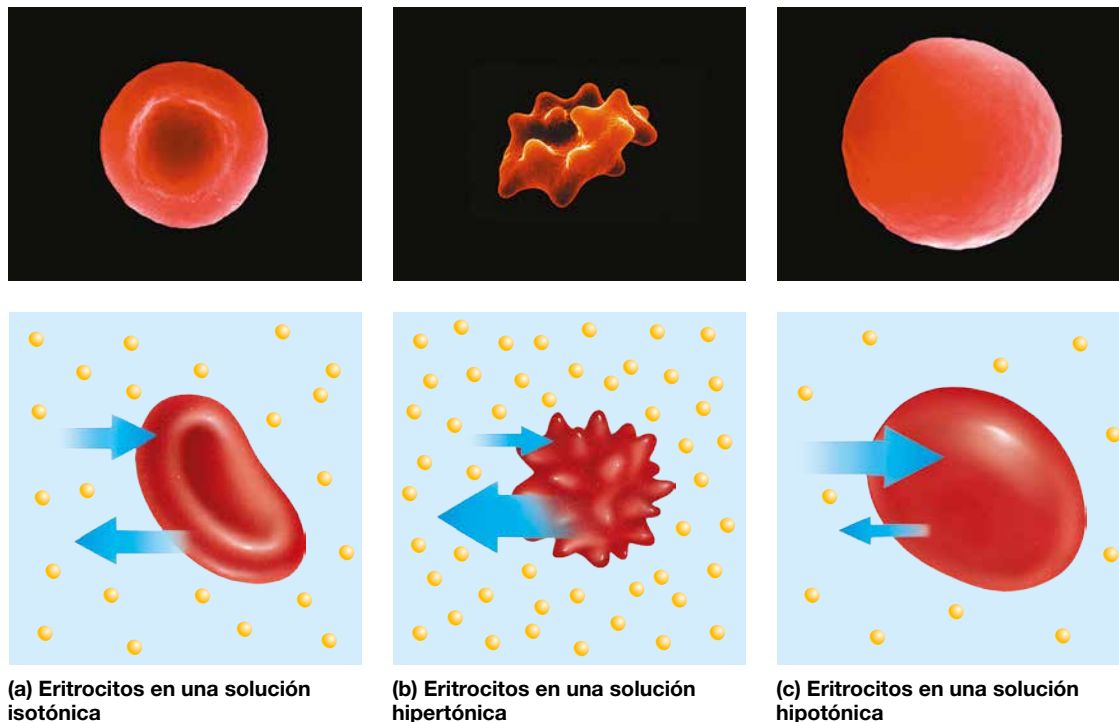
La ósmosis a través de las membranas plasmáticas es crucial para muchos procesos biológicos, incluidos la ingesta de agua por parte de las raíces de las plantas, la absorción de agua en el intestino y la reabsorción de agua en el torrente sanguíneo que ocurre en los riñones.

En los animales, el fluido intersticial que rodea las células es isotónico al citosol celular. Aunque las concentraciones de solutos específicos rara vez son iguales en el interior y el exterior de las células, las concentraciones totales de agua y solutos dentro y fuera son iguales. Como resultado, no hay tendencia global de que el agua entre o salga de las células animales. Para demostrar la importancia de mantener condiciones isotónicas entre células frágiles y su fluido intersticial circundante, pueden observarse células colocadas en soluciones con diferentes concentraciones de soluto, como se ilustra en la **FIGURA 5-6**. Los eritrocitos

tienen abundancia de acuaporinas en sus membranas plasmáticas, lo que las hace muy permeables al agua. Colocadas en una solución salina isotónica conservan su tamaño normal. Pero si la solución salina es hipertónica al citosol de los eritrocitos, el agua sale por ósmosis, lo que hace que la célula se seque. La inmersión en una solución salina hipotónica, en contraste, hace que las células se hinchen (y con el tiempo exploten) conforme el agua se difunde hacia adentro.

Los organismos de agua dulce continuamente deben gastar energía para contrarrestar la ósmosis, porque sus células son hipertónicas con el agua circundante. Por ejemplo, las protistas como *Paramecium* usan energía celular para bombear sales desde el citosol hacia sus vacuolas contráctiles. El agua sigue por ósmosis y se expulsa a través de un poro en la membrana plasmática (véase Fig. 4-16).

Casi toda célula vegetal viviente está soportada por agua que entra mediante ósmosis. La mayoría de las células vegetales tienen una gran vacuola central encerrada por una membrana que es rica en acuaporinas. Las sustancias disueltas almacenadas en la vacuola hacen sus contenidos hipertónicos al citosol circundante, que a su vez por lo general es hipertónico al fluido intersticial que baña las células. Por tanto, el agua fluye a través de la pared celular hacia el citosol y luego hacia la vacuola central por ósmosis. Esto produce **presión de turgencia**, que infla la



▲ **FIGURA 5-6 Los efectos de la ósmosis sobre los eritrocitos** Las membranas plasmáticas de los eritrocitos son ricas en acuaporinas, de modo que el agua fluye con facilidad adentro o afuera a lo largo de su gradiente de concentración. (a) Las células sumergidas en una solución isotónica conservan su forma normal con hoyuelos. (b) las células en una solución hipertónica se secan conforme sale más agua que la que fluye hacia adentro. (c) Las células en una solución hipotónica se expanden.

PENSAMIENTO CRÍTICO Una estudiante vierte un poco de agua destilada en una muestra de sangre. Más tarde, observa la sangre en un microscopio y no ve ningún eritrocito. ¿Qué sucedió?

célula, forzando el citosol dentro de su membrana plasmática contra la pared celular (**FIG. 5-7a**). Si olvidas regar la planta en tu maceta, el citosol y la vacuola celular pierden agua, lo que hace que la célula se encoja desde su pared celular. Como un globo con fuga, la planta desflahe conforme sus células pierden presión de turgencia (**FIG. 5-7b**). Ahora sabes por qué los almacenes siempre rocían sus productos con hojas: para mantener su apariencia alegre y fresca con vacuolas centrales llenas.

El transporte que requiere energía incluye transporte activo, endocitosis y exocitosis

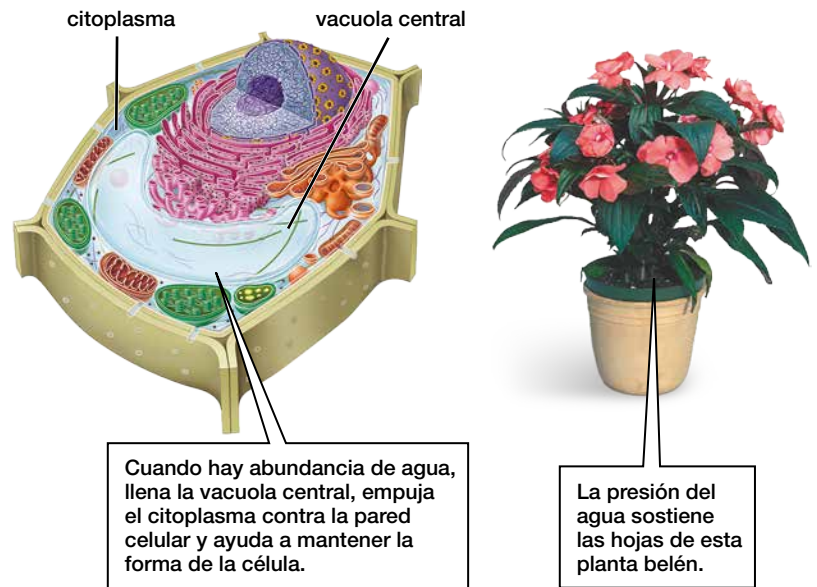
Muchas actividades celulares se apoyan en transporte que requiere energía. Transporte activo, endocitosis y exocitosis son cruciales para mantener los gradientes de concentración, adquirir alimentos, excretar desechos y (en los organismos multicelulares) comunicarse con otras células.

Las células mantienen gradientes de concentración usando transporte activo

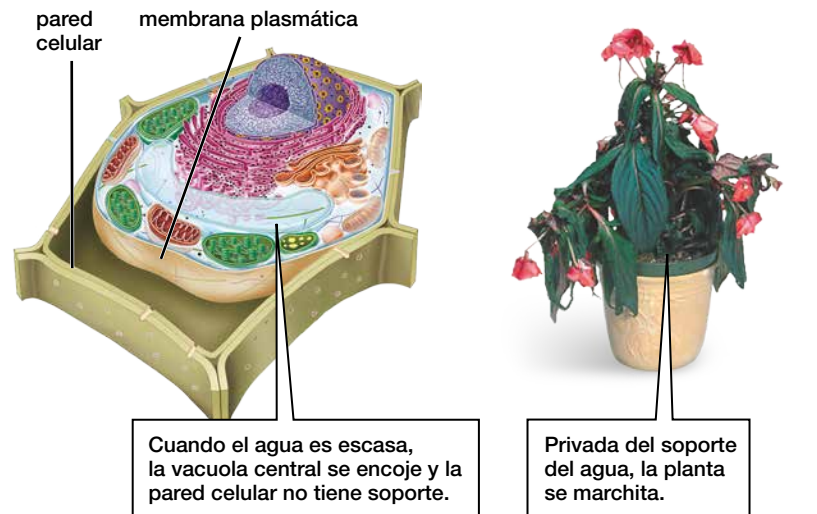
Al construir gradientes y luego permitir que éstos se agoten bajo circunstancias específicas, las células generan ATP y responden a los estímulos. Por ejemplo, los gradientes de concentración de varios iones proporcionan la energía para formar ATP en mitocondrias y cloroplastos (véanse los capítulos 7 y 8), impulsan las señales eléctricas de las neuronas y disparan la contracción de músculos. Pero los gradientes no pueden formarse de manera espontánea: requieren transporte activo a través de una membrana.

Durante el **transporte activo**, las proteínas de membrana usan energía celular para mover moléculas o iones a través de una membrana plasmática *contra* sus gradientes de concentración, lo cual significa que las sustancias se transportan desde áreas de menor concentración hacia áreas de mayor concentración. Por ejemplo, toda célula debe usar transporte activo para adquirir algunos nutrientes que están menos concentrados en el ambiente que en el citoplasma de la célula. Además, sustancias como los iones de sodio y calcio se transportan de manera activa para mantenerlos a concentraciones mucho más bajas en el citosol que en el fluido intersticial. Las células nerviosas mantienen gradientes de concentración iónica grandes porque la generación de sus señales eléctricas requiere flujo pasivo rápido de iones cuando los canales están abiertos. Después de que estos iones se difunden hacia o desde la célula, sus gradientes de concentración deben restaurarse mediante transporte activo.

Las proteínas de transporte activo abarcan el ancho de la membrana y tienen dos regiones de enlace (**FIG. 5-8**). Una de ellas enlaza holgadamente con una molécula o ión específico, como el ión calcio (Ca^{2+}); la segunda región, en el interior de la membrana, enlaza ATP **1**. El ATP dona energía a la proteína, lo que hace que ésta cambie de forma y mueva el ión de calcio a través de



(a) La presión de turgencia proporciona soporte

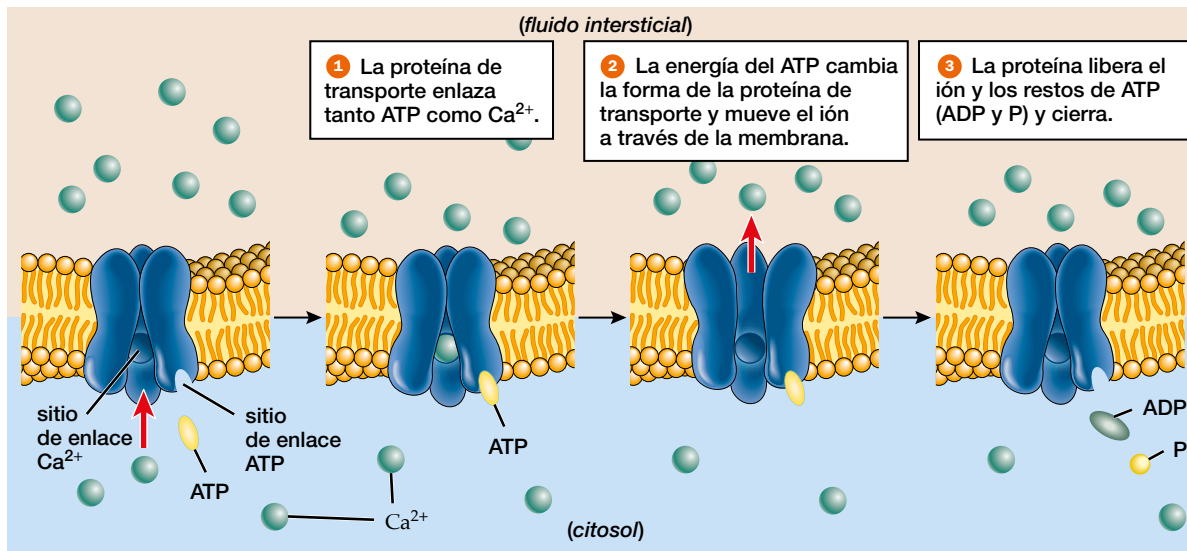


(b) La pérdida de presión de turgencia hace que la planta se marchite

▲ **FIGURA 5-7 Presión de turgencia en células vegetales** Las acuaporinas permiten que el agua se mueva con rapidez adentro y afuera de las vacuolas centrales de las células vegetales. (a) La célula y la planta están sostenidas mediante presión de turgencia. (b) La célula y la planta perdieron presión de turgencia y soporte debido a deshidratación.

PENSAMIENTO CRÍTICO Si una célula vegetal se coloca en agua que no contiene solutos, ¿la célula finalmente explotará? Explica.

la membrana **2**. La energía para transporte activo proviene del rompimiento del enlace de alta energía que vincula el último de los tres grupos fosfato en el ATP. Conforme pierde un grupo fosfato, lo que libera su energía almacenada, el ATP se convierte en ADP (adenosín difosfato) más un fosfato libre **3**. Con frecuencia, a las proteínas de transporte activo se les conoce como *bombas* porque, como el bombeo de agua hacia un tanque de almacenamiento elevado, usan energía para mover iones o moléculas “cuesta arriba” contra un gradiente de concentración.



▲ **FIGURA 5-8 Transporte activo** Para mover moléculas a través de la membrana plasmática contra un gradiente de concentración se usa energía celular. La proteína de transporte activo tiene un sitio de enlace ATP y un sitio de enlace para la sustancia transportada, como estos iones de calcio. Cuando el ATP dona su energía, pierde su tercer grupo fosfato y se convierte en ADP más un fosfato libre.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Una célula alguna vez usaría transporte activo para mover agua a través de su membrana? Explica.

¿TE HAS PREGUNTADO...

con la síntesis de pared celular en las células bacterianas recién formadas. Bajo condiciones normales, una bacteria usa transporte activo para mantener un ambiente interno que es hipotónico a sus alrededores. Esto permite que el citoplasma bacteriano mantenga la presión de turgencia contra su dura pared celular, en forma muy parecida a como lo hace una célula vegetal. En

La penicilina y antibióticos relacionados combaten las infecciones bacterianas al interferir

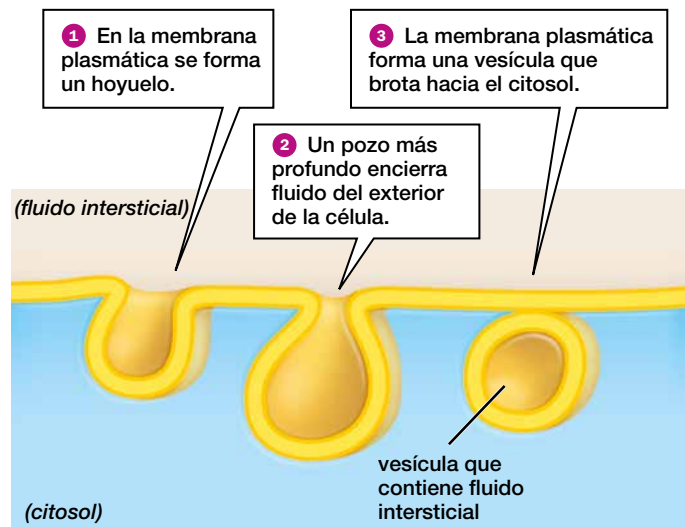
por qué las bacterias mueren cuando tomas antibióticos?

ausencia de esta pared de confinamiento, la ósmosis hacia el citosol hiperosmótico de la bacteria hace que se hinche y rompa su frágil membrana plasmática. Las personas tienen la suerte de contar con antibióticos médicos para combatir las infecciones bacterianas, pero, por desgracia, las bacterias evolucionan con rapidez, y los antibióticos seleccionan cepas resistentes. La resistencia a los antibióticos puede ocurrir como resultado de varias adaptaciones diferentes. Éstas incluyen enzimas bacterianas que descomponen el antibiótico, membranas bacterianas que bloquean la entrada del antibiótico, y bombas de membrana que expulsan el antibiótico. Como resultado, los hospitales ahora combaten algunas cepas bacterianas que causan infecciones serias pero resisten casi todos los antibióticos.

La endocitosis permite a las células engullir partículas de fluidos

Una célula acaso necesite adquirir de su ambiente extracelular materiales que sean muy grandes para moverse directamente a través de la membrana. Estos materiales se engullen mediante la membrana plasmática y se transportan dentro de la célula dentro de vesículas. Este proceso que requiere energía se llama **endocitosis** (del griego *endo*, adentro). A continuación se describen tres formas de endocitosis con base en el tamaño y tipo de material adquirido y el método de adquisición: pinocitosis, endocitosis mediada por receptor y fagocitosis.

En la **pinocitosis** (del griego *pino*, beber; **FIG 5-9**), un parche muy pequeño de membrana plasmática forma un hoyuelo



(a) Pinocitosis



(b) MET de pinocitosis

▲ **FIGURA 5-9 Pinocitosis**

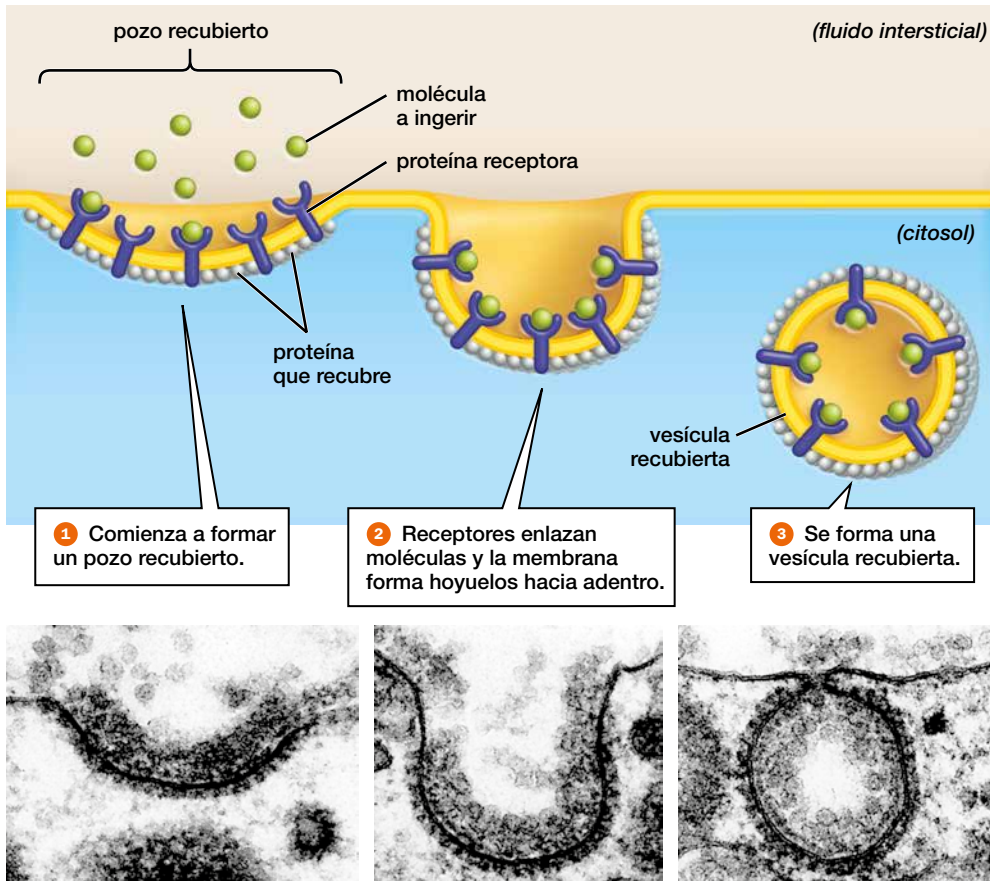


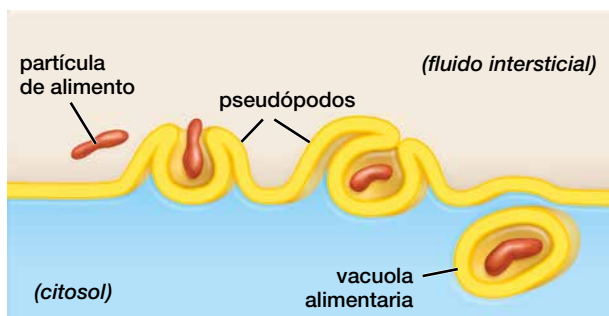
FIGURA 5-10 Endocitosis mediada por receptor

hacia adentro mientras rodea fluido intersticial, y luego la membrana brota hacia el citosol como una pequeña vesícula. La pinocitosis mueve una gota de fluido intersticial, contenida dentro del parche con hoyuelo de la membrana, hacia la célula. Por tanto, la célula adquiere materiales en la misma concentración que en el fluido intersticial. Las células pueden ingerir partículas virales del fluido intersticial mediante pinocitosis, lo que resulta en infección. Para contrarrestar esto, algunas células del sistema inmunitario patrullan en busca de virus al tomar rutinariamente grandes cantidades de fluido intersticial mediante pinocitosis. Después de ingerir virus, alertan a otras células inmunitarias para producir antibióticos que destruirán los virus.

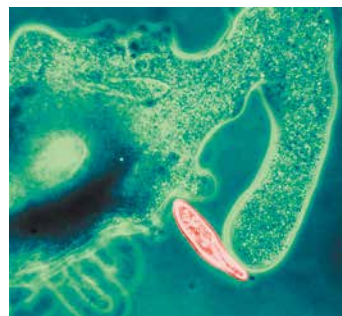
Las células usan **endocitosis mediada por receptor** para ingerir selectivamente moléculas específicas o complejos de moléculas que no pueden moverse a través de canales o difundirse

a través de la membrana plasmática (**FIG. 5-10**). La endocitosis mediada por receptor ocurre en depresiones engrosadas llamadas *pozos recubiertos*. El material de recubrimiento consta de proteínas en la superficie interior de la membrana plasmática que auxilian en la formación del pozo. Las proteínas receptoras para una sustancia específica se proyectan desde la membrana plasmática. Estos receptores ligan las moléculas a transportar. Luego la depresión se profundiza hacia un saco que se estrangula y forma una vesícula recubierta que transporta las moléculas hacia el citosol. Mas moléculas movilizadas por la endocitosis mediada por receptor incluyen la mayoría de las hormonas proteínicas y paquetes de lipoproteína que contiene colesterol.

La **fagocitosis** (del griego *fago*, comer) mueve partículas grandes, en ocasiones microorganismos enteros, hacia la célula (**FIG. 5-11a**). Cuando la protista depredadora *Amoeba*, por



(a) Fagocitosis



(b) Una *Amoeba* engulle un *Parmacium*



(c) Un eritrocito engulle una célula de hongo patógeno

FIGURA 5-11 Fagocitosis (a) El mecanismo de fagocitosis. (b) *Amoeba* usa fagocitosis para alimentarse y (c) leucocitos usan fagocitosis para engullir microorganismos patógenos.

ejemplo, percibe un *Paramecium*, la *Amoeba* extiende partes de su membrana plasmática y forma pseudópodos (del griego *pseudo*, falso, y *pod*, pie; FIG. 5-11b). Los pseudópodos se fusionan alrededor de la presa y la encierran dentro de una vesícula llamada **vacuola alimentaria**. La vacuola se fusionará con un lisosoma (descritos en el Capítulo 4), donde se digerirá el alimento. Los leucocitos usan fagocitosis, seguida por digestión, para engullir y destruir bacterias invasoras, un drama que ocurre continuamente dentro de tu cuerpo (FIG. 5-11c).

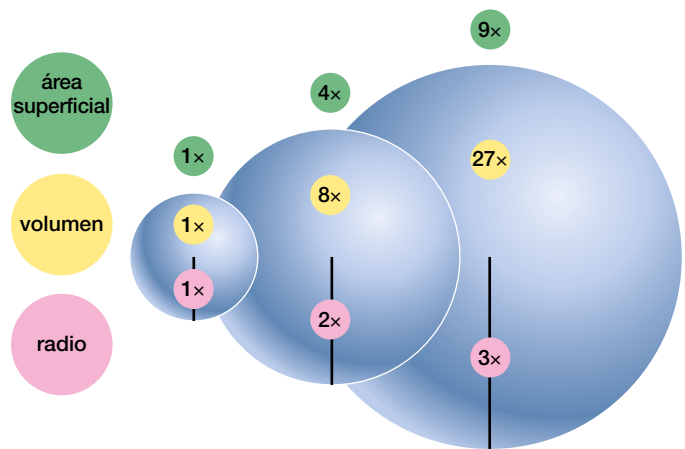
La exocitosis mueve materiales fuera de la célula

Las células también usan energía para desprenderse de partículas no digeridas o para secretar sustancias como hormonas en el fluido intersticial, un proceso llamado **exocitosis** (del griego *exo*, afuera; FIG. 5-12). Durante la exocitosis, una vesícula encerrada en membrana, que transporta material a expulsar, se mueve hacia la superficie celular, donde la membrana de la vesícula se fusiona con la membrana plasmática de la célula. Entonces el contenido de la vesícula se difunde hacia el fluido afuera de la célula.

El intercambio de materiales a través de las membranas influye en el tamaño y la forma de la célula

Como aprendiste en el Capítulo 4, la mayoría de las células son demasiado pequeñas como para ser observadas a simple vista; varían de alrededor de 1 a 100 micrómetros (millonésimas de metro) de diámetro. ¿Por qué las células son tan pequeñas? Para adquirir nutrimentos y eliminar desechos, todas las partes de una célula se apoyan en el lento proceso de la difusión, de modo que la célula debe ser suficientemente pequeña como para que ninguna de sus partes esté muy alejada del fluido circundante.

Si supones que una célula es casi esférica, mientras más grande sea su diámetro, más lejos de la membrana plasmática estarán sus contenidos más internos. En una hipotética célula gigante de 20 centímetros de diámetro, las moléculas de oxígeno tardarían más de 200 días en difundirse hasta el centro de la célula, pero la célula habría muerto hace mucho. Además, todos los desechos celulares y nutrimentos deben difundirse a través



▲ **FIGURA 5-13 Relaciones de área superficial y volumen** Si el radio de una esfera aumenta por un factor de 3, entonces el volumen aumenta por un factor de 27, pero el área superficial sólo aumenta por un factor de 9.

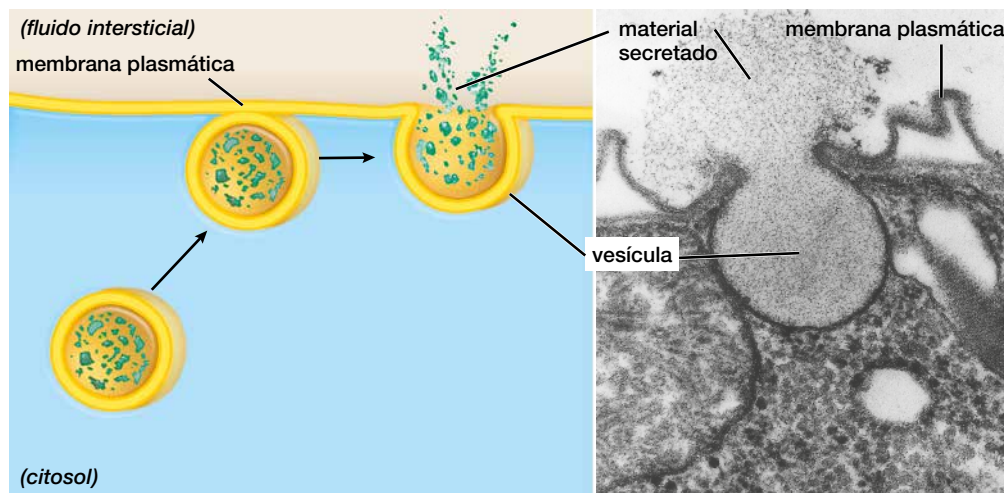
de la membrana plasmática de la célula. Conforme se agrande una hipotética célula esférica, su volumen de citoplasma (donde ocurren todas sus reacciones metabólicas) aumenta más rápido que su área superficial (a través de la cual debe intercambiar nutrimentos y desechos; FIG. 5-13).

Estas restricciones limitan el tamaño de la mayoría de las células. Sin embargo, algunas células, como las nerviosas y musculares, tienen una forma muy alargada que aumenta su área superficial de membrana, y mantiene relativamente alta la razón de área superficial a volumen.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar la difusión simple, la difusión facilitada y la ósmosis?
- describir el transporte activo, la endocitosis y la exocitosis?
- explicar cómo la necesidad de intercambiar materiales a través de las membranas influye en el tamaño y la forma de las células?



▲ **FIGURA 5-12 Exocitosis** La exocitosis es funcionalmente el inverso de la endocitosis. El material encerrado en una vesícula desde el interior de la célula se transporta hacia la superficie de la célula. Luego se fusiona con la membrana plasmática, lo que libera sus contenidos en el fluido circundante.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cómo difiere la exocitosis de la difusión de materiales de una célula?

5.3 ¿CÓMO UNIONES ESPECIALIZADAS PERMITEN A LAS CÉLULAS CONECTARSE Y COMUNICARSE?

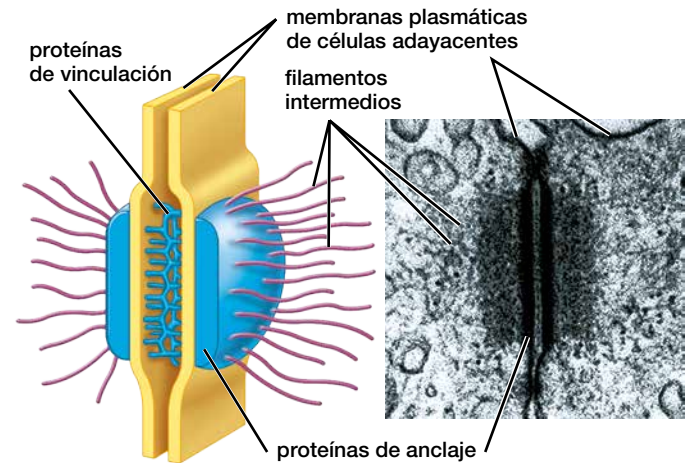
En los organismos multicelulares, algunas estructuras especializadas en las membranas plasmáticas mantienen unidas las células, mientras que otras ofrecen vías a través de las cuales las células se comunican con células vecinas. A continuación estudiarás cuatro tipos principales de conexiones entre células: uniones adhesivas, uniones estrechas, uniones comunicantes (de hendidura) y plasmodesmos. Los primeros tres tipos de uniones sólo se encuentran en las células animales; los plasmodesmos están restringidos a las células vegetales.

Las uniones adhesivas unen células

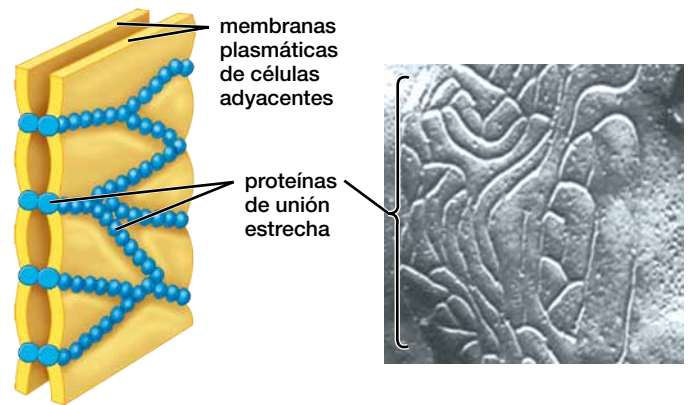
Las **uniones adhesivas** son grupos especializados de proteínas que unen células entre sí dentro de los tejidos. Funcionan al conectar el citoesqueleto a la membrana plasmática interior y extenderse a través de la membrana plasmática hacia proteínas de vinculación extracelular que se unen a la membrana plasmática de células adyacentes. Existen varios tipos de uniones adhesivas; aquí se estudiarán los *desmosomas* (FIG. 5-14a). Los desmosomas unen células en los tejidos que se estiran repetidamente, como las que se encuentran en piel, intestinos y corazón. Estas fuertes uniones adhesivas evitan que las fuerzas sobre los tejidos los separen. En un desmosoma, proteínas de anclaje se encuentran en el lado interior de las membranas de células adyacentes. Las proteínas de anclaje se unen a filamentos intermedios del citoesqueleto que se extienden hacia el citoplasma. Las proteínas de vinculación se unen a las proteínas de anclaje y abarcan el estrecho espacio entre las células adyacentes, lo que las vincula firmemente entre sí.

Uniones estrechas hacen que las uniones de la célula sean a prueba de fugas

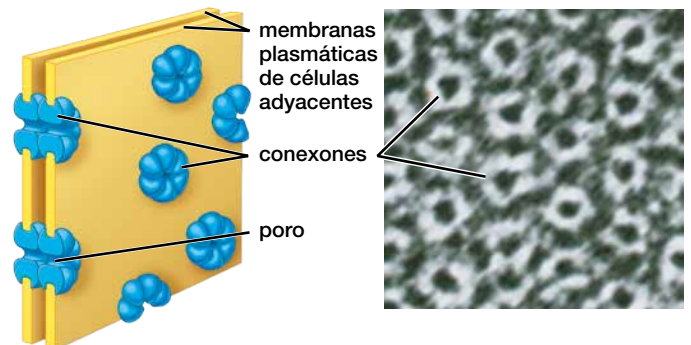
Las **uniones estrechas** se forman con proteínas que abarcan las membranas plasmáticas en sitios correspondientes de células adyacentes (FIG. 5-14b), lo que une a las células casi como si sus membranas adyacentes se hubieran cosido. El entretendido de las proteínas de unión estrecha crea barreras que evitan el paso de casi todas las sustancias entre las células unidas. Por ejemplo, las



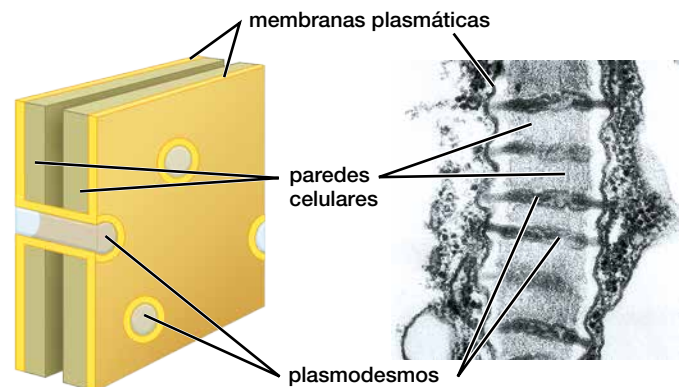
(a) Unión adhesiva (desmosoma)



(b) Uniones estrechas



(c) Uniones comunicantes (de hendidura)



(d) Plasmodesmos

► **FIGURA 5-14 Uniones entre células (a)** en los desmosomas, proteínas de anclaje en membranas plasmáticas adyacentes se enlazan mediante proteínas de vinculación. Filamentos intermedios del citoesqueleto dentro de cada célula refuerzan la conexión. (Derecha) Micrografía electrónica de transmisión de un desmosoma. **(b)** Proteínas de unión estrecha de células adyacentes se fusionan mutuamente y forman un patrón en forma de costura. (Derecha) Micrografía electrónica de barrido de una membrana cuya bicapa separada revela el patrón de las proteínas de unión estrecha. **(c)** Las uniones comunicantes (de hendidura) constan de canales proteínicos que interconectan el citosol de células adyacentes para permitir que pequeñas moléculas e iones pasen a través de ella. (Derecha) Micrografía de fuerza atómica descendente sobre conexones en una de las dos membranas que conectan. **(d)** Plasmodesmos conectan las membranas plasmáticas y el citosol de células vegetales adyacentes y permiten que moléculas grandes se muevan entre ellas. (Derecha) Micrografía electrónica de transmisión que muestra una sección transversal de plasmodesmos que conectan células vegetales adyacentes. MEB en parte (b) tomado de Claude, P y Goodenough, D. 1973. "Fracture Faces of Zonulae Occludentes from 'Tight' and 'Leaky' Epithelia." *Journal of Cell Biology* 58:390-400.

uniones estrechas en la vejiga evitan que los desechos celulares de la orina regresen a la sangre. Las uniones estrechas entre células que recubren el sistema digestivo protegen al resto del cuerpo de los ácidos, enzimas digestivas y bacterias que se encuentran en sus varios compartimentos.

Uniones comunicantes y plasmodesmos permiten la comunicación directa entre células

Las células de muchos tejidos en el cuerpo animal están interconectadas mediante **uniones comunicantes (de hendidura)** (FIG. 5-14c), grupos de canales que varían en número de unas cuantas a miles. Los canales se forman mediante tubos de proteína de seis lados llamados *conexones*, que abarcan la membrana plasmática. Los conexones se alinean de modo que sus poros centrales vinculen el citosol de células adyacentes. El pequeño tamaño del poro permite que pequeñas moléculas solubles en agua (incluidos azúcares, varios iones, aminoácidos y pequeñas moléculas mensajeras como cAMP) pasen entre las células, pero excluyen organelos y moléculas grandes como las proteínas. Las uniones comunicantes coordinan las actividades metabólicas de muchas células. Permiten el paso extremadamente rápido de señales eléctricas entre

ciertos grupos de células nerviosas, y sincronizan la contracción del músculo cardíaco y de músculos lisos, como en el de las paredes del sistema digestivo, vejiga y útero.

Los **plasmodesmos** son canales que vinculan casi todas las células vegetales adyacentes y permiten el movimiento de moléculas grandes entre ellas (FIG. 5-14d). Estas aberturas, que están recubiertas con membrana plasmática y llenas con citosol, hacen mutuamente continuos las membranas y el citosol. Muchas células vegetales tienen miles de plasmodesmos, lo que permite que agua, nutrimentos y hormonas pasen libremente de una célula a otra. Estas conexiones entre células vegetales funcionan de manera un tanto similar a las uniones comunicantes de las células animales, en que coordinan las actividades metabólicas entre grupos de células.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los principales tipos de uniones entre células?
- explicar cómo funcionan estas uniones y ofrecer un ejemplo de dónde se encuentra cada una?

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Venenos despiadados

Los “brebajes” de la víbora de cascabel y de la araña reclusa parda contienen fosfolipasas que destruyen el tejido alrededor de la mordida (FIG. 5-15). Cuando las fosfolipasas atacan las membranas de las células capilares, estos pequeños vasos sanguíneos se rompen y liberan sangre en el tejido que rodea la herida. En casos extremos, el daño capilar puede conducir a sangrado interno. Al atacar las membranas de los eritrocitos, el veneno de la víbora de cascabel puede causar anemia (un número inadecuado de eritrocitos portadores de sangre). Las fosfolipasas de la víbora de cascabel también atacan las membranas celulares musculares; este ataque provocó daño extenso en los músculos

del antebrazo de Justin Schwartz. Él requirió grandes cantidades de antiveneno, que contiene proteínas especializadas que se enlazan y neutralizan las proteínas del veneno de serpiente. Por desgracia, no hay antiveneno disponible contra las mordeduras de reclusa parda, y el tratamiento por lo general consiste en evitar la infección, controlar el dolor y la hinchazón, y esperar, en ocasiones durante meses, a que la herida sane.

Aunque las mordeduras tanto de serpiente como de araña pueden tener serias consecuencias, muy pocas de las arañas y serpientes que se encuentran en América son peligrosas para la gente. La mejor defensa es aprender cuáles animales venenosos



(a) Mordedura de víbora de cascabel



(b) Mordedura de araña reclusa parda

▲ **FIGURA 5-15** Las fosfolipasas en los venenos pueden destruir células (a) La mano de Justin Schwartz 36 horas después de la mordedura de la víbora de cascabel. (b) Mordedura de araña reclusa parda. (Inserto) Araña reclusa parda.

viven en tu área y dónde prefieren ocultarse. Si tus actividades te llevan a dichos lugares, viste ropa protectora... ¡y siempre observa antes de meter la mano! El conocimiento puede ayudar a coexistir con arañas y serpientes, evitar sus mordeduras y mantener intactas las membranas celulares.

PENSAMIENTO CRÍTICO Las fosfolipasas se encuentran en los sistemas digestivos animales así como en el veneno. ¿Cómo difiere el papel de la fosfolipasa en el veneno de serpiente, de su papel en el sistema digestivo de la serpiente?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

5.1 ¿Cómo se relaciona la estructura de la membrana celular con su función?

La membrana celular consta de una bicapa de fosfolípidos en la cual están incrustadas varias proteínas; con frecuencia se le describe como un mosaico fluido. La membrana plasmática aísla el citoplasma del ambiente externo, regula el flujo de materiales hacia y desde la célula, permite la comunicación entre células, permite la unión intra e intercelular, y regula muchas reacciones bioquímicas. Existen cinco tipos principales de proteínas de membrana: (1) enzimas, que promueven reacciones químicas; (2) proteínas de reconocimiento, que etiquetan la célula; (3) proteínas de transporte, que regulan el movimiento de la mayoría de las sustancias solubles en agua a través de la membrana; (4) proteínas receptoras, que enlazan moléculas y disparan cambios dentro de la célula, y (5) proteínas de conexión, que anclan la membrana plasmática al citoesqueleto y la matriz extracelular o enlazan células entre ellas.

5.2 ¿Cómo se mueven las sustancias a través de las membranas?

La difusión es el movimiento de partículas desde regiones de mayor concentración hacia regiones de menor concentración. En la difusión simple, agua, gases disueltos y moléculas solubles en lípido se difunden a través de la bicapa fosfolípida. Durante la difusión facilitada, proteínas portadoras o proteínas de canal permiten que el agua y las moléculas solubles en agua crucen la membrana por sus gradientes de concentración sin gastar energía celular. La ósmosis es la difusión de agua a través de una membrana selectivamente permeable por su gradiente de concentración a través de la bicapa fosfolípida o a través de acuaporinas.

El transporte que requiere energía incluye transporte activo, en el que proteínas portadoras usan energía celular (ATP) para impulsar el movimiento de moléculas a través de la membrana plasmática contra gradientes de concentración. El fluido intersticial, moléculas grandes y partículas de alimento pueden adquirirse mediante endocitosis, que incluye pinocitosis, endocitosis mediada por receptor y fagocitosis. La secreción de sustancias y la excreción de desechos celulares en partículas se logra mediante exocitosis.

Las células intercambian materiales entre el citoplasma y el ambiente externo principalmente mediante el proceso lento de difusión a través de la membrana plasmática. Esto requiere que ninguna parte de la célula esté muy alejada de la membrana plasmática, lo que limita el diámetro de las células.

5.3 ¿Cómo uniones especializadas permiten a las células conectarse y comunicarse?

Las uniones celulares animales incluyen (1) uniones adhesivas, que unen células adyacentes dentro de tejidos y evitan que los tejidos se separen durante movimientos ordinarios; (2) uniones estrechas, que vuelven herméticos los espacios entre células adyacentes; (3) uniones comunicantes (o de hendidura), que conectan el citosol de células animales adyacentes, y (4) plasmodesmos, que conectan células vegetales adyacentes.

Términos clave

acuaporina	82	permeable selectivamente	81
bicapa fosfolípida	77	pinocitosis	86
concentración	80	plasmodesmos	90
difusión	80	presión de turgencia	84
difusión facilitada	82	proteína de canal	82
difusión simple	81	proteína de conexión	79
endocitosis	86	proteína de reconocimiento	79
endocitosis mediada por receptor	87	proteína de transporte	79
enzima	79	proteína portadora	82
exocitosis	88	proteína receptora	79
fagocitosis	87	solutos	80
fluido	77	solvente	80
fluido intersticial	77	transporte activo	85
glicoproteína	78	transporte pasivo	81
gradiente	80	transporte que requiere energía	81
hipertónica	82	unión adhesiva	89
hipotónica	82	unión comunicante (de hendidura)	90
isotónica	82	unión estrecha	89
modelo de mosaico fluido	77	vacuola alimentaria	88
ósmosis	82		

Razonamiento de conceptos Opción múltiple

- Las células animales están rodeadas por fluido _____. Este fluido es _____ al citosol.
 - fosfolípido; isotónico
 - plasma; hipertónico
 - intersticial; isotónico
 - intersticial; hipotónico

2. ¿Cuál de los siguientes *no puede* entrar a una célula mediante difusión simple?
 - a. agua
 - b. azúcar
 - c. estrógeno
 - d. oxígeno
3. Las glicoproteínas son importantes para
 - a. enlace de hormonas.
 - b. reconocimiento celular por parte del sistema inmunitario.
 - c. formación de canales iónicos.
 - d. transporte activo a través de la membrana.
4. La difusión
 - a. siempre es facilitada.
 - b. ocurre mediante transporte activo.
 - c. aumenta cuando la temperatura se incrementa.
 - d. requiere proteínas acuaporina.
5. ¿Cuál de los siguientes *no* es cierto de la endocitosis?
 - a. Es una forma de transporte pasivo.
 - b. Incluye pinocitosis.
 - c. Puede ocurrir en pozos recubiertos.
 - d. La usa *Amoeba* para alimentarse de *Paramecium*.

Llena los espacios

1. Las membranas constan de una bicapa de _____. Las cinco principales categorías de proteína dentro de la bicapa son _____, _____, _____, _____ y _____.
2. Una membrana que es permeable a algunas sustancias mas no a otras se describe como _____. El movimiento de una sustancia a través de una membrana por su gradiente de concentración se llama _____. Cuando se aplica al agua, este proceso se llama _____. Los canales que son específicos para el agua se llaman _____. El proceso que mueve sustancias a través de una membrana contra su gradiente de concentración se llama _____.
3. La difusión facilitada involucra o proteínas _____ o proteínas _____. La difusión directamente a través de la bicapa fosfolípida se llama difusión _____, y las moléculas que toman esta ruta deben ser solubles en _____ o ser muy pequeñas y no tener carga eléctrica neta.
4. Los tres tipos de estructuras de unión celular en las células animales son _____, _____ y _____. Las estructuras que interconectan las células vegetales se llaman _____.
5. Después de cada molécula coloca el término que describa de manera más específica el *proceso* mediante el cual se mueve a través de una membrana plasmática. Dióxido de carbono: _____; alcohol etílico: _____; un ión de sodio: _____; glucosa: _____.
6. El proceso general mediante el cual los fluidos o partículas se transportan fuera de la célula se llama _____. ¿Este proceso requiere energía? _____. Las sustancias a expulsar se transportan dentro de la célula en sacos encerrados en membrana llamados _____.

Preguntas de repaso

1. Describe y diagrama la estructura de una membrana plasmática. ¿Cuáles son los dos tipos principales de moléculas en las membranas celulares, y cuál es la función general de cada una?
2. Bosqueja la configuración que asumirían 10 moléculas fosfolípidas si se colocaran en agua. Explica por qué se ordenan de esta manera.
3. ¿Cuáles son las cinco categorías de proteínas que se encuentran comúnmente en las membranas plasmáticas, y cuál es la función de cada una?
4. Define *difusión* y *ósmosis*. Explica cómo la ósmosis ayuda a las hojas de la planta a permanecer firmes. ¿Cuál es el término para la presión del agua dentro de las células vegetales?
5. Define *hipotónico*, *hipertónico* e *isotónico*. ¿Cuál sería el destino de una célula animal sumergida en cada uno de estos tres tipos de solución?
6. Describe los siguientes tipos de procesos de transporte en las células: difusión simple, difusión facilitada, transporte activo, pinocitosis, endocitosis mediada por receptor, fagocitosis y exocitosis.
7. Menciona la proteína que permite la difusión facilitada del agua. ¿Qué experimento demostró la función de esta proteína?
8. Imagina un recipiente con solución de glucosa, dividido en dos compartimientos (A y B) mediante una membrana que es permeable tanto al agua como a la glucosa. Si se agrega algo de glucosa al compartimiento A, ¿cómo cambiará el contenido del compartimiento B? Explica.
9. Menciona cuatro tipos de uniones intercelulares y describe la función de cada uno. ¿Cuál se encuentra en las plantas y cuál en los animales?

Aplicación de conceptos

1. Diferentes células tienen distintas membranas plasmáticas. La membrana plasmática de un *Paramecium*, por ejemplo, sólo es aproximadamente 1% permeable al agua comparada con la membrana plasmática de un eritrocito humano. Hipotetiza acerca de por qué éste es el caso. ¿Es probable que *Paramecium* tenga acuaporinas en su membrana plasmática? Explica tu respuesta.
2. Predice y bosqueja la configuración que asumirían diez moléculas de fosfolípido si se sumergieran por completo en aceite vegetal. Explica tu predicción.

6

FLUJO DE ENERGÍA EN LA VIDA DE UNA CÉLULA



Los cuerpos de estos corredores en el maratón de Nueva York convierten la energía almacenada en energía de movimiento y calor. Sus fuertes pisadas sacuden el puente Verrazano Narrows.

ESTUDIO DE CASO

Energía desencadenada

IMAGINA EL MARATÓN DE LA CIUDAD DE NUEVA YORK, donde más de 50 mil personas de países de todo el mundo se reúnen para correr poco más de 42 km. Todos participan en una odisea personal y un testimonio de persistencia, resistencia y la capacidad del cuerpo humano para utilizar energía. En promedio, cada corredor gasta aproximadamente 3 mil calorías antes de llegar a la meta. Una vez finalizado, enfrían con agua sus cuerpos sobrecalentados y reabastecen sus reservas de energía con comidas de celebración. Por último, subterráneos, trenes, automóviles, autobuses y aviones, que queman

grandes cantidades de combustibles fósiles y liberan enormes cantidades de calor, transportan a los corredores a casa.

Entrenar para un maratón toma meses, en especial para alguien no acostumbrado a correr largas distancias. Durante el entrenamiento, ocurren muchos cambios fisiológicos importantes que preparan al cuerpo para gastar la tremenda cantidad de energía necesaria para la carrera. Mitocondrias musculares, con sus enzimas que metabolizan glucosa, aumentan en número. Las células de músculos que mueven el cuerpo aumentan su capacidad para almacenar glucógeno, un polímero de la glucosa. Capilares alrededor de los músculos proliferan para suministrar el oxígeno adicional necesario para descomponer la glucosa en las mitocondrias.

¿Exactamente qué es la energía? ¿Los cuerpos usan energía de acuerdo con los mismos principios que gobiernan su uso en los motores de automóviles y aviones? ¿Por qué tu cuerpo genera calor, y por qué cedes más calor cuando te ejercitas que cuando estudias o ves televisión?

DE UN VISTAZO

6.1 ¿Qué es energía?

6.2 ¿Cómo se transforma la energía durante las reacciones químicas?

6.3 ¿Cómo se transporta la energía dentro de las células?

6.4 ¿Cómo las enzimas promueven las reacciones bioquímicas?

6.5 ¿Cómo se regulan las enzimas?

6.1 ¿QUÉ ES ENERGÍA?

Energía es la capacidad para realizar trabajo. El **trabajo**, a su vez, es la transferencia de energía hacia un objeto que hace que éste se mueva. Es obvio que los maratonistas están trabajando; sus pechos jadean, sus brazos bombean y sus piernas dan zancadas, moviendo sus cuerpos implacablemente hacia adelante durante más de 42 kilómetros. Este trabajo muscular es impulsado por la energía disponible en los enlaces de las moléculas. Las moléculas que proporcionan esta energía (incluidas glucosa, glucógeno y grasa) se almacenan en las células de los cuerpos de los corredores. Dentro de cada célula, moléculas especializadas como el ATP aceptan, almacenan brevemente y transfieren energía desde las reacciones que liberan energía hacia las que lo demandan, como la contracción muscular.

Existen dos tipos fundamentales de energía: potencial y cinética, cada una de las cuales toma varias formas. La **energía potencial** es energía almacenada, incluida la energía elástica almacenada en un resorte comprimido o un arco tenso y la energía gravitacional almacenada en el agua detrás de una presa o un carro de la montaña rusa a punto de comenzar su giro de bajada (**FIG. 6-1**). La energía potencial también incluye **energía química**, que es energía almacenada, por ejemplo, en baterías, las moléculas biológicas que impulsan a los corredores de maratón y los combustibles fósiles usados por los vehículos para transportar a los corredores. La **energía cinética** es la energía de movimiento. Incluye energía radiante (como las ondas de luz, rayos X y otras formas de *radiación electromagnética*), calor o energía térmica (el movimiento de moléculas o átomos), energía eléctrica (electricidad; el flujo de partículas cargadas) y cualquier movimiento de objetos más grandes, como los carros en picada de la montaña rusa o los maratonistas que corren. Bajo las condiciones correctas, la energía cinética puede transformarse en energía potencial y viceversa. Por ejemplo, el carro de la montaña rusa convierte la energía cinética de su caída en energía potencial gravitacional mientras viaja hacia lo alto del siguiente rizo. A nivel molecular, durante la fotosíntesis, la energía cinética de la luz es capturada y transformada en la energía potencial de los enlaces químicos (véase el Capítulo 7). Para entender el flujo y cambio de energía, necesitas saber más acerca de sus propiedades.

Las leyes de la termodinámica describen las propiedades básicas de la energía

Las leyes de la termodinámica describen algunas propiedades básicas de la energía. La **primera ley de la termodinámica** afirma que la energía no se crea ni se destruye mediante procesos ordinarios. (Las reacciones nucleares, en las que la materia se convierte en energía, son la excepción.) Esto significa que, dentro

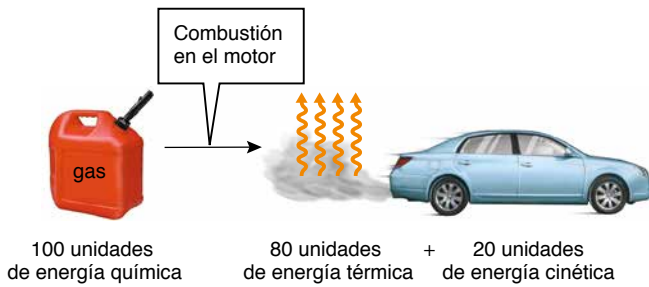


▲ **FIGURA 6-1** Conversión de energía potencial en energía cinética
Los carros de la montaña rusa convierten energía potencial gravitacional en energía cinética conforme caen colina abajo.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Podría diseñarse una montaña rusa que no usara motor alguno para impulsar los carros colina arriba después de que se liberaron desde un punto alto?

de un **sistema aislado** (un espacio donde no puede entrar o salir masa o energía), la cantidad total de energía antes y después de cualquier proceso será invariable. Por esta razón, la primera ley de la termodinámica con frecuencia se conoce como **ley de conservación de la energía**. Un sistema aislado es un concepto teórico, pero para propósitos prácticos puedes visualizar las transformaciones de energía que ocurren en una cámara enorme perfectamente sellada y aislada.

Para ilustrar la ley de conservación de la energía, considera un automóvil impulsado por gasolina. Antes de encender la marcha, la energía en el automóvil es toda energía potencial, almacenada en los enlaces químicos de su combustible. Conforme conduces, sólo alrededor de 20% de esta energía potencial se convierte en energía cinética de movimiento. Pero si la energía no se crea ni se destruye, ¿qué ocurre con el otro 80% de la energía? La quema del combustible también calienta el motor,



▲ **FIGURA 6-2** Todas las conversiones de energía resultan en una pérdida de energía útil

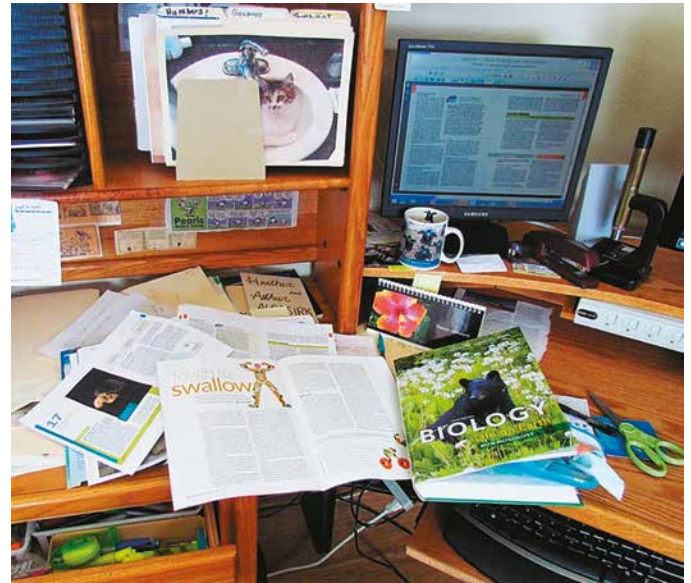
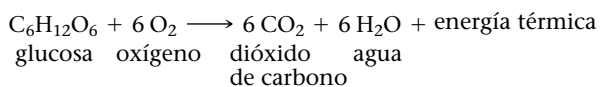
el sistema de escape y el aire alrededor del automóvil, mientras la fricción de los neumáticos calienta el camino. De modo que, como dicta la primera ley, la cantidad total de energía permanece constante, aunque cambia en forma: aproximadamente 20% de ella se convierte en energía cinética y 80%, en calor (**FIG. 6-2**).

La **segunda ley de la termodinámica** afirma que, cuando la energía se convierte de una forma a otra, la cantidad de energía útil disminuye. En otras palabras, todos los procesos ordinarios (no nucleares) hacen que la energía se convierta de una forma más útil a una menos útil, como el calor en el ejemplo de la combustión, que aumentó el movimiento aleatorio de las moléculas en el automóvil, el aire y el camino. Una forma de reducir la pérdida de energía química como calor mientras conduces, se discute en el “Guardián de la Tierra: Pisa el freno y recarga tu batería”.

Ahora considera el cuerpo humano. Ya sea que corras o leas, tu cuerpo “quema” alimento para liberar la energía química almacenada en sus moléculas. Tu calor corporal resulta del calor cedido, que se radia hacia tu entorno. Este calor no está disponible para impulsar la contracción muscular o para ayudar a las células cerebrales a interpretar las palabras escritas. Por ende, la segunda ley dice que ningún proceso de conversión de energía, incluidos los que ocurren en el cuerpo, es 100% eficiente; parte de la energía se pierde al ambiente, casi siempre en forma de calor, que no puede usarse para impulsar la actividad muscular o cerebral.

La segunda ley de la termodinámica también dice algo acerca de la organización de la materia. La energía útil tiende a almacenarse en materia altamente ordenada, como en los enlaces de las moléculas complejas. Como resultado, siempre que se use energía dentro de un sistema aislado, existirá una pérdida global de organización conforme las moléculas complejas se separen en unas más simples. La pérdida de organización también ocurre conforme realizas actividades de la vida diaria: los platos sucios se acumulan, la ropa se revuelve, la cama queda sin tender, y libros y papeles se apilan (**FIG. 6-3**). Esta aleatoriedad y desorden sólo pueden revertirse al agregar energía al sistema mediante esfuerzos de limpieza y organización que requieren energía. Un poco más tarde verás de dónde proviene esta energía.

Esta tendencia hacia la pérdida de complejidad, orden y energía útil se llama **entropía**. A nivel molecular se ve el mismo principio en operación. Observa lo que ocurre cuando quemas azúcar glucosa.



▲ **FIGURA 6-3** Entropía en operación

Aunque descubrirás el mismo número y tipos de átomos en ambos lados de la ecuación, si cuentas las moléculas, verás que hay un aumento global en moléculas simples de producto (dióxido de carbono y agua) conforme la molécula individual de azúcar se descompone y combina con oxígeno. La energía térmica que se libera hace que las moléculas producto se mueven aleatoria y rápidamente. Para contrarrestar la entropía (por ejemplo, para sintetizar glucosa a partir de dióxido de carbono y agua) debe administrarse energía al sistema desde una fuente externa, a final de cuentas: el Sol. Cuando la eminente científica de Yale, G. Evelyn Hutchinson, afirmó que “el desorden se extiende a lo largo del universo, y la vida sólo combate contra él”, hizo una elocuente referencia a la entropía y a la segunda ley de la termodinámica.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Energía desencadenada

En forma muy parecida al motor de un automóvil, los músculos de los maratonistas sólo son aproximadamente 20% eficientes para convertir la energía química en movimiento; gran parte del otro 80% se pierde como calor. La sudoración ayuda a evitar el sobrecalentamiento porque el agua en el sudor absorbe grandes cantidades de calor conforme se evapora. Pero incluso mientras estás sentado frente a la computadora y realizas otras actividades donde no sudas, quemas energía, sólo para permanecer vivo. ¿De dónde proviene esta energía?

Las cosas vivientes usan energía solar para mantener la vida

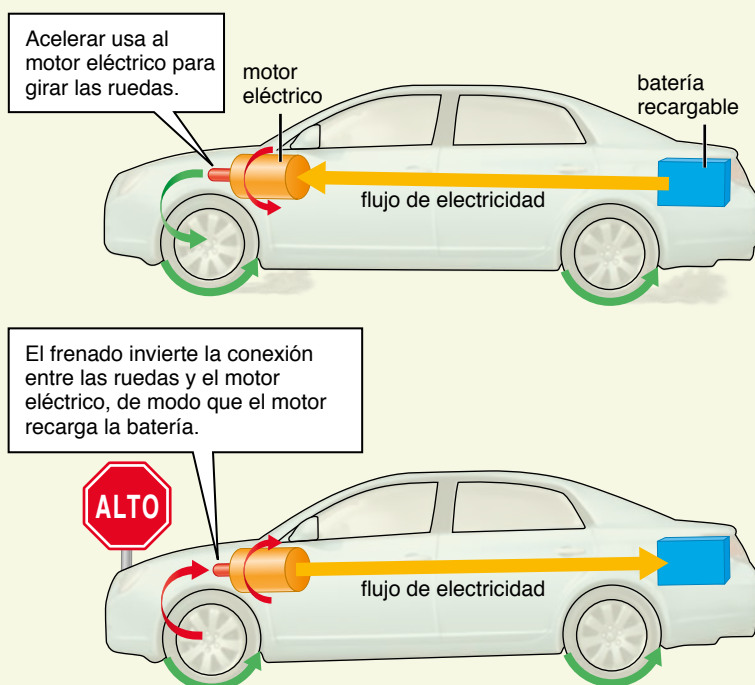
Si piensas acerca de la segunda ley de la termodinámica, podrás preguntarte cómo puede existir la vida en absoluto. Si las reacciones químicas, incluidas las que se realizan dentro de las células



Pisa el freno y recarga tu batería

Conforme los niveles de dióxido de carbono en la atmósfera siguen a la alza, y alimentan el cambio climático global, cada vez es más urgente reducir el impacto al mejorar la economía de combustible del automóvil.

En un automóvil típico impulsado sólo por un motor de combustión interna, siempre que pisas el freno se fuerzan las zapatas contra los discos de freno. La fricción resultante que detiene el automóvil convierte la energía cinética del movimiento hacia adelante casi por completo en calor de desecho. Por fortuna, ingenieros han diseñado una forma de capturar y usar algo de esta energía desperdiciada. Llamada frenado regenerativo, esta tecnología se usa en los automóviles híbridos o eléctricos, que parcial o completamente son impulsados por motores eléctricos alimentados por baterías. Mientras conduces, energía química almacenada en una gran batería se convierte en energía cinética en el motor eléctrico del automóvil, que impulsa las ruedas. Pisar el freno activa un interruptor que invierte este proceso, y fuerza que el giro de las ruedas impulse al motor eléctrico en dirección opuesta. Esta inversión convierte al motor eléctrico en un generador de electricidad (FIG. E6-1) y la resistencia a invertir el motor eléctrico ayuda a frenar el automóvil. Esta energía eléctrica, derivada de la energía cinética del movimiento hacia adelante del automóvil, se transmite de vuelta a la batería, donde se almacena como energía química. Esta energía puede usarse para impulsar el automóvil hacia adelante al arrancar de nuevo. Desde luego, la segunda ley de la termodinámica dice que cada una de estas conversiones de energía generará algo de calor, pero el frenado regenerativo desperdicia de 30 a 50% menos energía que la fricción de frenado convencional. El frenado regenerativo permite a los automóviles viajar mucho más lejos con menos energía.



▲ FIGURA E6-1 Frenado regenerativo

CONSIDERA LO SIGUIENTE ¿Qué otros cambios ayudarían a reducir el uso de combustibles fósiles en la transportación?

vivientes, hacen que la cantidad de energía útil disminuya, y si la materia tiende a aumentar la aleatoriedad y el desorden, ¿cómo los organismos pueden mantener la sorprendente complejidad organizada de la vida? ¿Dónde se origina la energía útil y a dónde va todo el calor de desperdicio? La respuesta es que las células, los cuerpos de los organismos y la Tierra en sí misma no son sistemas aislados; reciben energía solar útil liberada por reacciones nucleares en el Sol, a casi 150 millones de kilómetros de distancia. Conforme generan luz y otras formas de energía electromagnética, estas reacciones nucleares liberan una cantidad casi inimaginable de calor; la temperatura del centro del Sol se estima en 16 millones de grados centígrados.

Las cosas vivientes “batallan contra el desorden” usando un continuo influjo de luz solar para sintetizar moléculas complejas y mantener sus cuerpos intrincados. Toda la energía solar entra a la biosfera a través de organismos fotosintéticos como plantas y algas. La ecuación química de la fotosíntesis es:



Observa que la fotosíntesis invierte la reacción que descompone la glucosa; la energía de la luz solar se captura y almacena en los enlaces químicos de la glucosa. Por tanto, los sistemas enormemente ordenados (y por tanto baja entropía) que caracterizan la vida no violan la segunda ley de la termodinámica. Dichos sistemas se producen y mantienen a través de un continuo

influjo de energía útil proveniente del Sol. De modo que, cuando organizas tu escritorio o tiendes la cama, tus músculos (indirectamente) usan la energía solar que originalmente quedó atrapada por fotosíntesis.

¿Qué ocurre con la energía solar que no queda atrapada en las cosas vivientes? La mayor parte de ella se convierte en calor. Parte del calor permanece en la atmósfera y mantiene la Tierra dentro de un rango de temperatura que sostiene la vida. Pero los seres humanos también cambian la composición de la atmósfera. Desde el siglo XIX, los seres humanos han aumentado los niveles de CO_2 atmosférico casi en 30% por la quema de combustibles fósiles para usar su energía química almacenada. Puesto que el CO_2 atrapa calor en la atmósfera en forma un tanto parecida al vidrio de un invernadero o las ventanas cerradas de un automóvil bajo el Sol, los seres humanos están cambiando el clima de la Tierra.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- definir energía y trabajo?
- definir energía potencial y energía cinética y ofrecer tres ejemplos de cada una?
- enunciar y explicar la primera y segunda leyes de la termodinámica?

6.2 ¿CÓMO SE TRANSFORMA LA ENERGÍA DURANTE LAS REACCIONES QUÍMICAS?

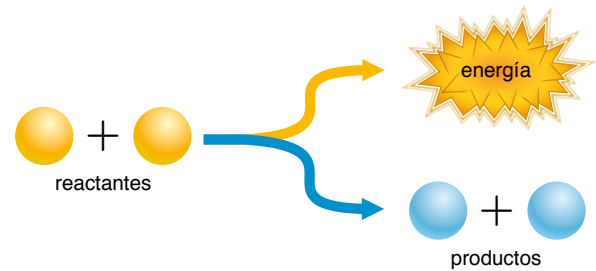
Una **reacción química** es un proceso que rompe y forma enlaces químicos. Las reacciones químicas convierten una combinación de moléculas, los **reactantes**, en diferentes moléculas, los **productos**, que contienen el mismo número y tipo de átomos. Dado que todas las reacciones químicas transfieren energía, todas liberan algo de calor. Una reacción es **exergónica** si hay una liberación global de calor, esto es, si los productos contienen menos energía que los reactantes originales, como en el azúcar quemada (FIG. 6-4a). Una reacción es **endergónica** si requiere una entrada neta de energía, esto es, si los productos contienen más energía que los reactantes. Las reacciones endergónicas requieren un in-flujo global de energía desde una fuente exterior (FIG. 6-4b).

Las reacciones exergónicas liberan energía

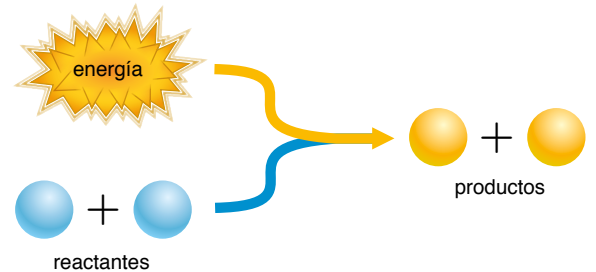
El azúcar puede encenderse mediante calor, como podrá decirte cualquier cocinero. Mientras se quema, el azúcar experimenta la misma reacción global que tiene en tu cuerpo y en la mayoría de las otras formas de vida. Los organismos combinan azúcar con oxígeno, lo que produce dióxido de carbono y agua, al tiempo que generan energía química almacenada (ATP) y liberan calor. La energía total en las moléculas reactantes (glucosa y oxígeno) es mucho más alta que en las moléculas producto (dióxido de carbono y agua), así que quemar azúcar es una reacción exergónica. Puede ser útil pensar en las reacciones exergónicas como correr “colina abajo”, desde un estado energético superior hacia un estado energético inferior, como una roca que rueda por una ladera hasta llegar al reposo al pie de la montaña.

Las reacciones endergónicas requieren una entrada neta de energía

Muchas reacciones en las cosas vivientes son endergónicas, requieren una entrada neta de energía y producen productos que contienen más energía que los reactantes. La síntesis de moléculas biológicas grandes es endergónica. Por ejemplo, las proteínas en una célula muscular contienen más energía que los aminoácidos individuales que se ligaron para sintetizarlas. ¿Cómo los organismos impulsan las reacciones endergónicas? Usan moléculas de alta energía sintetizadas usando energía solar que se capturó durante la



(a) Una reacción exergónica



(b) Una reacción endergónica

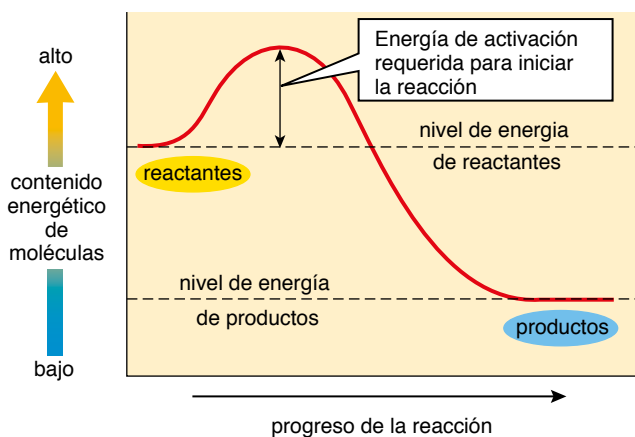
▲ **FIGURA 6-4 Reacciones exergónicas y endergónicas** (a) En una reacción exergónica, los productos contienen menos energía que los reactantes. (b) En una reacción endergónica, los productos contienen más energía que los reactantes.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿La descomposición de glucosa es endergónica o exergónica? ¿Y la fotosíntesis?

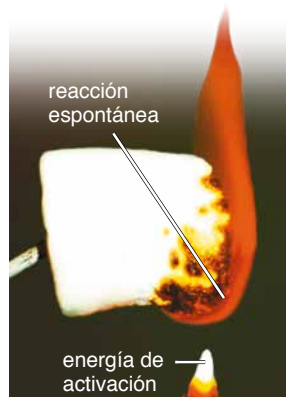
fotosíntesis. Puedes pensar en las reacciones endergónicas como reacciones “colina arriba” porque requieren una entrada neta de energía, tal como empujar una roca colina arriba requiere esfuerzo.

Todas las reacciones químicas requieren energía de activación para comenzar

Todas las reacciones químicas requieren **energía de activación** para iniciar (FIG. 6-5a). Piensa en una roca asentada en lo alto de una colina; permanecerá ahí indefinidamente a menos que un empujón la haga rodar colina abajo. Como la roca rodante, muchas reacciones químicas continúan espontáneamente si se les suministra suficiente energía de activación para iniciarlas. Esto se ve en la madera que arde en una fogata o en un malvavisco encendido por las flamas del fuego (FIG. 6-5b). Después de que el azúcar en el malvavisco se enciende conforme reacciona con el oxígeno del aire, la reacción libera suficiente calor para sostenerse a sí misma, y el malvavisco arde de manera espontánea.



(a) Una reacción exergónica



(b) Una flama enciende el azúcar en un malvavisco

◀ **FIGURA 6-5 Energía de activación en una reacción exergónica** (a) Después de que se supere la colina de activación, habrá una liberación neta de energía. (b) El calor liberado por la quema del azúcar permitirá que la reacción continúe espontáneamente.

¿Por qué las reacciones químicas requieren energía de activación? Capas de electrones con carga negativa rodean a todos los átomos (véase el Capítulo 2). Estas cargas negativas se repelen mutuamente y tienden a mantener separados a los átomos. Se requiere energía de activación para superar esta repulsión y forzar a los átomos a acercarse lo suficiente como para reaccionar y formar nuevos enlaces químicos.

La energía de activación puede proporcionarse mediante la energía cinética de las moléculas en movimiento. Átomos y moléculas están en constante movimiento. Si se mueven con suficiente rapidez, las colisiones entre moléculas reactivas fuerzan a sus capas electrónicas a mezclarse y reaccionar. Puesto que las moléculas se mueven más rápido conforme la temperatura aumenta, la mayoría de las reacciones químicas ocurren más fácilmente a temperaturas altas; es por esto por lo que el calor de una flama puede encender un malvavisco.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir cómo se captura la energía y se libera mediante reacciones químicas?
- explicar las reacciones endergónicas y exergónicas y ofrecer ejemplos de cada una?
- explicar la energía de activación?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Energía desencadenada

Los maratonistas dependen del glucógeno almacenado en sus músculos e hígado para mucha de la energía que impulsa su carrera. El glucógeno consta de largas cadenas ramificadas de moléculas de glucosa. Cuando se necesita energía, se utilizan moléculas de glucosa de la cadena y se descomponen en dióxido de carbono y agua. Esta reacción exergónica genera la energía química en ATP que impulsará la contracción muscular. El dióxido de carbono se exhala conforme los corredores respiran rápidamente para suministrar a sus músculos oxígeno adecuado. El agua generada por la descomposición de la glucosa (y mucha más que los corredores beben durante la carrera) se pierde como sudor de enfriamiento.

Las moléculas de glucosa en los músculos y otras células no necesitan encenderse y literalmente no arden conforme se descomponen, así que: ¿cómo las células proporcionan energía de activación y controlan la liberación de energía química que les permita realizar trabajo?

6.3 ¿CÓMO SE TRANSPORTA LA ENERGÍA DENTRO DE LAS CÉLULAS?

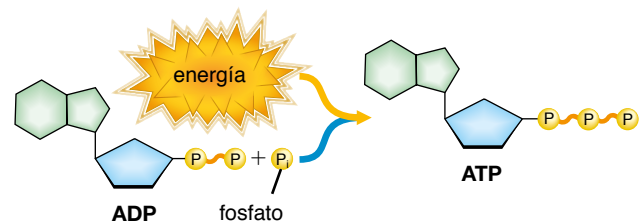
La mayoría de los organismos son impulsados por energía química suministrada por la descomposición exergónica de la glucosa. Pero la energía química almacenada en la glucosa primero debe transferirse a moléculas portadoras de energía, como el ATP. Las **moléculas portadoras de energía** son moléculas de alta energía que se sintetizan en el sitio de una reacción exergónica, donde capturan y de manera temporal almacenan parte de la energía química liberada. Así como las baterías recargables de las linternas puede almacenar energía eléctrica que más tarde se

libera como luz, las moléculas portadoras de energía se cargan mediante reacciones exergónicas y luego liberan su energía para impulsar reacciones endergónicas. Entonces pueden recargarse, como se describe más adelante. Las moléculas portadoras de energía capturan y transfieren energía sólo dentro de las células; no pueden transportar energía a través de las membranas celulares, ni se utilizan para almacenamiento de energía a largo plazo.

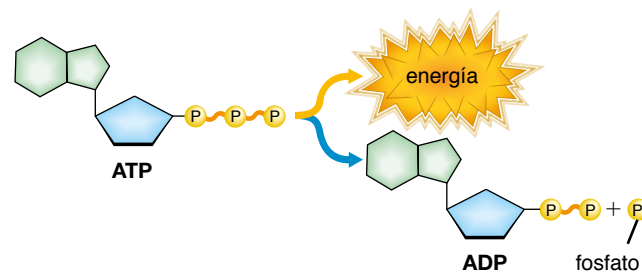
ATP y portadores de electrones transportan energía dentro de las células

Muchas reacciones exergónicas en las células, como la descomposición de azúcares y grasas, producen ATP, la molécula portadora de energía más común en el cuerpo. El ATP (adenosín trifosfato) es un nucleótido compuesto de la base nitrogenada adenina, el azúcar ribosa y tres grupos fosfato. Puesto que el ATP proporciona energía para impulsar gran variedad de reacciones endergónicas, en ocasiones se le llama la “divisa energética” de las células. Se produce cuando la energía de las reacciones exergónicas se usa para combinar las moléculas de menor energía del fosfato inorgánico (HPO_4^{2-} , también designado P_i) con ADP (adenosín difosfato) (**FIG. 6-6a**). Dado que requiere una entrada neta de energía, la síntesis de ATP es endergónica.

El ATP se difunde a lo largo de la célula y lleva energía a sitios donde ocurren las reacciones endergónicas. Ahí, su energía se libera conforme se descompone, y regenera ADP y P_i (**FIG. 6-6b**). El ciclo de vida de una molécula de ADP en una célula es muy corto; cada molécula se recicla aproximadamente 1 400 veces cada día. Un corredor de maratón puede usar 0.45 kg de moléculas de ATP cada minuto, de modo que si el ATP no se reciclara casi de manera instantánea no habría maratonistas. En contraste con el ATP, moléculas mucho más estables, como el



(a) Síntesis de ATP: se almacena energía en el ATP



(b) Descomposición de ATP: se libera energía

▲ **FIGURA 6-6** La interconversión de ADP y ATP (a) Energía es capturada cuando un grupo fosfato (P_i) se agrega al adenosín difosfato (ADP) para elaborar adenosín trifosfato (ATP). (b) La energía para impulsar el trabajo celular se libera cuando el ATP se descompone en ADP y P_i .

almidón en las plantas y el glucógeno y las grasas en los animales, pueden almacenar energía durante horas, días o, en el caso de la grasa, años.

El ATP no es la única molécula portadora de energía dentro de las células. En algunas reacciones exergónicas, incluidas tanto la descomposición de la glucosa como la etapa de captura de luz de la fotosíntesis, algo de energía se transfiere a los electrones. Estos electrones energéticos, junto con iones de hidrógeno (H^+ ; presente en el citosol de las células), se capturan mediante moléculas llamadas **portadores de electrones**. Los portadores cargados de electrones donan sus electrones de alta energía a otras moléculas, que con frecuencia se involucran en rutas que generan ATP. Los portadores de electrones comunes incluyen NADH (nicotinamida-adenina-dinucleótido) y su pariente, $FADH_2$ (flavina adenina dinucleótido). En los Capítulos 7 y 8 aprenderás más acerca de los portadores de electrones.

Reacciones acopladas vinculan las reacciones exergónicas con las endergónicas

En una **reacción acoplada**, una reacción exergónica proporciona la energía necesaria para impulsar una reacción endergónica (**FIG. 6-7**), usando ATP o portadores de electrones como intermediarios. Durante la fotosíntesis, por ejemplo, las plantas usan luz solar (a partir de las reacciones exergónicas en el núcleo del Sol) para impulsar la síntesis endergónica de moléculas de glucosa de alta energía de los reactantes de menor energía. Casi todos los organismos usan la energía liberada por las reacciones exergónicas (como la descomposición de glucosa) para impulsar las reacciones endergónicas (como la síntesis de proteínas a partir de aminoácidos). Puesto que parte de la energía se pierde cada vez que se transforma, en las reacciones acopladas la energía liberada por las reacciones exergónicas siempre supera la energía necesaria para impulsar las reacciones endergónicas. Por ende, la reacción acoplada es, sobre todo, exergónica.

Las porciones exergónica y endergónica de las reacciones acopladas con frecuencia ocurren en diferentes lugares dentro de una célula, de modo que la energía se transfiere mediante moléculas portadoras de energía como ATP. En su papel como

intermediario en las reacciones acopladas, el ATP se sintetiza constantemente para capturar la energía liberada durante las reacciones exergónicas y entonces se descompone para impulsar reacciones endergónicas.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

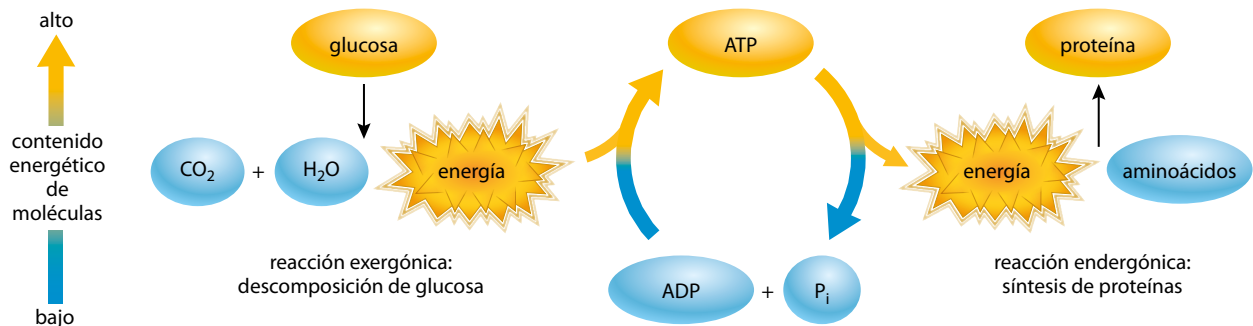
- mencionar y describir dos importantes moléculas portadoras de energía en las células?
- explicar las reacciones acopladas?

6.4 ¿CÓMO LAS ENZIMAS PROMUEVEN LAS REACCIONES BIOQUÍMICAS?

Enciende azúcar y se convertirá en flamas mientras se combina rápidamente con oxígeno y libera dióxido de carbono y agua. La misma reacción global ocurre en las células, aunque no con explosiones descontroladas de calor. Para capturar energía en el ATP, las células canalizan la liberación de energía producida por la descomposición del azúcar en pasos controlados. Estos pasos son importantes porque una sola molécula de azúcar contiene suficiente energía para producir docenas de moléculas de ATP.

Los catalizadores reducen la energía requerida para iniciar una reacción

En general, cuán probable es que ocurra una reacción está determinado por su energía de activación, esto es, por cuánta energía se requiera para superar la barrera creada por las fuerzas repulsivas entre los átomos (véase la Fig. 6-5a). Algunas reacciones, como el azúcar disuelta en agua, tienen energías de activación bajas y ocurren rápidamente a temperatura del cuerpo humano (aproximadamente $37^\circ C$). En contraste, podrías almacenar azúcar a temperatura corporal en presencia de oxígeno durante décadas y permanecería virtualmente invariable. ¿Por qué? Aunque la reacción del azúcar con el oxígeno para producir dióxido de carbono y agua es exergónica, esta reacción tiene una energía de



▲ **FIGURA 6-7 Reacciones acopladas dentro de las células** Las reacciones exergónicas, como la descomposición de glucosa, impulsan la reacción endergónica que sintetiza el ATP a partir de ADP y P_i . La molécula de ATP lleva su energía química a una parte de la célula donde se necesita energía para impulsar una reacción endergónica, como la síntesis de proteínas.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué la reacción acoplada global es exergónica?

activación alta. El calor de una flama puede superar esta barrera en energía de activación al aumentar la tasa de movimiento de las moléculas de azúcar y las moléculas de oxígeno cercanas, y las hace chocar con suficiente fuerza para reaccionar; el azúcar se quema conforme libera energía. Pero, obviamente, la ignición no comienza las reacciones biológicas en el cuerpo. En vez de ello, la vida toma un enfoque diferente, y reduce la energía de activación con catalizadores.

Los **catalizadores** aceleran la tasa de una reacción al reducir su energía de activación (**FIG. 6-8**); en el proceso, los catalizadores en sí ni se agotan ni se alteran permanentemente. Considera los convertidores catalíticos en los sistemas de escape de los automóviles. La combustión incompleta de la gasolina genera gas monóxido de carbono venenoso, que podría llegar a niveles peligrosos en el tráfico pesado. Los convertidores catalíticos consisten en un catalizador metálico que proporciona una superficie sobre la cual el monóxido de carbono se combina rápidamente con oxígeno atmosférico para producir dióxido de carbono.

Las enzimas son catalizadores biológicos

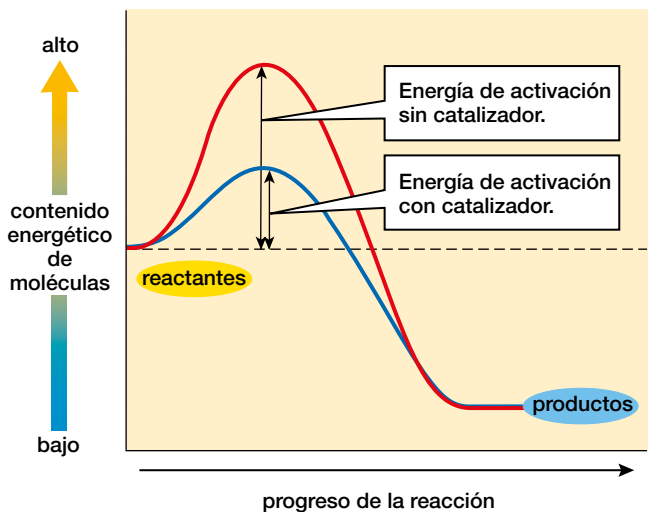
Los catalizadores inorgánicos aceleran algunas reacciones químicas diferentes. Pero en las células, acelerar de manera indiscriminada docenas de reacciones casi con seguridad sería mortal. En vez de ello, las células emplean catalizadores biológicos muy específicos llamados **enzimas**, casi todas las cuales son proteínas. La mayoría de las enzimas catalizan uno o algunos tipos de reacciones químicas que involucran moléculas específicas, lo que deja sin cambios moléculas muy similares.

Las reacciones exergónicas y endergónicas son catalizadas por enzimas. La síntesis de ATP a partir de ADP y P_i , por ejemplo, se cataliza mediante la enzima ATP sintasa. Cuando se requiere energía para impulsar una reacción endergónica, el ATP se descompone mediante una ATPasa. Conforme leas acerca de las enzimas ten presente que sus nombres no son consistentes. En algunos casos se agrega el sufijo “asa” a lo que hace la enzima (ATP sintasa), en otros casos se agrega a la molécula sobre la cual actúa la enzima (por ejemplo, ATPasa), mientras que algunas enzimas tienen sus nombres propios únicos (por ejemplo, pepsina).

La estructura de las enzimas les permite catalizar reacciones específicas

La función de una enzima, como la de cualquier proteína, está determinada por su estructura (véase el Capítulo 3). La forma distintiva de cada enzima está determinada por su secuencia de aminoácidos y la forma precisa en la que la cadena de aminoácidos gira y se pliega. La estructura tridimensional de las enzimas les permite orientar, distorsionar y reconfigurar otras moléculas, lo que hace reaccionar a dichas moléculas, mientras la enzima surge invariable.

Cada enzima tiene un bolsillo, llamado **sitio activo**, donde pueden entrar las moléculas reactantes, llamadas **sustratos**. La forma del sitio activo, así como las cargas sobre los aminoácidos que lo forman, determinan cuáles moléculas pueden entrar. Por ejemplo, considera la enzima amilasa. La amilasa descompone las moléculas de almidón mediante hidrólisis, pero deja las moléculas de celulosa intactas, aun cuando tanto almidón como celulosa contengan cadenas de moléculas de glucosa. ¿Por qué? Porque el patrón de enlace entre las moléculas de glucosa en el almidón



▲ **FIGURA 6-8** Los catalizadores reducen la energía de activación

A una temperatura dada, es mucho más probable que una reacción proceda en presencia de un catalizador.

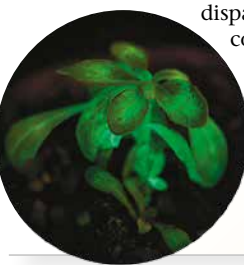
PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Una enzima catalizadora puede hacer que una reacción endergónica ocurra de forma espontánea a temperatura corporal?

¿TE HAS PREGUNTADO...

someterse a bioingeniería para también brillar en la oscuridad? El brillo natural de las luciérnagas proviene de células especializadas en sus abdómenes que son bioluminiscentes, lo cual significa que producen luz a partir de reacciones biológicas. Estas células son ricas tanto en ATP como en el químico fluorescente luciferina (del latín *lucifer*, que lleva luz). La luciferina y el ATP funcionan como sustratos para la enzima luciferasa. En presencia de oxígeno, la luciferasa cataliza una reacción que modifica la luciferina, usando la energía del ATP para empujar los electrones brevemente hacia una capa electrónica de mayor energía. Conforme caen de vuelta hacia su capa original, los electrones emiten su exceso de energía como luz.

Es posible que hayas visto el brillo casi mágico de las luciérnagas, ¿pero sabías que las plantas pueden

si las plantas pueden brillar en la oscuridad?



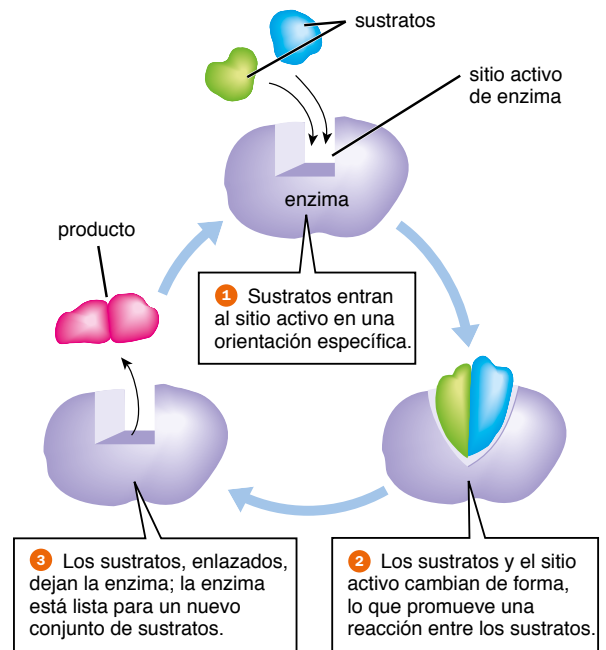
Las plantas no brillan de manera natural, pero el equipo Glowing Plant ha sometido a bioingeniería la bioluminiscencia en las brillantes plantas *Arabidopsis*. Primero, el equipo adquirió luciferina comercial y sintetizó ADN de luciferasa a partir de su secuencia genética computarizada. Luego implantaron estos genes en una forma especial de ADN bacteriano que se incorpora a sí mismo en las células vegetales. Usaron un “cañón genético” para disparar partículas microscópicas recubiertas con el ADN bacteriano modificado hacia masas de células madre vegetales, que se desarrollaron en plantas. Al elegir las plantas con mayor brillo, el equipo cosechó sus semillas para cultivar nuevas generaciones, cuyas semillas ahora se venden en línea a compradores que desean abrigar sus moradas.

permite que la cadena de glucosa encaje en el sitio activo de la amilasa, pero el patrón de enlace en la celulosa no lo permite. En el estómago, la enzima pepsina descompone proteínas y las ataca en ciertos sitios a lo largo de sus cadenas de aminoácidos. Otras enzimas que digieren proteínas (tripsina, por ejemplo) romperán los enlaces sólo entre aminoácidos específicos. Por tanto, los sistemas digestivos deben fabricar varias enzimas diferentes que funcionan en conjunto para romper por completo las proteínas de los alimentos en sus aminoácidos individuales.

¿Cómo una enzima cataliza una reacción? Puedes seguir los eventos en la **FIGURA 6-9**, que ilustra dos moléculas de sustrato que se combinan en un solo producto. La forma y carga del sitio activo permiten al sustrato entrar a la enzima sólo en orientaciones específicas **1**. Cuando los sustratos adecuados entran al sitio activo, tanto los sustratos como el sitio activo cambian de forma ligeramente conforme débiles enlaces químicos se forman entre aminoácidos específicos en el sitio activo y partes específicas del sustrato **2**. Este cambio de forma distorsiona los enlaces originales dentro del sustrato, lo que hace más fácil de romper estos enlaces. La combinación de selectividad de sustrato, orientación de sustrato, enlaces temporales y la distorsión de enlaces existentes promueve la reacción química específica catalizada por una enzima particular. Esto es cierto ya sea que la enzima haga que dos moléculas reaccionen entre sí o que una sola molécula se divida en productos más pequeños. Cuando la reacción es incompleta, el producto ya no encaja adecuadamente en el sitio activo y se difunde **3**. La enzima regresa a su configuración original y entonces está lista para aceptar otro conjunto de los mismos sustratos. Cuando las moléculas de sustrato son abundantes, algunas enzimas de acción rápida pueden catalizar decenas de miles de reacciones por segundo, mientras que otras actúan mucho más lentamente.

Las enzimas, como todos los catalizadores, reducen la energía de activación

La descomposición o síntesis de una molécula dentro de una célula por lo general ocurre en muchos pasos pequeños y discretos, cada uno catalizado por una enzima diferente. Cada una de estas enzimas reduce la energía de activación para su reacción particular, lo que permite que la reacción ocurra con facilidad a temperatura corporal. Imagina cuán fácil es subir por un tramo de escaleras, comparado con escalar un risco de la misma altura. En forma similar, una serie de “peldaños” de la reacción, cada uno requiriendo una pequeña cantidad de energía de activación y cada uno catalizado por una enzima que reduce la energía de activación, permite que la reacción global supere su alta barrera de energía de activación y proceda a temperatura corporal.



▲ **FIGURA 6-9 El ciclo de interacciones enzima-sustrato** Este diagrama muestra dos moléculas sustrato reactantes que se combinan para formar un solo producto. Las enzimas también pueden catalizar la descomposición de un solo sustrato en dos moléculas producto.

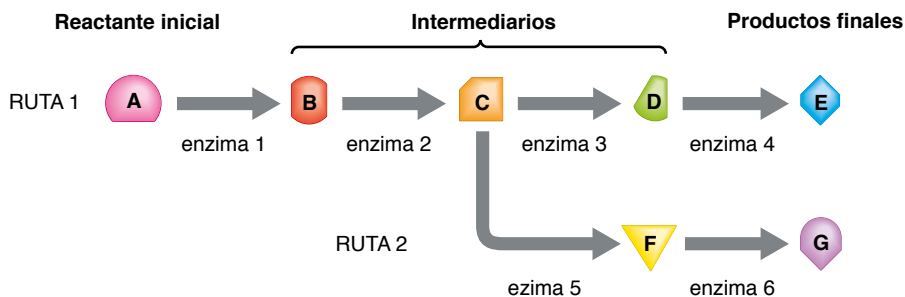
COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo los catalizadores reducen la energía de activación?
- explicar cómo las enzimas funcionan como catalizadores biológicos?

6.5 ¿CÓMO SE REGULAN LAS ENZIMAS?

El **metabolismo** de una célula es la suma de todas sus reacciones químicas. Muchas de estas reacciones, como las que sirven para descomponer glucosa en dióxido de carbono y agua, se ligan en secuencias llamadas **rutas metabólicas** (**FIG. 6-10**). En una ruta metabólica, una molécula reactante inicial se convierte, con ayuda de una enzima, en una molécula intermediaria ligeramente diferente, que es modificada todavía por otra enzima para formar un segundo intermediario, etc., hasta que se produce un producto final. La fotosíntesis (véase el Capítulo 7), por ejemplo, es una ruta metabólica, como lo es la descomposición de glucosa



◀ **FIGURA 6-10 Rutas metabólicas simplificadas** La molécula reactante inicial (A) experimenta una serie de reacciones, cada una catalizada por una enzima específica. El producto de cada reacción sirve como el reactante para la siguiente reacción en la ruta. Las rutas metabólicas por lo general están interconectadas, de modo que el producto de un paso en una ruta (C en la ruta 1) con frecuencia sirve como un sustrato para una enzima en una ruta diferente (enzima 5 en la ruta 2).

(Capítulo 8). Con frecuencia, diferentes rutas metabólicas usan algunas de las mismas moléculas; como resultado, las miles de rutas metabólicas dentro de una célula están directa o indirectamente interconectadas.

Las células regulan las vías metabólicas al controlar la síntesis y la actividad de las enzimas

En un tubo de ensayo bajo condiciones ideales constantes, la tasa de una reacción particular dependerá de cuántas moléculas de sustrato se difundan en los sitios activos de las moléculas de enzima en un periodo dado. Esto, a su vez, estará determinado por las concentraciones de la enzima y las moléculas de sustrato. Por lo general, aumentar las concentraciones o de la enzima o del sustrato (o ambos) aumentará la tasa de reacción, porque ello aumentará las posibilidades de que dos tipos de moléculas se encuentren. Pero las células vivientes deben controlar con precisión la tasa de reacciones en sus rutas metabólicas, lo que requiere un sistema mucho más complejo que el de un tubo de ensayo. Las células deben mantener las cantidades de productos finales dentro de límites estrechos, aun cuando las cantidades de reactantes (sustratos de enzima) fluctúen considerablemente. Por ejemplo, cuando las moléculas de glucosa inundan el torrente sanguíneo después de una comida, no sería deseable metabolizarlas todas al mismo tiempo, lo que produciría mucho más ATP del que las células necesitan. En vez de ello, algunas de las moléculas de glucosa deben

almacenarse como glucógeno o grasa para uso posterior. Entonces, para que sean efectivas, las reacciones metabólicas dentro de las células deben regularse con precisión; deben ocurrir en los momentos oportunos y proceder a las tasas adecuadas. Las células regulan sus rutas metabólicas al controlar el tipo, la cantidad y los niveles de actividad de las enzimas que producen.

Los genes que codifican enzimas pueden activarse o desactivarse

Una forma muy diferente de cómo las células regulan las enzimas es activando o desactivando los genes que codifican enzimas específicas, dependiendo de las necesidades cambiantes de la célula. La regulación de genes puede hacer que las enzimas se sintetizen en cantidades mayores cuando está disponible más de su sustrato. Mayores concentraciones de una enzima hace que sea más probable que las moléculas de sustrato encuentren la enzima, lo que acelera la tasa a la que ocurre la reacción. Por ejemplo, la glucosa que entra al torrente sanguíneo después de una comida rica en almidón dispara una elaborada serie de ajustes metabólicos. Uno de éstos hace que el páncreas libere la hormona insulina. La insulina activa el gen que codifica la primera enzima en la ruta metabólica que descompone la glucosa. La insulina también activa un gen que codifica la sintasa para ácido graso, una enzima que ayuda a convertir las moléculas liberadas por la descomposición de la glucosa en grasas que almacenan energía para uso posterior.



La falta de una enzima causa la intolerancia a la lactosa

Si a ti te gusta el helado y la pizza, puede ser difícil imaginar la vida sin esos antojos. Sin embargo, una gran parte de la población mundial no puede disfrutar los antojos que contienen lácteos.

Aunque todos los niños por lo regular producen lactasa (la enzima que descompone la lactosa, o “azúcar de la leche”), alrededor de 65% de las personas a nivel mundial, incluidos de 30 a 50 millones de personas en Estados Unidos, producen menos de esta enzima conforme avanzan por la niñez, una condición llamada *intolerancia a la lactosa*. En los peores casos, las personas pueden experimentar dolor abdominal, flatulencia, náusea y diarrea después de consumir productos lácteos (**FIG. E6-2**).

¿Por qué las personas dejan de sintetizar la enzima para este alimento nutritivo? Desde una perspectiva evolutiva, tiene sentido no continuar gastando energía para producir una enzima que no tiene función. En los primeros ancestros (quienes todavía no domesticaban ganado), la lactasa perdió su función en la niñez temprana porque, después del destete, estas personas ya no tenían acceso a la leche, la principal fuente de lactosa. Como resultado, muchos adultos modernos no pueden digerir la lactosa porque el gen que codifica la lactasa se regula al desactivarse después del destete.

La intolerancia a la lactosa es particularmente prevalente en personas con descendencia del este asiático, África occidental y nativos americanos. Estudios genéticos revelan que, entre 10 mil y 6 mil años atrás, algunas personas en el norte de Europa y el Medio Este adquirieron mutaciones que les permitieron digerir lactosa a lo largo de sus vidas. Estas mutaciones fueron ventajosas y gradualmente se dispersaron porque ofrecieron mejor nutrición a los miembros de las sociedades agrícolas, quienes podían obtener leche así como carne de sus ganados. Sus descendientes de la actualidad siguen disfrutando la leche, el helado y las pizzas con queso extra.



▲ **FIGURA E6-2** ¿Comportamiento riesgoso? Para la mayoría de los adultos del mundo, beber leche invita a consecuencias desagradables.

EVALÚA LO SIGUIENTE Una familia lleva a una clínica pediátrica a su hija adoptada de 8 años de edad, porque ella comenzó a sufrir de diarrea y dolor estomacal después de beber leche. ¿Cuál sería la causa que sospecharía el pediatra? Si los exámenes clínicos confirman sus sospechas, ¿qué abordajes recomendaría para lidiar con el problema? ¿Existen productos lácteos que no causarían la reacción? ¿Cómo podrían funcionar?

Algunas enzimas se sintetizan sólo durante etapas específicas en la vida de un organismo. Por ejemplo, la enzima que permite a los organismos digerir lactosa (azúcar de la leche) usualmente se pierde después de que el animal se desteta. Una mutación puede alterar este tipo de regulación, como se describe en el “Guardián de la salud: La falta de una enzima conduce a intolerancia a la lactosa”.

Algunas enzimas se sintetizan en formas inactivas

Algunas enzimas se sintetizan en una forma inactiva que se activa bajo las condiciones que se encuentran donde la enzima se necesita. Los ejemplos incluyen las enzimas que digieren proteína, pepsina y tripsina, células que se producen con el sitio activo cubierto, lo que evita que la enzima digiera y mate la célula que la elabora. Las condiciones ácidas en el estómago producen una transformación de la pepsina inactiva que expone su sitio activo y le permite comenzar a descomponer las proteínas de un alimento. La tripsina (que ayuda a terminar la digestión de proteínas) se libera en el intestino delgado en una forma inactiva que se activa mediante una enzima diferente secretada por células intestinales.

La actividad enzimática puede controlarse mediante inhibición competitiva y no competitiva

Después de que una enzima se sintetiza y está en su estado activo, existen dos formas adicionales en las que puede inhibirse para controlar rutas metabólicas: inhibición competitiva e inhibición no competitiva. En ambos casos, una molécula inhibidora se liga temporalmente a la enzima. Mientras mayor es la concentración de las moléculas inhibidoras, más probabilidad hay de que se enlacen a las enzimas.

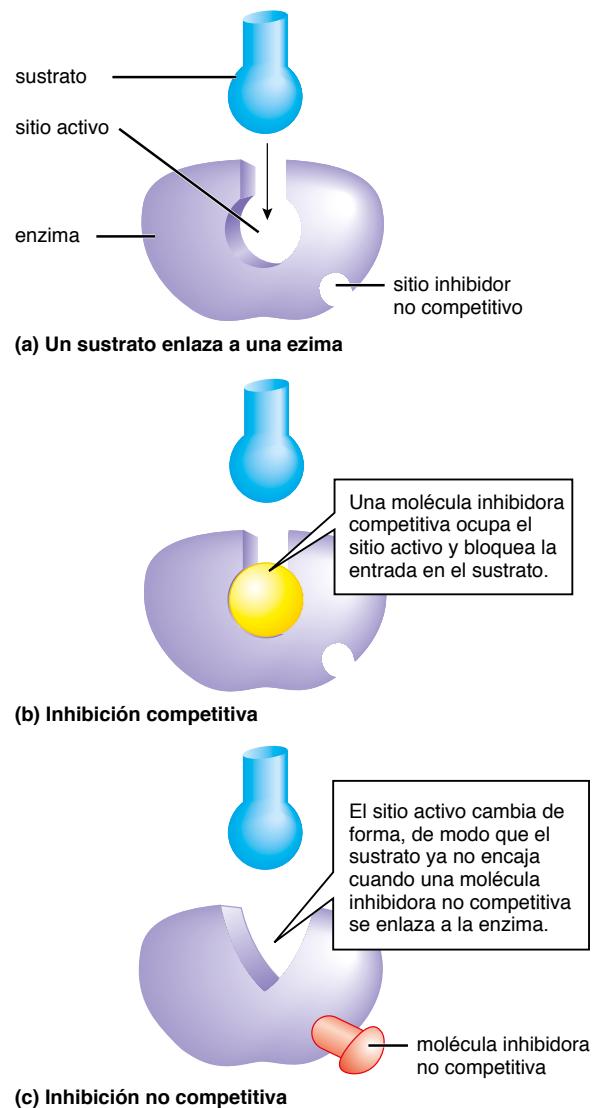
Se sabe que, para que una enzima catalice una reacción, su sustrato debe ligarse al sitio activo de la enzima (**FIG. 6-11a**). En la **inhibición competitiva**, una sustancia que no es el sustrato normal de la enzima también puede ligarse al sitio activo de la enzima y competir directamente con el sustrato por el sitio activo (**FIG. 6-11b**). Por lo general, una molécula inhibidora competitiva tiene semejanzas estructurales con el sustrato usual que le permite ocupar el sitio activo.

En la **inhibición no competitiva**, una molécula se liga a un sitio en la enzima que es distinto del sitio activo. Esto hace que el sitio activo cambie de forma y quede indisponible, lo que hace a la enzima incapaz de catalizar la reacción (**FIG. 6-11c**).

La regulación alostérica de enzimas es importante para controlar las tasas de reacción

El mecanismo más importante para ajustar la tasa a la que ocurren las reacciones metabólicas para satisfacer las necesidades de la célula es a través de **regulación alostérica** (del griego *allos-teric*, otra forma). Durante la regulación alostérica, la misma enzima está o activa o inhibida por moléculas que se enlaza a un sitio alostérico en la enzima; estos sitios siempre son distintos del sitio activo. Las enzimas reguladas de esta forma se llaman *enzimas alostéricas*. Las enzimas alostéricas cambian fácil y espontáneamente entre una configuración activa y una inactiva, pero pueden estabilizarse en alguna forma. La *inhibición alostérica* es una forma de inhibición no competitiva en la que una molécula inhibidora alostérica se enlaza a un sitio de inhibición alostérico y estabiliza la enzima en su forma inactiva (un proceso similar al que se muestra en Fig. 6-11c).

La *activación alostérica* ocurre cuando una molécula activadora alostérica se enlaza a un sitio de activación alostérico, y



▲ **FIGURA 6-11 Inhibición enzimática competitiva y no competitiva**

(a) El sustrato normal encaja en el sitio activo de la enzima. (b) En la inhibición competitiva, una molécula inhibidora competitiva que recuerda el sustrato entra y bloquea el sitio activo. (c) En la inhibición no competitiva, una molécula se enlaza a un sitio diferente sobre la enzima y distorsiona el sitio activo, de modo que el sustrato de la enzima ya no encaja.

estabiliza la enzima en su forma activa. Los activadores e inhibidores alostéricos se enlazan breve y reversiblemente a sitios alostéricos. Como resultado de este enlazamiento temporal, el número de moléculas de enzima activadas (o inhibidas) es proporcional al número de moléculas activadoras (o inhibidoras) que están presentes en un momento dado.

Para ver un ejemplo de regulación alostérica, observa la síntesis de ATP desde su molécula sustrato ADP. El ADP es un activador alostérico y el ATP un inhibidor alostérico de PFK (fosfofructocinasa), una enzima cerca del comienzo de la ruta metabólica que descompone glucosa. El ADP se acumula en las células cuando mucho ATP se descompone. A concentraciones altas, las moléculas de ADP tienen mucha probabilidad de encontrar el sitio activador alostérico en PFK y estabilizar la PFK en su estado activo.

La enzima activada provocará un aumento en la producción de ATP, agotando ADP. Entonces, conforme caen los niveles de ADP y aumentan los niveles de ATP, será mucho más probable que el ATP se enlace al sitio inhibidor alostérico de PFK en su estado inactivo y haga que los niveles de ATP caigan y se acumule ADP. Este acto de equilibrio mediante regulación alostérica controla con mucha precisión los niveles celulares de ATP.

La inhibición de la enzima PFK por parte de ATP es un ejemplo de una forma importante de regulación alostérica llamada inhibición por realimentación. En la **inhibición por realimentación**, la actividad de una enzima cerca del comienzo de una ruta metabólica se inhibe mediante el producto final, que actúa como un inhibidor alostérico (**FIG. 6-12**). La inhibición por realimentación hace que una ruta metabólica deje de producir su producto final cuando la concentración del producto alcanza un nivel óptimo, en forma muy parecida a cómo un termostato apaga un calentador cuando una habitación se calienta lo suficiente.

Venenos, drogas y condiciones ambientales influyen en la actividad enzimática

Venenos y drogas que actúan sobre las enzimas por lo general las inhiben, ya sea de manera competitiva o no competitiva. Además, condiciones ambientales pueden desnaturalizar enzimas, lo que distorsiona la estructura tridimensional que se requiere para su función.

Algunos venenos y drogas son inhibidores competitivos o no competitivos de enzimas

Los inhibidores competitivos de enzimas, incluidos gases nerviosos como sarín y ciertos insecticidas como malathión, bloquean permanentemente el sitio activo de la enzima acetilcolinesterasa, que descompone la acetilcolina (una sustancia que liberan las células nerviosas para activar músculos). Esto permite la acumulación de acetilcolina y la estimulación excesiva de los músculos, lo que causa parálisis. La muerte puede resultar porque las víctimas son incapaces de respirar. Otros venenos son inhibidores no competitivos de las enzimas; en éstos se incluyen los metales pesados arsénico, mercurio y plomo. El veneno cianuro de potasio

produce muerte rápida mediante inhibición no competitiva de una enzima que es crucial para la producción de ATP.

Muchas drogas actúan como inhibidores competitivos de enzimas. Por ejemplo, el antibiótico penicilina destruye bacterias al inhibir competitivamente una enzima que es necesaria para la síntesis de las paredes celulares bacterianas. Tanto la aspirina como el ibuprofeno (Advil) actúan como inhibidores competitivos de una enzima que cataliza la síntesis de moléculas que contribuyen a la inflamación, el dolor y la fiebre. Las estatinas (como Lipitor) inhiben competitivamente una enzima en la ruta que sintetiza colesterol, lo que reduce los niveles de colesterol en sangre. Muchos medicamentos anticancerosos bloquean la proliferación de células cancerosas al interferir con una o más de las numerosas enzimas requeridas para copiar ADN, porque cada división celular requiere la síntesis de nuevo ADN. Por desgracia, estos medicamentos anticancerosos también interfieren con el crecimiento de otras células de división rápida, como las de los folículos capilares y el recubrimiento del sistema digestivo. Esto explica por qué la quimioterapia puede causar pérdida de cabello y náusea.

La actividad de las enzimas está influida por su ambiente

Las complejas estructuras tridimensionales de las enzimas son sensibles a condiciones ambientales. Recuerda que los enlaces de hidrógeno entre aminoácidos polares son importantes para determinar la estructura tridimensional de las proteínas (véase el Capítulo 3). Estos enlaces sólo ocurren dentro de un rango estrecho de condiciones químicas y físicas, incluidos el pH adecuado, temperatura y concentración de sales. Por ende, la mayoría de las enzimas tienen un rango muy estrecho de condiciones en las cuales funcionan de manera óptima. Cuando las condiciones caen fuera de este rango, la enzima se **desnaturaliza**, lo cual significa que pierde la estructura tridimensional exacta requerida para su funcionamiento adecuado.

En los seres humanos, las enzimas celulares por lo general funcionan mejor a pH alrededor de 7.4, el nivel mantenido en y alrededor de las células (**FIG. 6-13a**). Para estas enzimas, un pH ácido altera las cargas en los aminoácidos al agregarles iones de

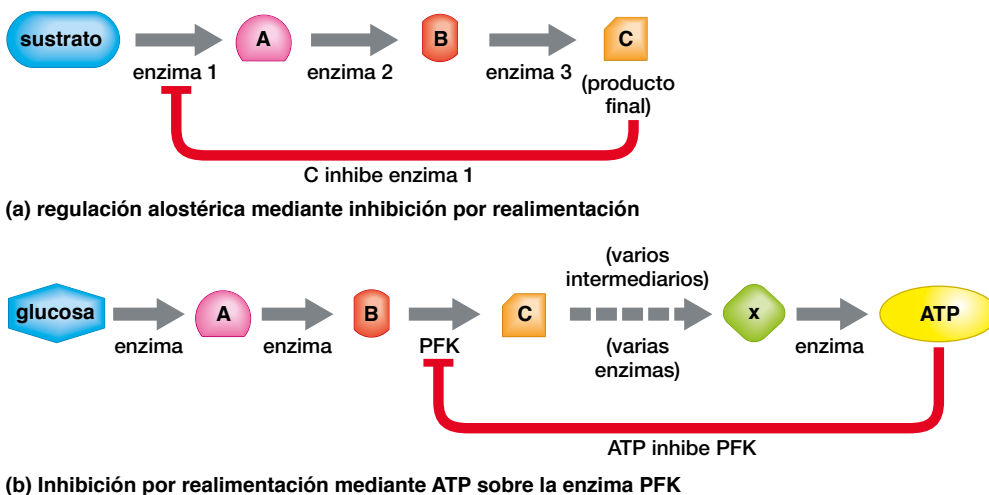
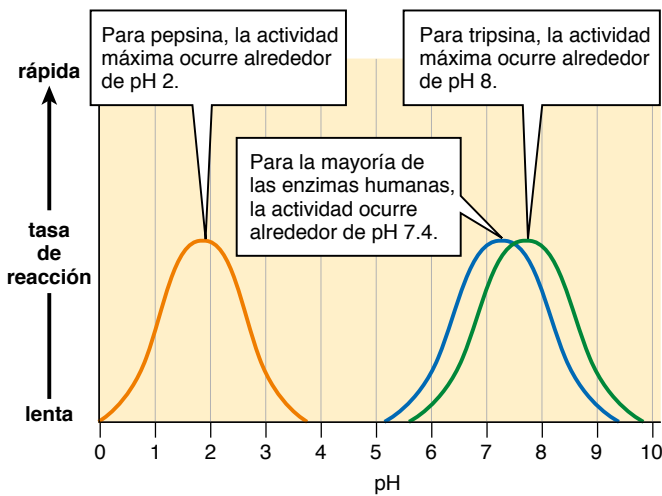
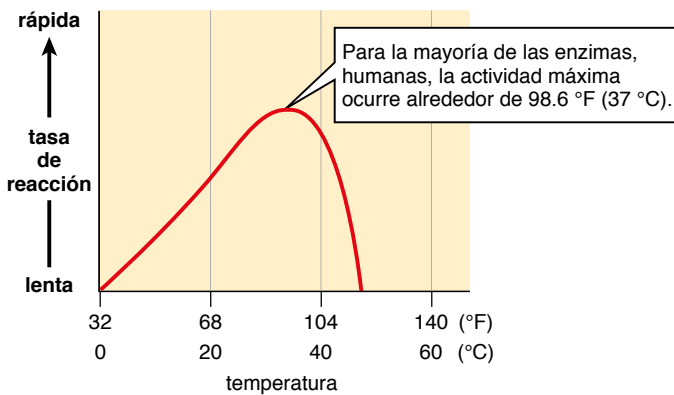


FIGURA 6-12 Regulación alostérica mediante inhibición por realimentación (a) En el proceso general de la inhibición por realimentación, el producto final de una ruta metabólica actúa como un inhibidor alostérico, lo que en consecuencia reduce la tasa a la que se produce dicho producto final. (b) La inhibición de PFK es un ejemplo de inhibición por realimentación.



(a) Efecto del pH sobre la actividad enzimática



(b) Efecto de la temperatura sobre la actividad enzimática

▲ **FIGURA 6-13 Las enzimas humanas funcionan mejor dentro de rangos estrechos de pH y temperatura** (a) La enzima digestiva pepsina, liberada en el estómago, funciona mejor a un pH ácido. La tripsina, liberada en el intestino delgado, funciona mejor a un pH básico. La mayoría de las enzimas dentro de las células funcionan mejor en el pH que se encuentra en la sangre, fluido intersticial y citosol (alrededor de 7.4). (b) La actividad máxima de la mayoría de las enzimas humanas ocurre a temperatura corporal humana.

hidrógeno, lo que a su vez cambiará la forma de la enzima y comprometerá su capacidad para funcionar. Sin embargo, las enzimas que operan en el sistema digestivo humano pueden funcionar fuera del rango pH mantenido dentro de las células. Por ejemplo, la enzima que digiere proteína, pepsina, requiere las condiciones ácidas del estómago (pH alrededor de 2). En contraste, la enzima que digiere proteína, tripsina, que se encuentra en el intestino delgado, donde prevalecen condiciones alcalinas, funciona mejor a un pH cercano a 8.

La temperatura afecta la tasa de reacciones catalizadas por enzima, que se lentifican por temperaturas más bajas y se aceleran mediante temperaturas moderadamente más altas (FIG. 6-13b). ¿Por qué? Recuerda que el movimiento molecular aumenta conforme la temperatura se incrementa y disminuye

conforme la temperatura cae. La tasa de movimiento de las moléculas, a su vez, influye en cuán probable es que encuentren el sitio activo de una enzima. El enfriamiento del cuerpo puede lentificar drásticamente las reacciones metabólicas humanas. Considera el ejemplo de la vida real de un niño quien cayó a través del hielo de un lago, donde permaneció sumergido durante aproximadamente 20 minutos antes de ser rescatado. A temperatura corporal normal, el cerebro muere por falta de ATP después de alrededor de 4 minutos sin oxígeno. Pero, por fortuna, este niño se recuperó porque el agua helada redujo drásticamente su necesidad de oxígeno al reducir su temperatura corporal y por tanto lentificar su tasa metabólica.

En contraste, cuando las temperaturas se elevan demasiado, los enlaces de hidrógeno que regulan la forma de las proteínas pueden romperse por el excesivo movimiento molecular, lo que desnaturaliza la proteína. Piensa en la proteína en la clara de huevo y cómo su apariencia y textura se alteran completamente por la cocción. Temperaturas mucho más bajas que las necesarias para freír un huevo todavía pueden ser muy calientes para permitir que las enzimas funcionen de manera adecuada. El calor excesivo puede ser fatal; cada verano, niños en Estados Unidos mueren cuando quedan sin atención en automóviles sobrecalentados.

El alimento permanece fresco más tiempo en el refrigerador o el congelador porque el enfriamiento lentifica las reacciones catalizadas por enzimas que permiten el desarrollo y la reproducción de bacterias y hongos (que pueden echar a perder los alimentos). Antes de la llegada de la refrigeración, la carne por lo general se conservaba usando soluciones salinas concentradas, que matan la mayoría de las bacterias; piensa en el tocino. Las sales se disocian en iones, que forman enlaces con aminoácidos en las proteínas enzimáticas. Demasiada sal interfiere con la estructura tridimensional de las enzimas y destruye su actividad. Los pepinillos en salmuera se conservan muy bien en la solución de vinagre-sal, que combina condiciones tanto enormemente saladas como ácidas (FIG. 6-14). Las enzimas de los organismos que viven en ambientes salados, como podrás predecir, tienen configuraciones que dependen de una concentración relativamente alta de iones de sal.



► **FIGURA 6-14 Conservación** Sólo los pepinillos en salmuera serán comestibles dentro de algunos meses.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir cómo las células regulan la tasa a la que ocurren las reacciones metabólicas?
- medicamentos y condiciones ambientales influyen en la actividad enzimática, y ofrecer ejemplos?

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Energía desencadenada

Durante el curso de la carrera de 42 km, un maratonista quema mayor cantidad de glucosa para proporcionar suficiente ATP para impulsar los músculos a través de aproximadamente 34 mil pasos de carrera. Las personas almacenan moléculas de glucosa ligadas en largas cadenas ramificadas de glucógeno, principalmente en los músculos y el hígado. Por lo general, los adultos almacenan alrededor de 100 gramos de glucógeno en el hígado y alrededor de 280 gramos en los músculos. Los corredores de fondo bien entrenados pueden almacenar en sus hígados alrededor de 50% más glucógeno que el promedio, y la habilidad de sus músculos para almacenar glucógeno puede ser más del doble que la de los no atletas.

El almacenamiento de glucógeno es crucial para los corredores de maratón. Durante un maratón, un corredor en esencia agota todo el glucógeno almacenado de su cuerpo, con frecuencia a los 90 minutos de carrera. Entonces el cuerpo comienza a convertir grasa en glucosa. Éste es un proceso mucho más lento,

que puede dejar los músculos y el cerebro carentes de glucosa. Los bajos niveles sanguíneos de glucosa pueden causar fatiga muscular extrema, pérdida de motivación y en ocasiones incluso alucinaciones. Los corredores describen esta sensación como “golpear la pared”. Para almacenar la mayor cantidad posible de glucógeno, los atletas de resistencia practican la *carbo-loading* al consumir grandes cantidades de almidones y azúcares durante los tres días previos a la carrera. Al empacar sus hígados y músculos con glucógeno antes de la carrera, y también al consumir bebidas energéticas durante el recorrido, algunos corredores pueden cruzar la línea final antes de golpear la pared.

PENSAMIENTO CRÍTICO Cuando la temperatura corporal de un corredor comienza a elevarse, el cuerpo activa varios mecanismos, incluidos la sudoración y la circulación de más sangre a la piel. ¿Cómo esta respuesta se parece y difiere de la inhibición por realimentación en las enzimas?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

6.1 ¿Qué es energía?

Energía es la capacidad para realizar trabajo. La energía potencial es energía almacenada, y la energía cinética es la energía de movimiento. La energía potencial y la energía cinética pueden convertirse una en la otra. La primera ley de la termodinámica afirma que, en un sistema aislado, la cantidad total de energía permanece constante, aunque la energía puede cambiar de forma. La segunda ley de la termodinámica afirma que cualquier uso de energía causa una reducción en la cantidad de energía útil y un aumento en entropía (desorden o formas menos útiles de energía, como el calor). Los sistemas enormemente organizados, con baja entropía, que caracterizan la vida no violan la segunda ley de la termodinámica porque se logran a través de un influjo continuo de energía útil proveniente del Sol, acompañada por un enorme aumento en entropía solar.

6.2 ¿Cómo se transforma la energía durante las reacciones químicas?

Todas las reacciones químicas involucran la elaboración y el rompimiento de enlaces, y todas liberan algo de calor. En las reacciones exergónicas, las moléculas reactantes tienen más energía que las moléculas de producto, de modo que la reacción global libera energía. En las reacciones endergónicas, los reactantes tienen menos energía que los productos, de modo que la reacción requiere una entrada neta de energía. Las reacciones exergónicas pueden ocurrir espontáneamente, pero todas las reacciones, incluidas las exergónicas, requieren una entrada inicial de energía de activación para superar las repulsiones eléctricas entre moléculas reactantes. Las reacciones exergónicas y endergónicas pueden acoplarse de tal modo que la energía liberada por una reacción exergónica se almacene en ATP, que entonces puede impulsar una reacción endergónica.

6.3 ¿Cómo se transporta la energía dentro de las células?

La energía liberada por las reacciones químicas dentro de una célula se captura y transporta dentro de la célula mediante moléculas inestables portadoras de energía, como el ATP y los portadores de electrones NADH y FADH₂. Estas moléculas son los principales medios mediante los cuales las células acoplan reacciones exergónicas y endergónicas que ocurren en diferentes lugares de la célula.

6.4 ¿Cómo las enzimas promueven las reacciones bioquímicas?

Las enzimas son proteínas que actúan como catalizadores biológicos al reducir la energía de activación y permitir que las reacciones bioquímicas ocurran sin un cambio permanente de la enzima. Las enzimas por lo general promueven una o algunas reacciones específicas. Los reactantes temporalmente se enlazan al sitio activo de la enzima, lo que hace que se requiera menos energía de activación para producir el producto. Las células controlan sus reacciones metabólicas al regular la síntesis y uso de enzimas. Las enzimas permiten la descomposición de moléculas ricas en energía, como la glucosa, en una serie de pequeños pasos, de modo que la energía se libera de manera gradual y puede capturarse en ATP para uso en reacciones endergónicas.

6.5 ¿Cómo se regulan las enzimas?

El metabolismo celular involucra complejas secuencias interconectadas de reacciones llamadas rutas metabólicas. Cada reacción se cataliza mediante una enzima. Las células controlan con precisión las cantidades y actividades de dichas enzimas. La acción enzimática puede regularse al alterar la tasa de síntesis de enzimas, activar enzimas previamente inactivas, la inhibición competitiva y no competitiva, y la regulación alostérica, que incluye la inhibición por realimentación. Muchos venenos y medicamentos actúan como inhibidores enzimáticos. Las condiciones ambientales (incluidos pH, concentración de sales y temperatura) pueden promover o inhibir la función enzimática al alterar o preservar la estructura tridimensional de la enzima.

Términos clave

catalizador 100	molécula portadora de energía 98
desnaturalizada 104	portador de electrón 99
endergónico 97	primera ley de la termodinámica 94
energía 94	producto 97
energía cinética 94	reacción acoplada 99
energía de activación 97	reacción química 97
energía potencial 94	reactante 97
energía química 94	regulación alostérica 103
entropía 95	ruta metabólica 101
enzima 100	segunda ley de la termodinámica 95
exergónico 97	sistema aislado 94
inhibición competitiva 103	sitio activo 100
inhibición no competitiva 103	sustrato 100
inhibición por realimentación 104	trabajo 94
ley de conservación de la energía 94	
metabolismo 101	

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- ¿Cuál de los siguientes enunciados es verdadero?
 - Las enzimas aumentan los requisitos de energía de activación.
 - La energía de activación se requiere para iniciar las reacciones exergónicas.
 - El calor *no puede* suministrar energía de activación.
 - El ácido estomacal desactiva la pepsina.
- ¿Cuál *no es* un ejemplo de una reacción exergónica?
 - fotosíntesis
 - una reacción nuclear en el Sol
 - $ATP \rightarrow ADP + P_i$
 - descomposición de glucosa
- ¿Cuál de los siguientes enunciados es verdadero?
 - El ATP es una molécula de almacenamiento de energía a largo plazo.
 - El ATP puede llevar energía de una célula a otra.
 - El ADP inhibe la descomposición de glucosa en las células.
 - El ATP puede actuar como una molécula reguladora alostérica.
- Las reacciones acopladas
 - son endergónicas globales.
 - sintetizan y descomponen ATP.
 - son catalizadas por la misma enzima.
 - terminan con reactantes que contienen más energía que sus productos.
- ¿Cuál de los siguientes enunciados es falso?
 - La inhibición alostérica es no competitiva.
 - La regulación alostérica puede o estimular o inhibir la actividad enzimática.
 - La inhibición por realimentación es una forma de regulación alostérica.
 - La inhibición competitiva es una forma de regulación enzimática alostérica.

Llena los espacios

- De acuerdo con la primera ley de la termodinámica, la energía no puede _____ ni _____. La energía ocurre en dos formas principales: _____, la energía de movimiento, y _____, o energía almacenada.

- De acuerdo con la segunda ley de la termodinámica, cuando la energía cambia de forma, parte de ella siempre se convierte en formas _____ útiles. Esta tendencia se llama _____.
- Una vez iniciadas, algunas reacciones liberan energía y se llaman reacciones _____. Otras requieren una entrada neta de energía y se llaman reacciones _____. ¿Cuál tipo de reacción continuará espontáneamente una vez iniciada? _____. ¿Cuál tipo de reacción permite la formación de moléculas biológicas complejas a partir de moléculas más simples? _____.
- La abreviatura ATP representa a _____. La molécula se sintetiza mediante células de _____. Esta síntesis requiere una entrada de _____, que se almacena temporalmente en el ATP.
- ¿Qué tipo de molécula biológica son las enzimas? _____. Las enzimas promueven reacciones en las células al actuar como _____ biológicos que reducen _____. Cada enzima posee una región llamada _____ que enlaza moléculas biológicas específicas.
- Algunos venenos y medicamentos actúan mediante enzimas _____. Cuando un medicamento es similar al sustrato de la enzima, actúa como un inhibidor _____.

Preguntas de repaso

- Explica por qué los organismos no violan la segunda ley de la termodinámica. ¿Cuál es la fuente fundamental de energía para la mayoría de las formas de vida sobre la Tierra?
- Define *energía potencial* y *energía cinética* y ofrece dos ejemplos específicos de cada una. Explica cómo una forma de energía puede convertirse en otra. ¿Algo de energía se perderá durante esta conversión? Si es así, ¿qué forma tomará?
- Define *metabolismo* y explica cómo las reacciones pueden acoplarse entre sí.
- ¿Qué es energía de activación? ¿Cómo los catalizadores afectan la energía de activación? ¿Cómo los catalizadores afectan la tasa de reacción?
- Compara la descomposición de la glucosa en una célula con el prenderle fuego con un fósforo. ¿Cuál es la fuente de la energía de activación en cada caso?
- Compara los mecanismos de inhibición competitiva y no competitiva de las enzimas.
- Describe la estructura y función de las enzimas. ¿Cómo se regula la actividad enzimática?

Aplicación de conceptos

- Mientras pasas la aspiradora, fanfarroneas diciéndole a una amiga que estás usando energía eléctrica para crear un estado de menor entropía. Ella responde que estás sacando ventaja del aumento de la entropía solar. Explica esta conversación.
- Refuta lo siguiente: "De acuerdo con la teoría de la evolución, los organismos han aumentado en complejidad a lo largo del tiempo. Sin embargo, un aumento en complejidad contradice la segunda ley de la termodinámica. Por tanto, la evolución es imposible".
- ¿Un oso puede usar toda la energía contenida en el cuerpo del pez que come? Explica y, con base en tu explicación, predice y explica aún más si un bosque probablemente tendría más animales depredadores o más presas (por peso).

7

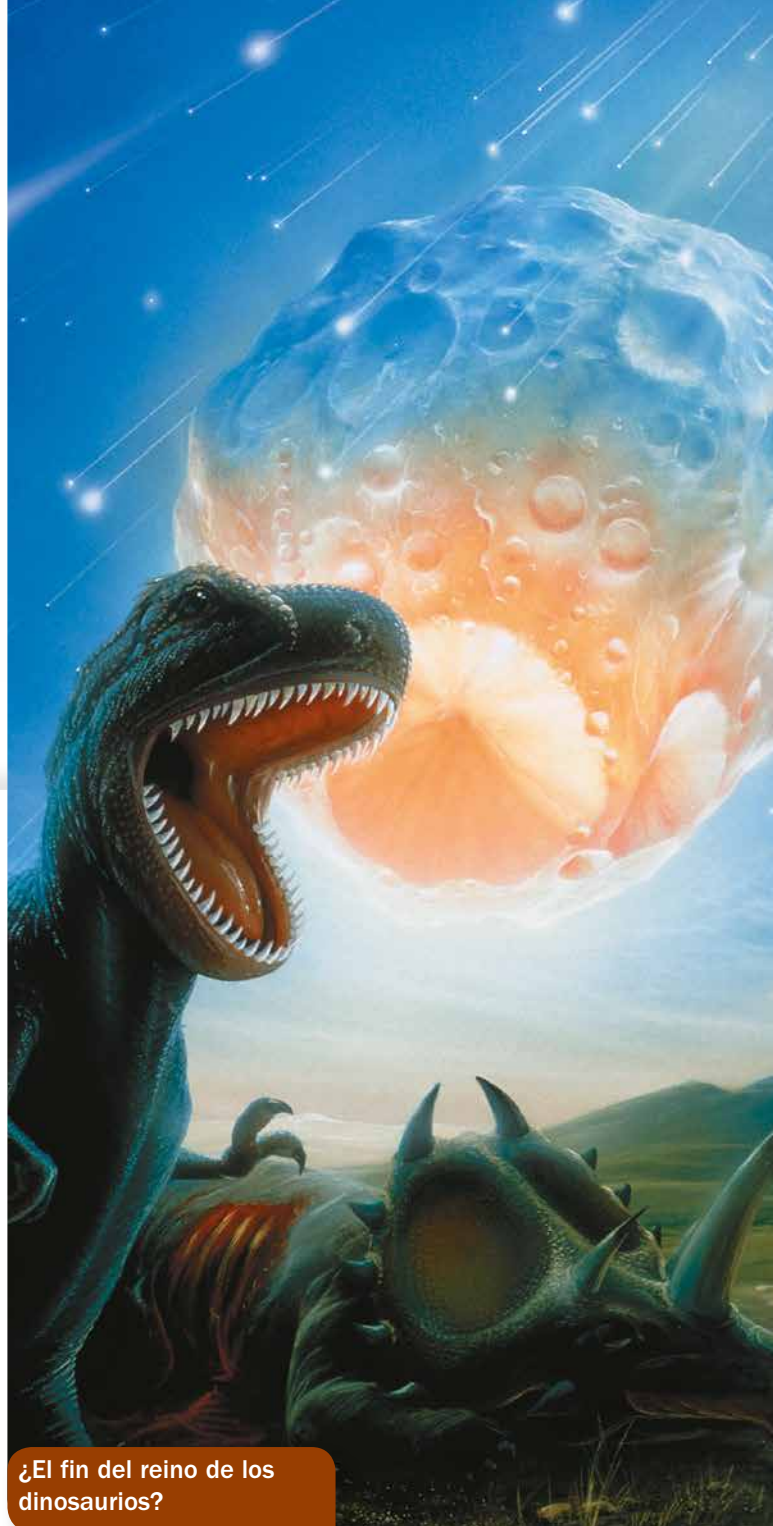
CAPTURA DE ENERGÍA SOLAR: FOTOSÍNTESIS

ESTUDIO DE CASO

¿Los dinosaurios murieron por la falta de luz solar?

HACE APROXIMADAMENTE 66 MILLONES DE AÑOS, el evento de extinción del Cretácico Terciario (C-T) llevó el periodo Cretácico a un violento fin, y la vida sobre la Tierra sufrió un golpe catastrófico. El registro fósil indica que una devastadora extinción masiva eliminó al menos 80% de todas las formas de vida, tanto marina como terrestre, que se sabe existían en esa época. El reino de 160 millones de años de los dinosaurios, incluido el masivo *Triceratops* y su depredador, *Tyrannosaurus rex*, terminó de manera abrupta. Transcurrirían muchos millones de años antes de que la Tierra volviera a poblarse con una diversidad de especies apenas aproximándose a las del Cretácico tardío.

En 1980, Luis Álvarez, físico ganador del Premio Nobel, su hijo geólogo, Walter Álvarez, y los químicos nucleares, Helen Michel y Frank Asaro, publicaron la que entonces sería una hipótesis controvertida. Ellos propusieron que un invasor del espacio exterior, un asteroide masivo, llevó al periodo Cretácico a un abrupto y violento final. Su evidencia consistió en una delgada capa de arcilla depositada al final del periodo Cretácico y que se encuentra en sitios a lo largo del mundo. Conocido como la “capa de frontera C-T”, este depósito de arcilla contiene de 30 a 160 veces el nivel de iridio que por lo general se encuentra en la corteza de la Tierra. El iridio es un metal plateado blancuzco que, aunque es extremadamente raro en la Tierra, es abundante en ciertos tipos de asteroides. ¿Cuán grande debió ser un asteroide con alto contenido de iridio para crear la capa de frontera C-T alrededor de la Tierra? El equipo Álvarez calculó que esta roca espacial rica en iridio debió tener al menos 10 kilómetros de diámetro. Cuando chocó en la Tierra, su impacto liberó la energía equivalente a 8 mil millones de las bombas atómicas que destruyeron Hiroshima y Nagasaki. El impacto del asteroide levantó una pluma de roca pulverizada, parte de la cual llegó a la Luna y más allá. La mayoría de los fragmentos y detritos del asteroide se volvieron incandescentes conforme reingresaban a la atmósfera, cayendo en una feroz lluvia que desató incendios forestales, tal vez sobre la mayor parte de la superficie terrestre. Un



¿El fin del reino de los dinosaurios?

velo de polvo y hollín bloqueó los rayos solares, y el calor abrazador dio paso a una oscuridad congelante que envolvió la Tierra.

¿Cómo el impacto de un asteroide podría eliminar la mayoría de las formas conocidas de vida? En los meses siguientes a las tormentas de fuego, uno de los efectos más dañinos habría sido la oscuridad que interrumpió la fotosíntesis, la ruta bioquímica más importante sobre la Tierra. ¿Qué ocurre durante la fotosíntesis? ¿Qué hace a este proceso tan importante que interrumpirlo acabaría con mucha de la biodiversidad de la Tierra?

DE UN VISTAZO

7.1 ¿Qué es la fotosíntesis?

7.2 Las reacciones luminosas: ¿Cómo es que la energía lumínica se convierte en energía química?

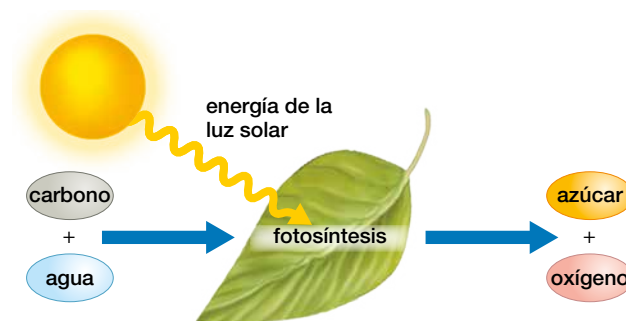
7.3 El ciclo de Calvin: ¿Cómo se almacena energía química en las moléculas de azúcar?

7.1 ¿QUÉ ES LA FOTOSÍNTESIS?

Hace unos 3.5 mil millones de años, mutaciones azarosas permitieron que una célula procarionte (bacteriana) aprovechara la energía de la luz solar. Al explotar abundante agua y luz solar, las primeras células fotosintéticas proliferaron y llenaron los mares poco profundos. La evolución de la fotosíntesis hizo posible la vida como se conoce. Este sorprendente proceso proporciona no sólo combustible para la vida, sino también el oxígeno requerido para quemar este combustible de manera eficiente. La **fotosíntesis** es el proceso mediante el cual la energía lumínica es capturada y luego almacenada como energía química en los enlaces de las moléculas orgánicas como el azúcar (**FIG. 7-1**). En lagos y océanos, la fotosíntesis la realizan principalmente protistas fotosintéticos y ciertas bacterias, y en tierra, las plantas. De manera colectiva, estos organismos incorporan cerca de 100 mil millones de toneladas de carbono en sus cuerpos cada año. Las moléculas ricas en carbono y energía de los organismos fotosintéticos con el tiempo se vuelven disponibles para alimentar a todas las demás formas de vida. En todos los organismos fotosintéticos ocurren reacciones fundamentalmente similares; este apartado se concentrará en el más familiar de éstos: las plantas terrestres.

Hojas y cloroplastos son adaptaciones para la fotosíntesis

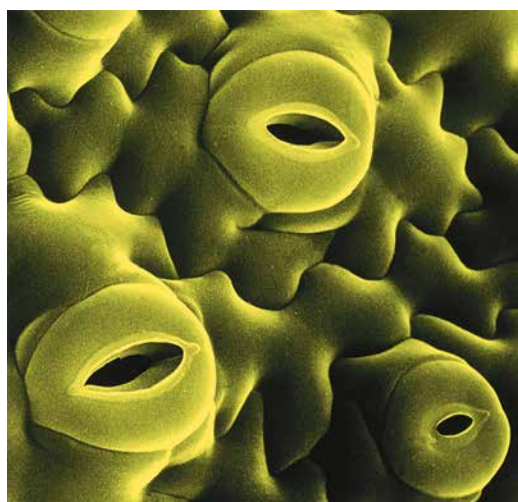
Las hojas de las plantas están adaptadas a las demandas de la fotosíntesis. La forma aplanada de una hoja expone una gran área superficial al sol, y su delgadez garantiza que la luz solar pueda penetrar hasta alcanzar en su interior los cloroplastos que capturan luz. Las superficies superior e inferior de una hoja constan de una capa de células transparentes que forman la **epidermis**,



▲ **FIGURA 7-1** Visión general de la fotosíntesis

que protege las partes interiores de la hoja mientras permite que la luz penetre. La superficie exterior de la epidermis está cubierta con la **cutícula**, una cubierta transparente, cerosa e impermeable que reduce la evaporación de agua de la hoja.

Una hoja obtiene del aire el dióxido de carbono (CO_2) necesario para la fotosíntesis, a través de poros ajustables en la epidermis llamados **estomas** (**FIG. 7-2**). Dentro de la hoja hay capas de células que de manera colectiva se conocen como **mesófilos** (del griego *meso*, en medio; **FIG. 7-3**) donde se ubican la mayoría de los cloroplastos. Los mesófilos en el centro de la hoja están agrupados de manera holgada, lo que permite al aire circular entre ellos e intercambiar CO_2 y O_2 a través de sus membranas húmedas. **Haces vasculares**, que forman venas en la hoja (véase la Fig. 7-3b), suministran agua y minerales a las células de la hoja y transportan moléculas de azúcar producidas durante la fotosíntesis hacia otras partes de la planta. Rodeando los haces vasculares hay **células del haz vascular** que carecen de cloroplastos en la mayoría de las plantas.



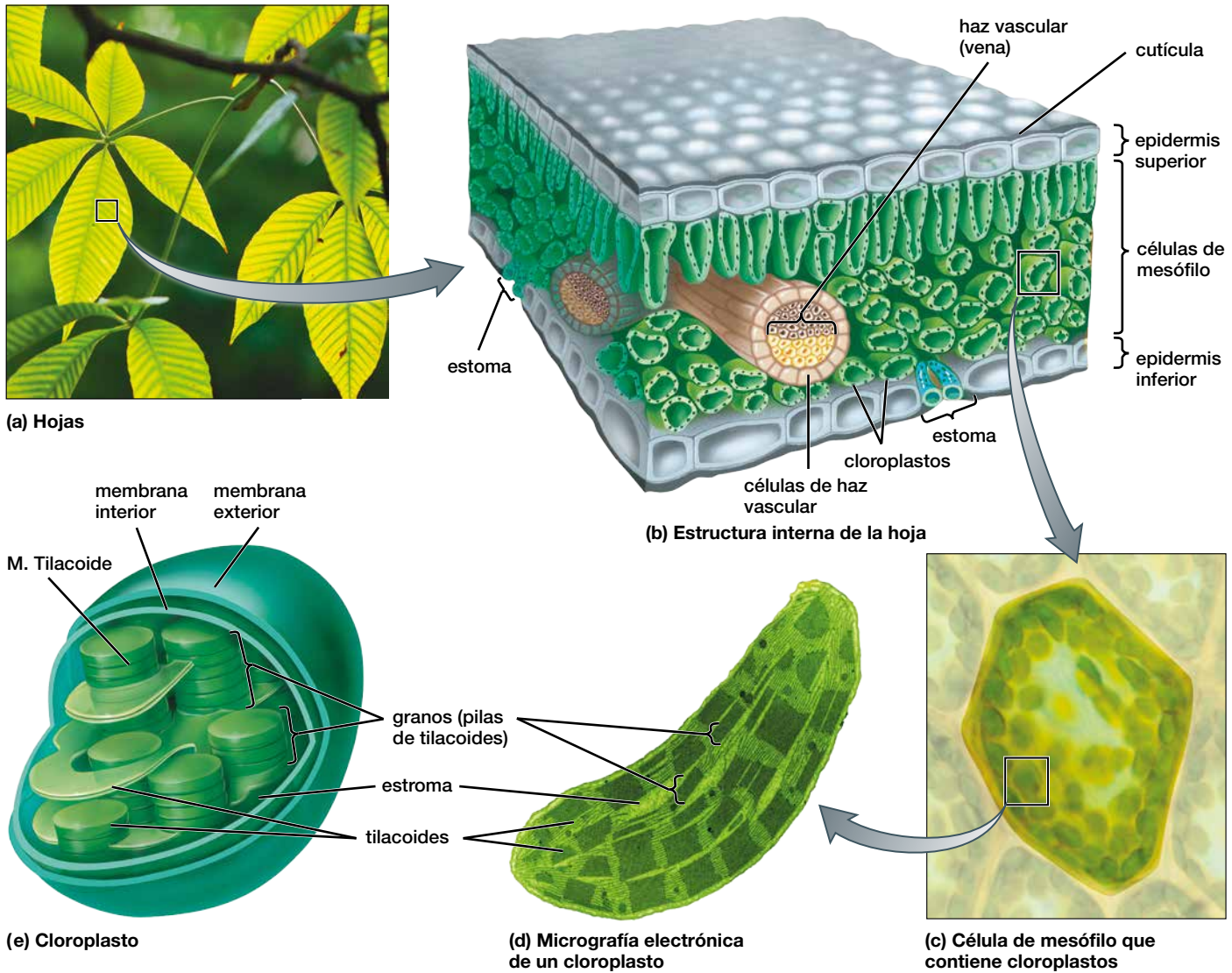
(a) Estomas abiertos



(b) Estomas cerrados

◀ **FIGURA 7-2** Estomas

(a) Los estomas abiertos permiten que el CO_2 se difunda hacia adentro y el O_2 , hacia afuera. (b) Los estomas cerrados reducen la pérdida de agua por evaporación pero evitan la entrada de CO_2 y la salida de O_2 .



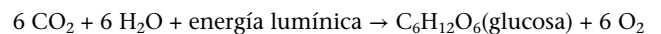
▲ **FIGURA 7-3 Estructuras fotosintéticas** (a) La fotosíntesis ocurre sobre todo en las hojas. (b) Sección de una hoja. (c) Micrografía óptica de una sola célula de mesófilo, empacada con cloroplastos. (d) Una MET de un solo cloroplasto, que muestra los estomas y tilacoides donde ocurre la fotosíntesis. (e) Ilustración de un cloroplasto.

La fotosíntesis en las plantas tiene lugar dentro de los **cloroplastos**, que en su mayoría están contenidos dentro de células del mesófilo. Una sola célula de mesófilo con frecuencia contiene de 40 a 50 cloroplastos (véase la Fig. 7-3c) y hasta 500 mil de ellos pueden estar empacados en un área de 1 mm² de hoja. Los cloroplastos son organelos que consisten en una doble membrana exterior que encierra una sustancia semifluida, el **estroma**. Incrustados en el estroma hay compartimientos membranosos interconectados llamados **tilacoides**. Los tilacoides con frecuencia integran estructuras con forma de disco, que están ordenadas en pilas llamadas **granos** (véanse Figs. 7-3d, e). Cada uno de estos sacos encierra una región llena con fluido llamada espacio tilacoide.

La fotosíntesis consta de las reacciones luminosas y el ciclo de Calvin

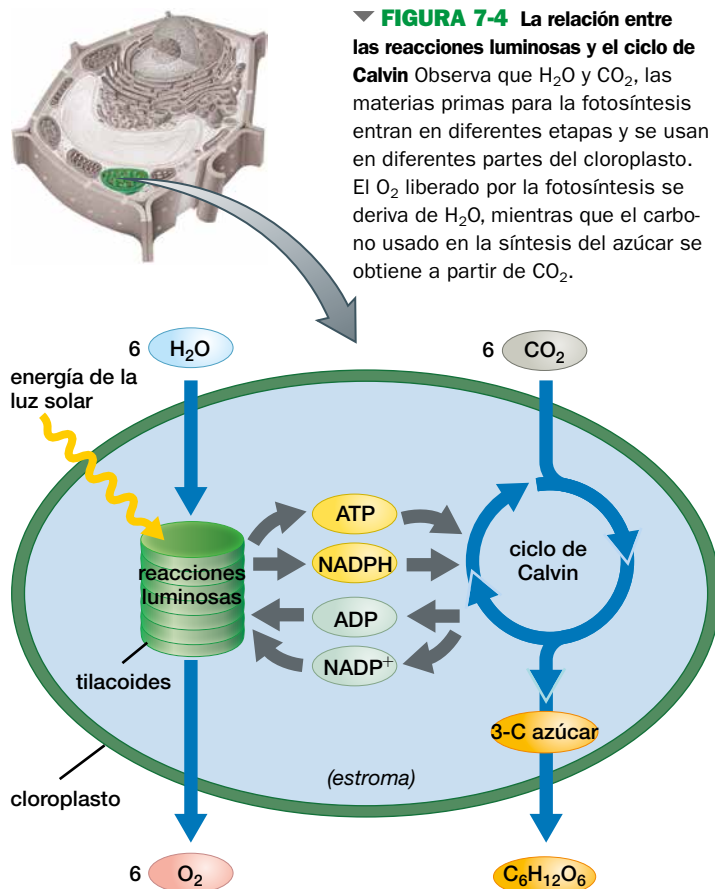
A partir de las moléculas simples del dióxido de carbono y el agua, la fotosíntesis convierte la energía de la luz solar en energía

química almacenada en los enlaces de glucosa y libera oxígeno como subproducto. La reacción química global para la fotosíntesis es:



Esta ecuación directa oscurece el hecho de que la fotosíntesis en realidad involucra docenas de reacciones individuales, cada una catalizada por una enzima separada. Estas reacciones ocurren en dos etapas distintas: las reacciones luminosas y el ciclo de Calvin. Cada etapa tiene lugar en una región diferente del cloroplasto, pero las dos están conectadas por un vínculo importante: moléculas portadoras de energía.

En las **reacciones luminosas** (la parte “foto” de la fotosíntesis), la **clorofila** y otras moléculas incrustadas en las membranas tilacoides del cloroplasto capturan energía de la luz solar y la convierten en energía química. Esta energía química se almacena en las moléculas portadoras de energía ATP (adenosín



▼ **FIGURA 7-4** La relación entre las reacciones luminosas y el ciclo de Calvin. Observa que H₂O y CO₂, las materias primas para la fotosíntesis, entran en diferentes etapas y se usan en diferentes partes del cloroplasto. El O₂ liberado por la fotosíntesis se deriva de H₂O, mientras que el carbono usado en la síntesis del azúcar se obtiene a partir de CO₂.

trifosfato) y **NADPH** (**NADP⁺**; **nicotinamida-adenina-dinucleótido fosfato**). El agua se divide y se libera gas oxígeno como subproducto.

Las reacciones del **ciclo de Calvin** (la parte “síntesis” de la fotosíntesis) puede ocurrir en luz o en oscuridad. Durante estas reacciones, las enzimas en el estroma que rodea las tilacoides se combinan con CO₂ de la atmósfera y energía química del ATP y la NADH. El producto final es un azúcar de tres carbonos que se usará para elaborar glucosa.

La **FIGURA 7-4** muestra las ubicaciones donde ocurren las reacciones luminosas y el ciclo de Calvin, e ilustra la interdependencia de los dos procesos. En las siguientes secciones se examinará cada etapa de la fotosíntesis.

COMPRUEBA TU CONOCIMIENTO

¿Puedes...

- explicar por qué es importante la fotosíntesis?
- diagramar la estructura de hojas y cloroplastos y explicar cómo funcionan estas estructuras en la fotosíntesis?
- escribir y explicar la ecuación básica para la fotosíntesis?
- resumir los eventos principales de las reacciones luminosas y el ciclo de Calvin y explicar la relación entre estos dos procesos?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

¿Los dinosaurios murieron por la falta de luz solar?

Más de 2 mil millones de años antes del evento de extinción C-T, las primeras células fotosintéticas llenaron los mares y liberaron lo que entonces era un gas mortal: oxígeno. El oxígeno se acumuló en lo que al inicio había sido una atmósfera libre de este gas, lo que alteró de manera radical el ambiente de la Tierra. Este “gran evento de oxigenación” disparó una extinción masiva. Pero, a diferencia de la extinción C-T, la mayoría de las muertes no dejó rastro, porque la vida no había evolucionado más allá de células individuales, que rara vez se conservan en el registro fósil. Por fortuna, estas formas de vida simple se reproducen con rapidez, lo que permite que su ADN acumule mutaciones durante un tiempo relativamente corto. Una combinación azarosa de mutaciones aleatorias permitió que algunas células tempranas no sólo sobrevivieran a la exposición al oxígeno, sino que también lo usaron para su beneficio. Estos organismos se convirtieron en ancestros de casi todas las formas modernas de vida. Con el tiempo, las plantas invadieron la tierra, y hacia el período Cretácico, las plantas que crecían en exuberante profusión brindaron sustento a los gigantes herbívoros, como el *Triceratops* de 12 toneladas.

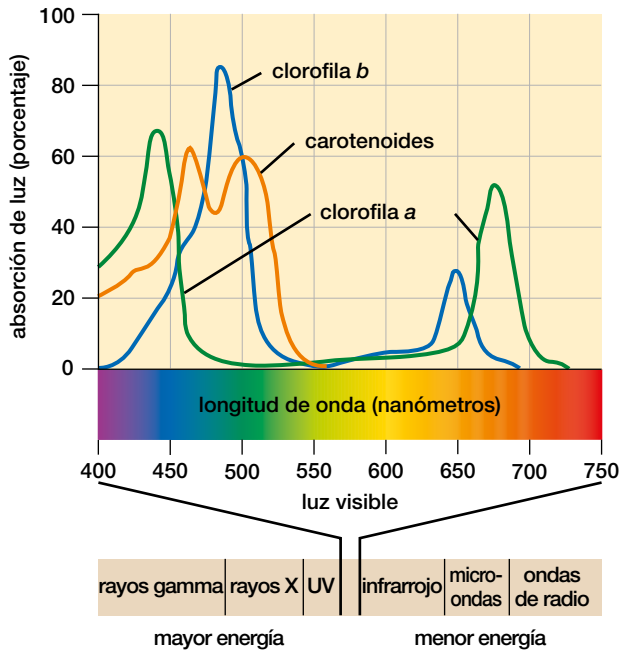
¿Qué reacciones químicas permitieron a las plantas capturar energía solar y almacenarla en enlaces químicos, liberando oxígeno en el proceso?

7.2 LAS REACCIONES LUMINOSAS: ¿CÓMO ES QUE LA ENERGÍA LUMÍNICA SE CONVIERTE EN ENERGÍA QUÍMICA?

Recuerda que las reacciones luminosas capturan la energía de la luz solar, y la almacenan como energía química en ATP y NADPH. Las moléculas que hacen posible estas reacciones, incluidos pigmentos que capturan la luz y enzimas, están ancladas en un arreglo preciso dentro de las membranas de las tilacoides. Conforme leas esta sección, ten presente cómo las membranas tilacoides y los espacios que encierran sostienen las reacciones luminosas.

Los pigmentos en los cloroplastos capturan la luz

El Sol emite energía que abarca un amplio espectro de radiación electromagnética. El **espectro electromagnético** varía desde los rayos gamma con longitud de onda corta, a través de las luces ultravioleta, visible e infrarroja, hasta las ondas de radio con longitud de onda muy larga (**FIG. 7-5**). La luz y todas las otras ondas electromagnéticas están compuestas por paquetes individuales de energía llamados **fonones**. La energía de un fotón corresponde a su longitud de onda: los fonones con longitud de onda corta, como los rayos gamma y X, son muy energéticos, mientras que los fonones con longitud de onda larga, como las microondas y las ondas de radio, portan energías más bajas. La luz visible consta de longitudes de onda con energías que son suficientemente altas como para alterar las moléculas de pigmento biológico (moléculas que absorben luz) como la clorofila, mas no tan



▲ **FIGURA 7-5 Luz y pigmentos cloroplasto** Los colores del arco iris que percibes son una pequeña parte del espectro electromagnético. Las clorofilas a y b (curvas verde y azul, respectivamente) absorben con intensidad luces violeta, azul y roja, y reflejan un color verde o amarillo verdoso a tus ojos. Los carotenoides (curva anaranjada) absorben longitudes de onda azul y verde.

PENSAMIENTO CRÍTICO Monitoreas la producción de oxígeno fotosintético de la hoja de una planta iluminada por luz blanca. ¿Cómo y por qué la producción de oxígeno cambiaría si colocas filtros enfrente de la fuente de luz que transmite a la hoja luz (a) sólo roja, (b) sólo infrarroja y (c) sólo verde?

altas como para romper los enlaces de moléculas cruciales como el ADN. (No es coincidencia que estas longitudes de onda, sólo con la cantidad correcta de energía, también estimulen los pigmentos en tus ojos, lo que te permite ver.)

Cuando una longitud de onda específica de luz golpea un objeto como una hoja, ocurre uno de tres eventos: la luz puede reflejarse (rebotar de vuelta), transmitirse (pasar a través) o absorberse (capturarse). Las longitudes de onda de la luz que se reflejan o transmiten pueden llegar a los ojos de un observador; estas longitudes de onda se ven como el color del objeto. La energía lumínica que se absorbe puede impulsar procesos biológicos como la fotosíntesis.

Los cloroplastos contienen una variedad de moléculas de pigmento que absorben luz con diferentes longitudes de onda. La **clorofila a**, la molécula pigmento que captura luz clave en los cloroplastos, absorbe con fuerza luces violeta, azul y roja, pero refleja verde, y en consecuencia da a las hojas verdes su color (véase la Fig. 7-5). Los cloroplastos también contienen otras moléculas, llamadas de manera colectiva **pigmentos accesorios**, que absorben energía lumínica con longitudes de onda adicionales y transfieren su energía a la clorofila a. Los pigmentos accesorios incluyen clorofila b, una forma un poco diferente de la clorofila a que refleja luz amarillo-verdosa y absorbe parte de las longitudes de onda azul y rojo-anaranjado de la luz que pierde la clorofila a. Los **carotenoides** son pigmentos accesorios que se

¿TE HAS PREGUNTADO...

La bióloga Nancy Kiang y sus colegas de la NASA han desarrollado hipótesis acerca de

los colores de las plantas extraterrestres. Las estrellas tipo M, el tipo más abundante en la galaxia, emiten luz que es más roja y tenue que la del Sol. Si organismos fotosintéticos hubieran evolucionado en un planeta parecido a la Tierra, en órbita alrededor de una estrella tipo M, para capturar suficiente energía, las plantas muy posiblemente requerirían pigmentos que absorberían luz

con todas las longitudes de onda posibles. Dichos pigmentos casi no reflejarían luz de vuelta a tus ojos, de modo que estos fotosintetizadores extraterrestres tal vez serían negros, lo que crearía un paisaje de verdad espeluznante a los ojos humanos.

de qué color pueden ser las plantas en otros planetas?

encuentran en todos los cloroplastos. Ellos absorben luces azul y verde y por tanto parecen sobre todo amarillo o anaranjado (véase la Fig. 7-5). Los pigmentos accesorios carotenoides incluyen beta-caroteno, que da a muchos vegetales y frutas (incluidos zanahoria, calabaza, naranjas y melón) sus colores anaranjados. Es muy interesante que los animales convierten el beta-caroteno en vitamina A, que se usa para sintetizar el pigmento que captura luz en los ojos. Por tanto, en una hermosa simetría, el beta-caroteno que captura la energía lumínica en las plantas también se convierte en una sustancia que captura luz en los animales.

Aunque los carotenoides están presentes en las hojas, su color por lo general está enmascarado por la clorofila verde más abundante. En regiones templadas, conforme las hojas comienzan a morir en otoño, la clorofila se descompone antes que los carotenoides, lo que revela esos brillantes pigmentos amarillo y anaranjado como colores del otoño (**FIG. 7-6**).

Las reacciones luminosas ocurren en asociación con las membranas tilacoides

Las reacciones luminosas ocurren dentro y fuera de las membranas tilacoides. Estas membranas contienen muchos **fotosistemas**, cada uno formado por un cúmulo de clorofila y moléculas



▲ **FIGURA 7-6 La pérdida de clorofila revela pigmentos carotenoides** Conforme se aproxima el invierno, la clorofila en estas hojas de álamo se descompone, lo que revela los pigmentos carotenoides amarillo y anaranjado.

de pigmento accesorias rodeadas por varias proteínas. Existen dos tipos de fotosistemas, fotosistema II y fotosistema I, que funcionan en conjunto durante las reacciones luminosas. Los fotosistemas reciben su nombre de acuerdo con el orden en que se descubrieron, pero las reacciones luminosas comienzan con el fotosistema II y luego avanzan hacia el fotosistema I.

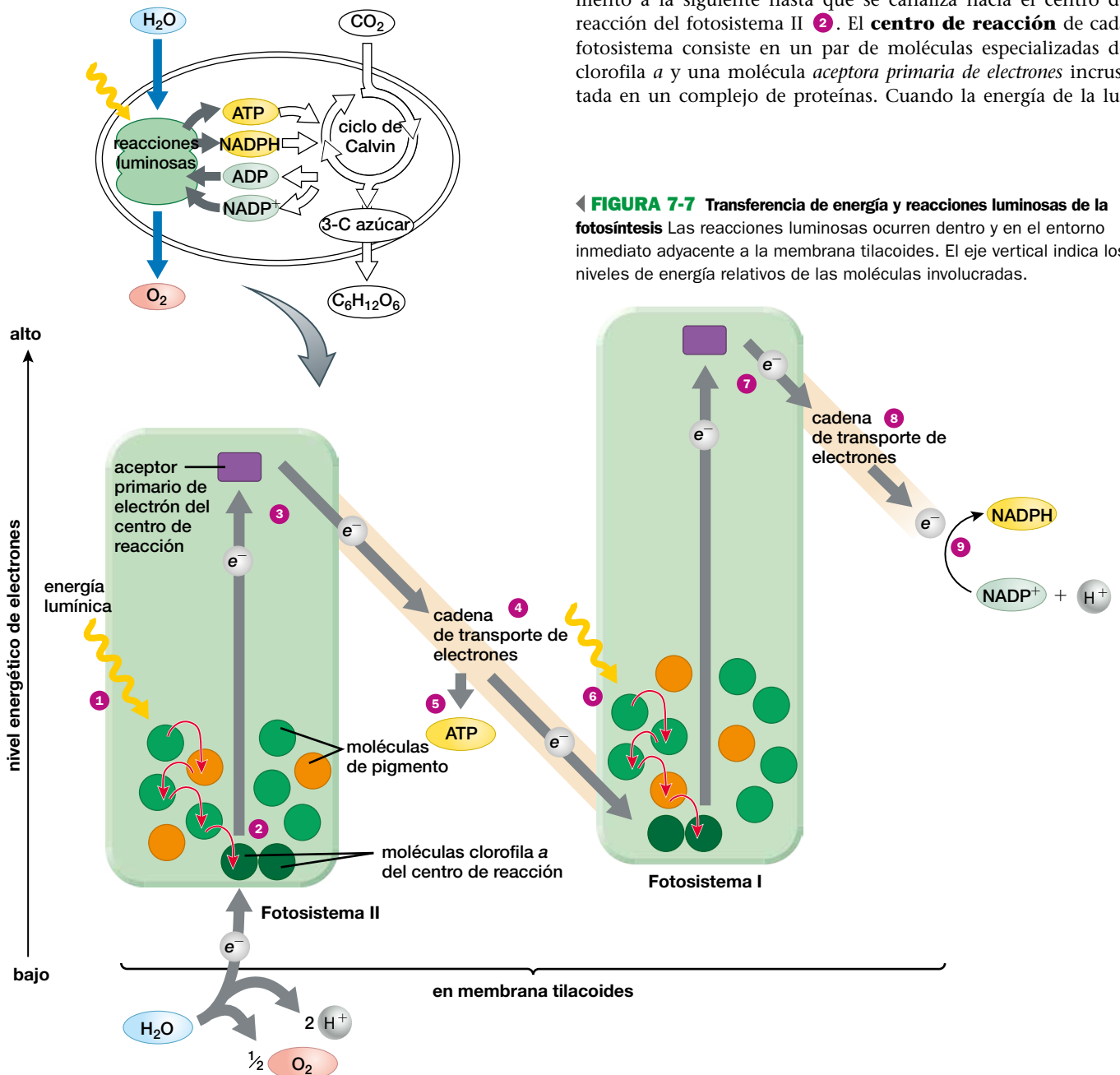
Adyacente a cada fotosistema hay una **cadena de transporte de electrones (CTE)** que consta de una serie de moléculas portadoras de electrones incrustadas en la membrana tilacoides. Los electrones fluyen a través de la siguiente ruta en las reacciones luminosas: fotosistema II → cadena de transporte de electrones → fotosistema I → cadena de transporte de electrones → NADPH.

Puedes considerar a las reacciones luminosas como una especie de *pinball*: la energía (luz solar) se introduce cuando un

jugador jala y libera una perilla. La energía se transfiere desde pistones impulsados por resorte (moléculas de clorofila) hacia una bola (un electrón), que lo impulsan hacia arriba (hacia un nivel de energía superior). Conforme la bola rebota de vuelta colina abajo, la energía que libera puede usarse para hacer girar una rueda (genera ATP) y hace sonar una campana (genera NADPH). Con este esquema general en mente, observa más de cerca la secuencia de eventos en las reacciones luminosas.

El fotosistema II y su cadena de transporte de electrones capturan energía lumínica, crean un gradiente de iones de hidrógeno y dividen agua

Mientras lees las siguientes descripciones, consulta los pasos numerados en la **FIGURA 7-7**. Las reacciones luminosas comienzan cuando las moléculas de pigmento agrupadas en el fotosistema II **1** absorben fotones. La energía salta de una molécula de pigmento a la siguiente hasta que se canaliza hacia el centro de reacción del fotosistema II **2**. El **centro de reacción** de cada fotosistema consiste en un par de moléculas especializadas de clorofila *a* y una molécula *aceptora primaria de electrones* incrustada en un complejo de proteínas. Cuando la energía de la luz



llega al centro de reacción impulsa un electrón desde una de las clorofilas del centro de reacción hacia el aceptor primario de electrones, que captura el electrón energizado 3.

Para que la fotosíntesis continúe, deben sustituirse los electrones que fueron impulsados fuera del centro de reacción del fotosistema II. Los electrones de reemplazo provienen de agua (véase 2). Las moléculas de agua se dividen mediante una enzima asociada con el fotosistema II, que libera electrones que sustituirán a los perdidos por las moléculas de clorofila del centro de reacción. El agua dividida también libera dos iones de hidrógeno, y por cada dos moléculas de agua divididas, se produce una molécula de O_2 .

Una vez que el aceptor primario de electrones en el fotosistema II captura el electrón, lo pasa a la primera molécula de la CTE en la membrana tilacoides 4. Luego el electrón viaja desde una molécula portadora de electrones hacia la siguiente, lo que libera energía conforme avanza. Parte de esta energía es aprovechada para bombear H^+ a través de la membrana tilacoides y hacia el espacio tilacoide, donde contribuye al gradiente H^+ que genera ATP (5; estudiarás esto dentro de poco). Por último, el electrón agotado de energía deja la CTE y entra al centro de reacción del fotosistema I, donde sustituye al electrón expulsado cuando la luz golpea el fotosistema I 6.

El fotosistema I y su cadena de transporte de electrones genera NADPH

Mientras tanto, la luz también ha golpeado las moléculas de pigmento del fotosistema I. Esta energía lumínica pasa hacia una molécula de clorofila *a* en el centro de reacción 6. Aquí, energiza un electrón que absorbe el aceptor primario de electrones del fotosistema I 7. (Este electrón energizado de inmediato es sustituido por un electrón agotado de energía de la primera cadena de transporte de electrones.) A partir del aceptor primario de electrones del fotosistema I, el electrón energizado pasa hacia una segunda CTE adyacente al fotosistema I en la membrana tilacoides 8. Aquí, el portador de electrones final es una enzima que cataliza la síntesis de NADPH. Para formar NADPH, la función de la enzima es combinar $NADP^+$ y H^+ (ambos disueltos en el estroma) con dos electrones energéticos de la CTE 9.

El gradiente de ión de hidrógeno genera ATP mediante quimiosmosis

La FIGURA 7-8 muestra cómo se mueven los electrones a través de la membrana tilacoides y cómo se usa su energía para crear un gradiente H^+ que impulsa la síntesis de ATP a través de un proceso llamado **quimiosmosis**. Conforme un electrón energizado viaja a lo largo de la CTE asociada con el fotosistema II, libera energía en pasos. Parte de esta energía se utiliza para bombear H^+ a través de la membrana tilacoides y hacia el espacio tilacoide 1. Esto crea una alta concentración de H^+ dentro del espacio 2 y una baja concentración en el estroma circundante. Durante la

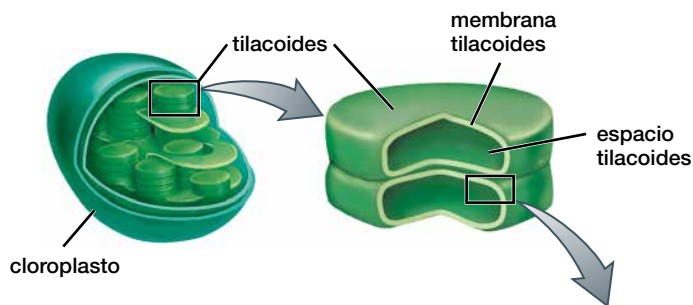
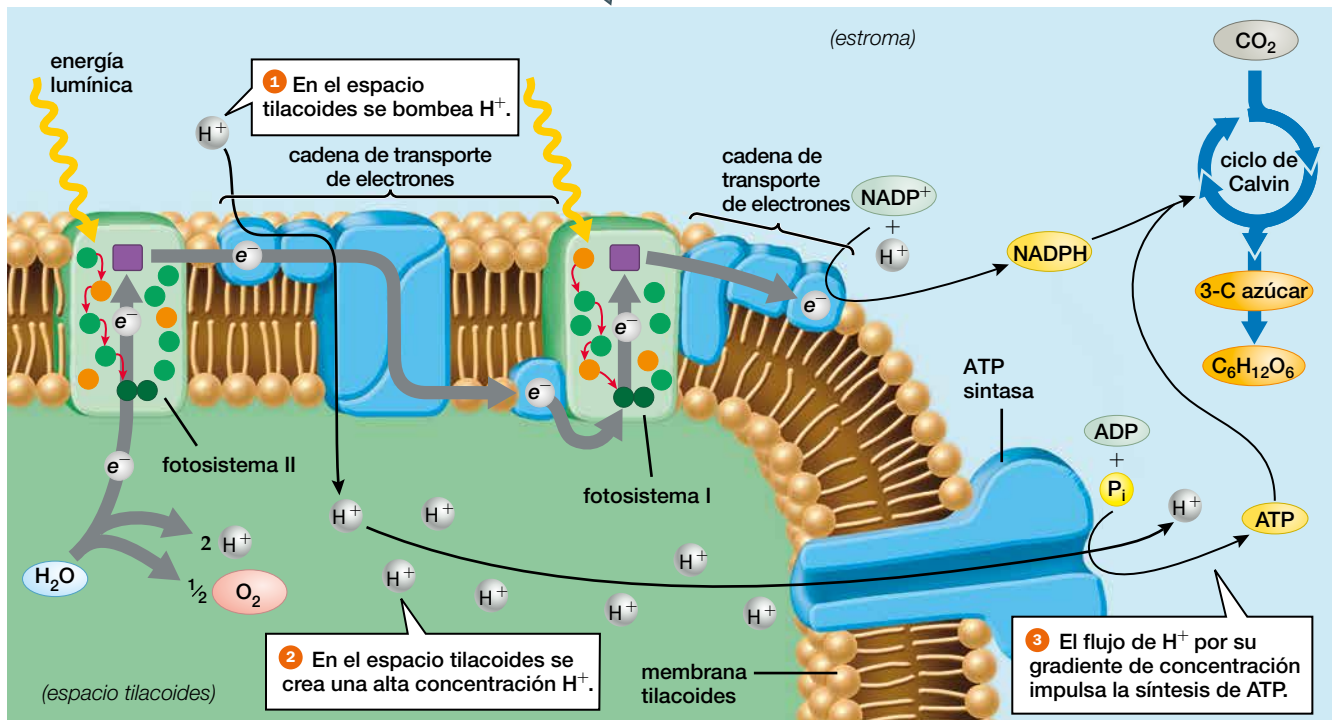


FIGURA 7-8 Eventos de las reacciones luminosas que ocurren dentro y cerca de la membrana tilacoides



quimiosmosis, H^+ fluye de vuelta por su gradiente de concentración a través de un tipo especial de canal llamado **ATP sintasa** que abarca la membrana tilacoides. La ATP sintasa produce ATP usando ADP y fosfato disueltos en el estroma 3. Toma la energía de aproximadamente tres H^+ y la pasa a través de ATP sintasa para sintetizar una molécula de ATP.

El gradiente H^+ realiza la misma función que el agua almacenada detrás de una presa en una planta hidroeléctrica. Al momento que el agua almacenada se libera en la planta hidroeléctrica, se canaliza hacia abajo a través de turbinas. De modo similar, los iones de hidrógeno en el espacio tilacoides se canalizan a través de canales de ATP sintasa. En la planta hidroeléctrica, las turbinas convierten la energía del agua en movimiento en energía eléctrica. En forma análoga, ATP sintasa convierte la energía liberada por el flujo de H^+ en energía química almacenada en los enlaces de ATP.

RESUMEN: Reacciones luminosas

- Los pigmentos clorofila y carotenoide del fotosistema II absorben luz que energiza y expulsa un electrón de una molécula clorofila *a* del centro de reacción. El electrón energizado es capturado por la molécula primaria aceptora de electrón.
- El electrón pasa del aceptor primario de electrón a la CTE, donde se mueve de molécula a molécula y libera energía con cada transferencia. Parte de la energía se usa para crear un gradiente de iones de hidrógeno a través de la membrana tilacoides. Este gradiente se usa para impulsar la síntesis de ATP mediante quimiosmosis.
- Enzimas asociadas con el fotosistema II dividen el agua. Esto libera electrones que sustituyen a los expulsados de las clorofilas del centro de reacción, suministra H^+ que aumenta el gradiente H^+ para la producción de ATP y libera O_2 .
- Pigmentos clorofila y carotenoide en el fotosistema I absorben luz que energiza y expulsa un electrón de una molécula de clorofila *a* del centro de reacción hacia la molécula aceptora primaria de electrón. Este electrón se sustituye con un electrón agotado de energía desde la CTE asociada con el fotosistema II.
- El electrón energizado pasa desde el aceptor primario de electrón hacia la CTE adyacente, donde se mueve de molécula a molécula y libera energía.
- La molécula final en esta segunda CTE es una enzima que sintetiza la NADPH portadora de energía del $NADP^+$ y H^+ para cada dos electrones energizados que llegan a él.
- Los productos globales de las reacciones luminosas son los portadores de energía NADPH y ATP; O_2 se libera como subproducto.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- mencionar las moléculas que capturan luz en los cloroplastos y describir sus funciones?
- diagramar y describir las moléculas dentro de las membranas tilacoides y explicar cómo captura y transfieren energía lumínica?
- explicar cómo se generan NADPH y ATP?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

¿Los dinosaurios murieron por la falta de luz solar?

Burbujas de aire atrapadas en ámbar del periodo Cretácico han revelado que el oxígeno constituía casi 35% de la atmósfera de aquella época, comparado con 21% de la actualidad. Abundante oxígeno habría intensificado los incendios causados por la reentrada flamante de los desechos provenientes del impacto del asteroide. Los ecosistemas marinos, que se apoyan en microorganismos fotosintéticos, habrían colapsado rápidamente en las condiciones de penumbra.

Una gran porción de la vegetación terrestre del planeta tal vez se consumió por el fuego, y muchas de las plantas terrestres que sobrevivieron a los incendios habrían sucumbido durante el frío y oscuro “invierno global” que comenzó cuando el planeta fue abarcado por el hollín y el polvo. La mayoría de los animales herbívoros que sobrevivieron a la explosión inicial pronto habrían muerto de hambre, en especial los enormes, como el *Triceratops* de 12 toneladas, que necesitaba consumir cientos de kilogramos de vegetación diariamente. Los depredadores, como el *Tyrannosaurus*, que dependían de los herbívoros para su alimentación, habrían muerto poco después.

¿Qué reacciones permiten a las plantas almacenar las moléculas de alta energía de las que ellas, y la mayor parte de las otras formas de vida, todavía dependen en la actualidad?

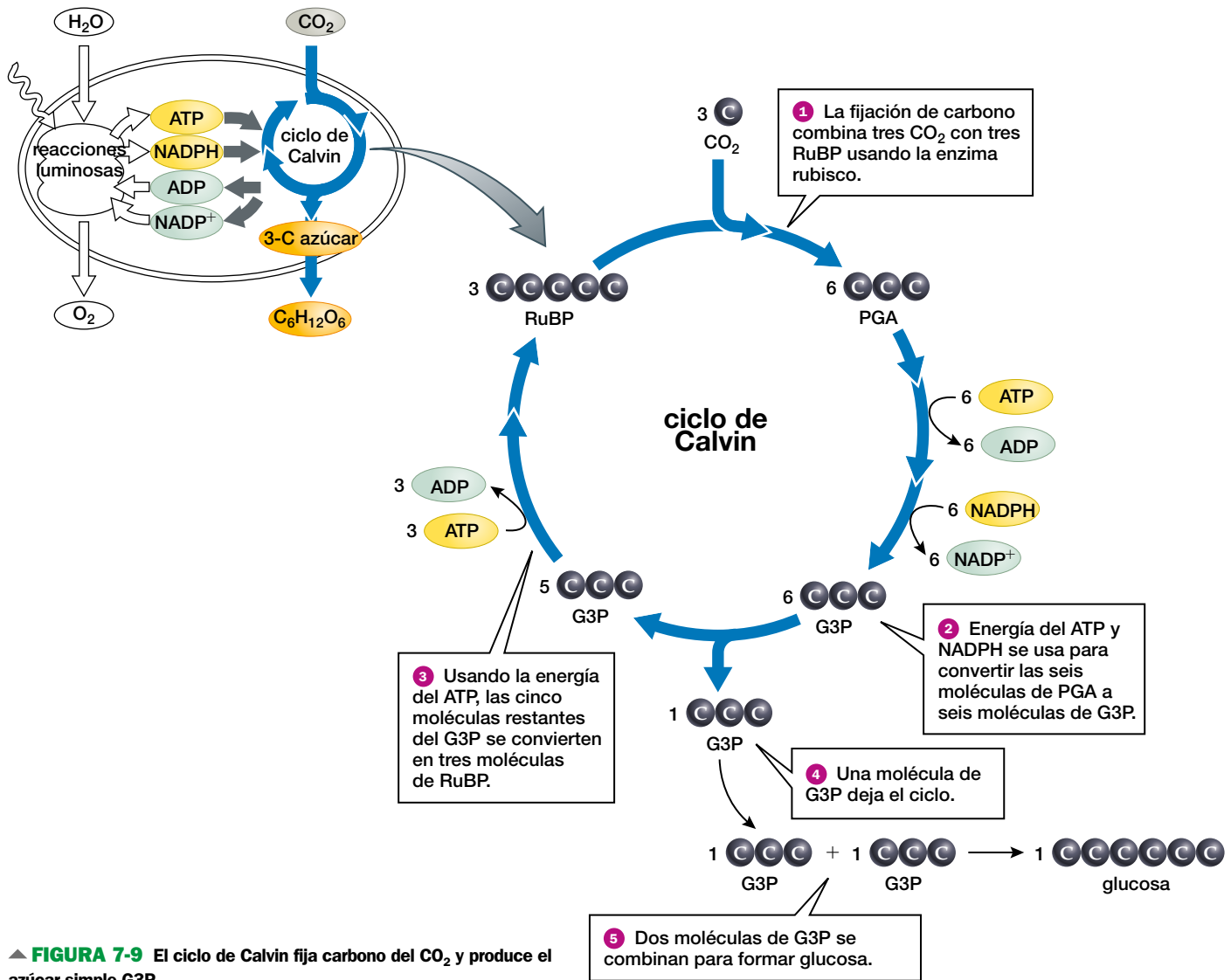
7.3 EL CICLO DE CALVIN: ¿CÓMO SE ALMACENA ENERGÍA QUÍMICA EN LAS MOLÉCULAS DE AZÚCAR?

Las células de tu cuerpo producen dióxido de carbono cuando quemas azúcar para obtener energía (lo que se describe en el Capítulo 8), pero no pueden formar moléculas orgánicas mediante la captura (o *fijación*) de los átomos de carbono en el CO_2 . Aunque esta hazaña la pueden lograr algunos tipos de bacterias *quimiosintéticas*, que fijan carbono usando la energía ganada al romper las moléculas inorgánicas, casi toda la fijación de carbono la realizan organismos fotosintéticos. El carbono se captura del CO_2 atmosférico, durante el ciclo de Calvin, usando energía de la luz solar cosechada durante las reacciones luminosas. En la década de 1950 los químicos Melvin Calvin, Andrew Benson y James Bassham descubrieron los detalles del ciclo de Calvin. Con isótopos radiactivos de carbono (véase el Capítulo 2) fueron capaces de seguir átomos de carbono conforme se movían desde el CO_2 a través de los varios compuestos del ciclo y, al final, hacia moléculas de azúcar.

El ciclo de Calvin captura dióxido de carbono

El ATP y el NADPH sintetizados durante las reacciones luminosas se disuelven en el estroma fluido que rodea la tilacoides. Ahí, estos portadores de energía impulsan la síntesis del azúcar de tres carbonos *gliceraldehído-3-fosfato* (*G3P*) del CO_2 en el ciclo de Calvin. Esta ruta metabólica se describe como un “ciclo” porque comienza y termina con la misma molécula de cinco carbonos, *ribulosa bifosfato* (*RuBP*).

Por simplicidad, el inicio y final del ciclo se ilustran con tres moléculas de RuBP. Cada “vuelta” del ciclo captura tres moléculas



de CO_2 y produce una molécula del producto final azúcar simple: G3P. El ciclo de Calvin se entiende mejor si lo divides en tres partes: (1) fijación de carbono, (2) síntesis de G3P y (3) regeneración de RuBP que permite la continuación del ciclo (FIG. 7-9).

Durante la **fijación de carbono**, el carbono del CO_2 se incorpora en moléculas orgánicas. La enzima **rubisco** combina tres moléculas de CO_2 con tres moléculas RuBP para producir tres moléculas inestables de seis carbonos que de inmediato se dividen a la mitad y forman seis moléculas de **ácido fosfoglicérico (PGA)**, una molécula de tres carbonos **1**. Puesto que la fijación de carbono genera esta molécula PGA de tres carbonos, al ciclo de Calvin con frecuencia se le refiere como **ruta C_3** .

La síntesis del azúcar simple de tres carbonos G3P ocurre vía una serie de reacciones que usan energía donada por ATP y NADPH. Durante estas reacciones, seis moléculas de PGA de tres carbonos se reordenan para formar seis moléculas G3P de tres carbonos **2**. Cinco de las seis moléculas G3P se usan para regenerar tres moléculas RuBP de cinco carbonos, usando el ATP generado durante las reacciones luminosas **3**. La única molécula G3P restante sale del ciclo de Calvin **4**.

La fijación de carbono, el primer paso en el ciclo de Calvin, puede perturbarse por O_2 . La enzima rubisco que fija carbono no es por completo selectiva y permitirá que O_2 en lugar de CO_2 se combine con RuBP. Cuando O_2 sustituye CO_2 , el resultado es un proceso de desecho llamado **fotorrespiración**, que reduce la tasa de fijación de carbono en aproximadamente 33%. Si la fotorrespiración pudiera evitarse, las plantas podrían capturar energía solar de manera mucho más eficiente. Muchos investigadores trabajan para modificar genéticamente la enzima rubisco para hacerla más selectiva a CO_2 , con la esperanza de aumentar la producción de cultivos como el trigo. Otros investigadores ya han tomado, de bacterias fotosintéticas, genes de una versión de rubisco de actuación más rápida, y los han insertado en plantas.

Un pequeño porcentaje de las plantas terrestres del planeta evolucionaron rutas bioquímicas que consumen un poco más de energía pero aumentan la eficiencia de la fijación de carbono en ambientes calientes secos. Estas rutas, la **ruta C_4** y la ruta del **metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM)**, se exploran en el "Con más detalle: Rutas alternas aumentan la fijación de carbono".

CON MÁS DETALLE | Rutas alternas aumentan la fijación de carbono

En condiciones calientes y secas, los estomas permanecen cerrados gran parte del tiempo para evitar la evaporación de agua. Pero esto también evita el intercambio de gases, de modo que, conforme ocurre la fotosíntesis, la concentración de CO_2 cae y la de O_2 sube. El O_2 puede enlazarse al sitio activo de la enzima rubisco y evitar que el CO_2 se enlace, un ejemplo de inhibición competitiva. Entonces el O_2 se combina con RuBP y produce la fotorrespiración, que reduce de manera importante la tasa de fijación de carbono. Las plantas, en particular las plántulas frágiles, pueden morir bajo estas circunstancias porque son incapaces de capturar suficiente energía para satisfacer sus necesidades metabólicas.

Rubisco es la proteína más abundante sobre la Tierra y, presumiblemente, una de las más importantes. Cataliza la reacción mediante la cual el carbono entra a la biosfera, y toda la vida se basa en el carbono. ¿Por qué, entonces, el rubisco es tan selectivo? Cuando el rubisco evolucionó por primera vez, la atmósfera de la Tierra era alta en CO_2 pero contenía poco O_2 , de modo que no hubo amenaza de inhibición competitiva. Conforme el O_2 atmosférico aumentó, nunca ocurrieron mutaciones aleatorias que hubieran evitado la inhibición competitiva. En vez de ello, ciertas plantas con flores evolucionaron dos mecanismos diferentes, pero muy relacionados, que dieron la vuelta a la fotorrespiración: la ruta C_4 y el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM). Cada una usa el ciclo de Calvin, pero cada una también involucra muchas reacciones adicionales y consume más ATP que el ciclo de Calvin solo. Pero, en compensación por la pérdida de ATP, estas plantas conservan más agua bajo condiciones calientes y secas.

Las plantas C_4 capturan carbono y sintetizan azúcar en células diferentes

Las plantas típicas, conocidas como *plantas C_3* (porque sólo usan el ciclo C_3 , otro nombre del ciclo de Calvin), los cloroplastos en los que ocurre el ciclo de Calvin se ubican sobre todo en células de mesófilo. En las células del haz vascular que rodea las venas de la hoja no se encuentran cloroplastos (véase la Fig. 7-3). En contraste, las *plantas C_4* tienen cloroplastos en las células tanto del mesófilo como del haz vascular. Dichas plantas usan una serie inicial de reacciones, llamada ruta C_4 , para capturar carbono de manera

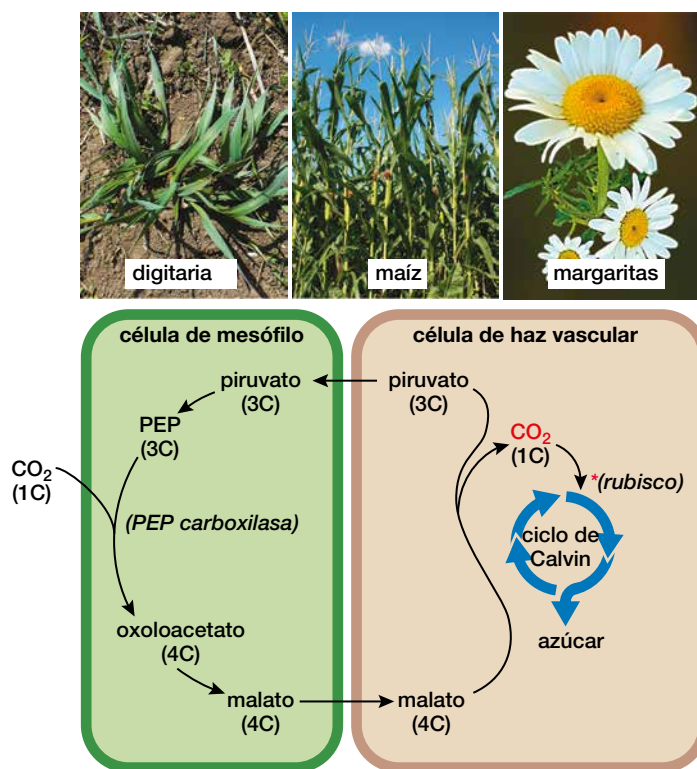
selectiva en sus cloroplastos mesófilos. Los cloroplastos mesófilos carecen de enzimas de ciclo de Calvin y usan la enzima *PEP carboxilasa* para fijar CO_2 . A diferencia del rubisco, PEP carboxilasa es muy selectiva para CO_2 sobre O_2 . La PEP carboxilasa hace que el CO_2 reaccione con una molécula de tres carbonos llamada fosfoenolpiruvato (PEP). De modo que, en las plantas C_4 , la fijación de carbono produce la molécula de cuatro carbonos oxaloacetato, a partir de la cual la ruta C_4 adquiere su nombre. El oxaloacetato se convierte rápidamente en otra molécula de cuatro carbonos, malato, que se difunde desde las células de mesófilo hacia las células del haz vascular. El malato actúa como un transbordador para CO_2 .

En las plantas C_4 , las enzimas del ciclo de Calvin (incluido rubisco) sólo están presentes en los cloroplastos de las células del haz vascular. En éstas, el malato se descompone y forma la molé-

cula de tres carbonos piruvato y libera CO_2 . Esto genera una alta concentración de CO_2 en las células del haz vascular (hasta 10 veces más alta que el CO_2 atmosférico). La alta concentración resultante de CO_2 permite al rubisco fijar carbono con poca competencia del O_2 , lo que minimiza la fotorrespiración. Entonces el piruvato se transporta activamente de vuelta a las células del mesófilo. Aquí, se usa más energía ATP para convertir el piruvato de vuelta en PEP, lo que permite que el ciclo continúe (FIG. E7-1). Las plantas que usan la fotosíntesis C_4 incluyen digitaria, maíz, margaritas y algunos cardos.

Las plantas CAM capturan carbono y sintetizan azúcar en diferentes momentos

Las plantas CAM también usan la ruta C_4 , pero en contraste con las plantas C_4 no usan diferentes tipos de células para



▲ **FIGURA E7-1 La ruta C_4** Tanto la ruta C_4 como la ruta CAM forman las mismas moléculas, fijan carbono en oxaloacetato usando la enzima selectiva PEP carboxilasa, y luego la almacenan en malato. En las plantas C_4 , el CO_2 atmosférico es atrapado en células de mesófilo y entra al ciclo de Calvin en células de haz vascular.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué las plantas C_3 tienen una ventaja sobre las plantas C_4 bajo condiciones frías y húmedas?

capturar carbono y sintetizar azúcar. En vez de ello, realizan ambas actividades en las mismas células de mesófilo, pero en diferentes momentos: la fijación de carbono ocurre en la noche, y la síntesis de azúcar, durante el día (**FIG. E7-2**).

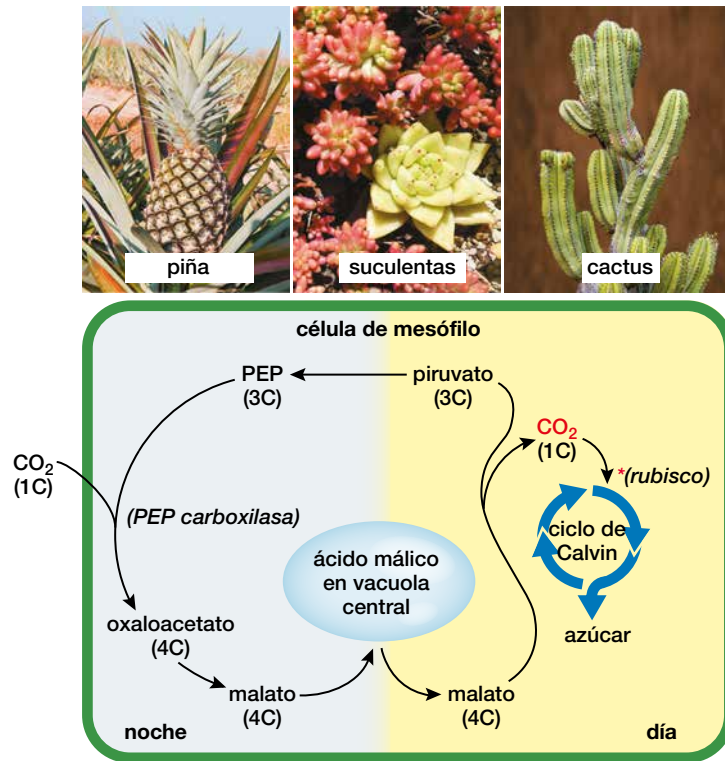
Los estomas de las plantas CAM abren de noche, cuando menos agua se evaporará porque las temperaturas son más frías y la humedad es mayor. El dióxido de carbono se difunde hacia la hoja y es capturado en células de mesófilo usando la ruta C_4 . El malato producido por la ruta C_4 se transporta entonces hacia la vacuola central, donde se almacena como ácido málico hasta el amanecer. Durante el día, cuando los estomas se cierran para conservar agua, el ácido málico deja la vacuola y reingresa al citoplasma como malato. El malato se descompone, forma piruvato (que se convertirá en PEP) y libera CO_2 , el cual entra al ciclo de Calvin (vía rubisco) para producir azúcar. Las plantas CAM incluyen piñas, suculentas y cactus.

Las plantas C_4 y CAM son adaptaciones especializadas

Puesto que las plantas C_4 y CAM reducen mucho la inhibición competitiva del rubisco por O_2 , ¿por qué no todas las plantas usan estas rutas? La negociación es que las rutas C_4 y CAM consumen más energía que el ciclo de Calvin; por tanto, estas plantas desperdician parte de la energía solar que capturan. Como resultado, sólo tienen una ventaja en los ambientes cálidos, soleados y secos. Esto explica por qué un abundante paisa-

je de pasto azul de Kentucky (una planta C_3) puede ser desplazado por digitaria es-

pinosa (una planta C_4) durante un verano caluroso y seco.



▲ **FIGURA E7-2 La ruta CAM** Como con la ruta C_4 , la ruta CAM fija carbono en oxaloacetato usando PEP carboxilasa y lo almacena en malato. En las plantas CAM, ambos procesos ocurren en la célula de mesófilo, pero la captura de CO_2 ocurre en la noche y el CO_2 entra al ciclo de Calvin durante el día.

El carbono fijado durante el ciclo de Calvin se utiliza para sintetizar glucosa

En las reacciones que ocurren afuera del ciclo de Calvin, dos moléculas de azúcar G3P de tres carbonos pueden combinarse para formar una molécula de glucosa de seis carbonos (véase la Fig. 7-9 5). Luego la glucosa puede usarse para sintetizar sacarosa (azúcar de mesa), una molécula disacárido de almacenamiento que consiste de una glucosa ligada a una fructosa. Las moléculas de glucosa también pueden ligarse juntas en cadenas largas para formar almidón (otra molécula de almacenamiento) o celulosa (un componente principal de las paredes celulares vegetales). Algunas plantas convierten glucosa en lípidos para almacenamiento. La glucosa también se descompone durante la respiración celular para proporcionar energía para las células de la planta.

La creciente población humana, hambrienta de energía, tiene puesto el ojo sobre los productos de almacenamiento de la fotosíntesis como sustituto de los combustibles fósiles. Estos "biocombustibles" tienen la potencial ventaja de no agregar CO_2 adicional (un "gas de efecto invernadero" que contribuye al cambio climático global) a la atmósfera, ¿pero están a la altura de lo que prometen? Esta pregunta se explora en el "Guardián de la Tierra: Biocombustibles: ¿Sus beneficios son falsos?".

RESUMEN: El ciclo de Calvin

El ciclo de Calvin puede dividirse en tres etapas:

1. Fijación de carbono: Tres RuBP capturan tres CO_2 y forman seis PGA.
2. Síntesis de G3P: Una serie de reacciones, impulsadas por energía de ATP y NADPH (a partir de reacciones luminosas), produce seis G3P. Un G3P deja el ciclo y está disponible para formar glucosa.
3. Regeneración de RuBP: Tres moléculas de RuBP se regeneran a partir de los cinco G3P restantes usando energía de ATP, lo que permite la continuación del ciclo.

En un proceso separado afuera del cloroplasto, dos moléculas G3P, producidas por el ciclo de Calvin, se combinan para formar glucosa.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir la función del ciclo de Calvin y dónde ocurre?
- mencionar las tres etapas del ciclo de Calvin, incluidas las moléculas que entran al ciclo y las que se forman en cada etapa?
- describir el destino del azúcar simple G3P generada por el ciclo de Calvin?

Biocombustibles: ¿Sus beneficios son falsos?

Cuando conduces tu automóvil, enciendes el termostato o tu lámpara de escritorio, en realidad estás desencadenando la energía de la luz solar prehistórica atrapada por los organismos fotosintéticos prehistóricos. Esto es así porque, durante cientos de millones de años, el calor y la presión convirtieron los cuerpos de estos organismos, con su energía solar almacenada y carbono capturado del CO₂ atmosférico antiguo, en carbono, petróleo y gas natural. Sin intervención humana, estos combustibles fósiles habrían permanecido atrapados profundo en el subsuelo.

Un principal contribuyente al cambio climático global es la creciente quema de combustibles fósiles por parte de una población humana que aumenta. Esta combustión libera CO₂ en la atmósfera; el dióxido de carbono añadido atrapa en la atmósfera calor que de otro modo se radiaría de vuelta al espacio. Desde que comenzó el uso de los combustibles fósiles, durante la Revolución Industrial a mediados del siglo XIX, los seres humanos han aumentado el contenido de CO₂ de la atmósfera en un 38%. Como resultado, la Tierra es cada vez más caliente, y muchos expertos temen que un futuro clima más caliente colocará enorme estrés sobre los habitantes de la Tierra (véase el Capítulo 29).

Para reducir las emisiones de CO₂ y la dependencia en petróleo importado, muchos gobiernos subsidian y promueven el uso de biocombustibles, en especial el etanol y el biodiesel. El etanol se produce mediante la fermentación de plantas ricas en azúcares, como caña de azúcar y maíz, para producir alcohol (la fermentación se describe en el Capítulo 8). El combustible biodiesel se elabora sobre todo a partir de petróleo derivado de plantas como soya, canola o palma. Puesto que el carbono almacenado en los biocombustibles se removió de la atmósfera moderna por fotosíntesis, su quema parece sólo restituir el CO₂ que recientemente estuvo presente en la atmósfera. ¿Esta es una solución al cambio climático global?

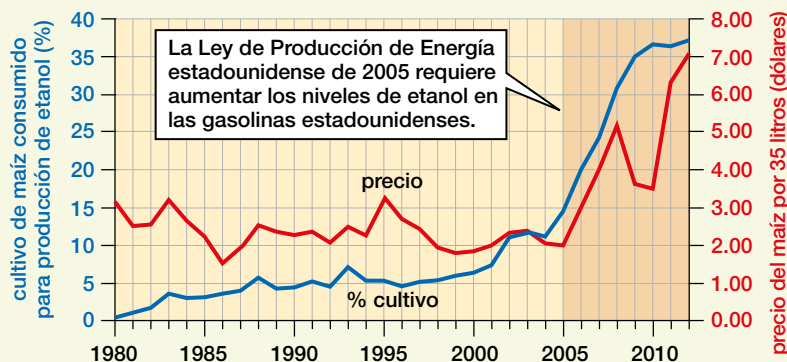
Los beneficios ambientales y sociales de la quema de combustibles derivados de cultivos alimenticios en los tanques de gasolina ahora provocan un acalorado debate. Más de 35% de los cultivos de maíz estadounidenses ahora alimentan vehículos en lugar de animales y personas; esta transición ha elevado los precios mundiales del maíz (FIG. E7-3). Mayores precios de maíz se traducen en aumento en los precios de los alimentos, pues los automóviles compiten con los consumidores animales y humanos. Otra preocupación



▲ **FIGURA E7-4 Bosque tropical desmontado** Esta vista aérea muestra las secuelas de desmontar bosque tropical abundante, la anterior casa de los raros tigres de Sumatra, elefantes, leopardos, orangutanes y un cúmulo de especies de aves. El área desmontada se convertirá en plantación de palma de aceite para biocombustibles. Los orangutanes en peligro (como los de la fotografía) cada vez más quedan sin hogar por la deforestación y con frecuencia son asesinados conforme son forzados a acercarse a los asentamientos humanos.

es que cultivar maíz y convertirlo en etanol usa grandes cantidades de combustible fósil, lo que niega las ventajas del etanol de maíz sobre la quema de gasolina. Los costos ambientales de usar cultivos alimenticios como fuente alternativa de combustibles también son enormes. Por ejemplo, el exuberante bosque lluvioso tropical de Indonesia (hogar de orangutanes, tigres de Sumatra y leopardos nublados) está siendo destruido para hacer espacio para plantaciones de palma para biocombustibles, con al menos 60 mil kilómetros cuadrados (un área del tamaño del West Virginia estadounidense) desmontados entre 2000 y 2012, y más de 8 mil kilómetros cuadrados anualmente en años más recientes (FIG. E7-4). En Brasil, las plantaciones de soya para biocombustibles han sustituido grandes extensiones de la selva tropical. De manera irónica, el desmonte de estos bosques para agricultura aumenta el CO₂ atmosférico porque los bosques lluviosos atrapan mucho más carbono que los cultivos que lo sustituyen.

Los biocombustibles tendrían mucho menos impacto ambiental y social si no se produjeran a partir de cultivos alimenticios o al destruir manguanes bosques lluviosos. Las algas muestran gran promesa como alternativa. Algunas algas producen almidón que puede fermentarse en etanol; otras producen aceite que puede convertirse en biodiesel. Algunos de estos fotosintetizadores microscópicos pueden producir 60 veces más aceite por kilómetro cuadrado que la soya y 5 veces más que el aceite de palma. Los investigadores también intentan separar la celulosa en sus azúcares componentes, lo que permitiría la generación de etanol a partir de cañas de maíz, virutas de madera o céspedes. En Estados Unidos, recién abrieron biorrefinerías de celulosa a nivel comercial; su éxito a largo plazo sigue siendo incierto. Aunque los beneficios de la mayoría de los biocombustibles de amplio uso en la actualidad pueden no justificar sus costos ambientales, hay esperanza de que esto cambiará conforme se desarrollen mejores tecnologías para aprovechar la energía capturada mediante fotosíntesis.



▲ **FIGURA E7-3 Los precios del maíz han aumentado de manera dramática desde que el etanol de maíz se agregó a la gasolina**

PENSAMIENTO CRÍTICO El porcentaje de etanol en las gasolinas ha alcanzado 10% y no es probable que aumente en el futuro cercano. Bosqueja un posible escenario para los precios del maíz y el porcentaje del maíz usado para etanol para continuar la gráfica de la Figura E7-3 hasta 2030, y ofrece razones para apoyar tu proyección. Tu escenario debe suponer una cosecha de maíz constante.

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

¿Los dinosaurios murieron por la falta de luz solar?

¿Un asteroide terminó con el reino de los dinosaurios? La hipótesis Álvarez al inicio fue tomada con escepticismo. Si tal evento catastrófico hubiese ocurrido, ¿dónde está el cráter? En 1991, algunos científicos finalmente lo ubicaron cerca de la ciudad costera de Chicxulub, en la península de Yucatán, México. El cráter, estimado en casi 180 kilómetros de diámetro y 16 kilómetros de profundidad, estaba lleno con detritos y roca sedimentaria tendida durante los 66 millones de años desde el impacto. El océano y la densa vegetación ocultan la mayoría de las trazas restantes de las imágenes de satélite. La identificación final del cráter de Chicxulub se basó en muestras de roca, patrones gravitacionales extraños y débiles características superficiales.

Algunos paleontólogos argumentan que el impacto del asteroide pudo haber exacerbado cambios más graduales en el clima, a los cuales no pudieron adaptarse los dinosaurios (con excepción de los ancestros de las aves modernas). Dichos cambios acaso se causaron mediante prolongada actividad volcánica intensa, como la ocurrida en un sitio en India aproximadamente en la época de la extinción C-T. Los volcanes expulsaron hollín y ceniza, y el iridio se encuentra en mayores niveles en la lava proveniente del manto fundido de la Tierra que en su corteza. De modo que el volcanismo feroz podría reducir de manera significativa la cantidad de luz solar para el crecimiento vegetal, expulsar gases de cambio climático al aire y también contribuir a la capa de frontera C-T con alto contenido en iridio.

En 2010, la hipótesis alternativa al impacto del asteroide recibió un duro golpe cuando un grupo experto de 41 investigadores publicó un artículo en la revista *Science*. Esta publicación analizó los 20 años previos de investigación por parte de paleontólogos, geoquímicos, geofísicos, climatólogos y expertos en sedimentación que trataron con el evento de extinción C-T. La conclusión: los ecosistemas terrestre y oceánico se destruyeron extremadamente rápido, y evidencia abrumadora apoya la hipótesis del impacto de asteroide propuesta por primera vez por el grupo Álvarez 30 años antes.

Hace poco, investigadores aplicaron técnicas de datación radiactiva de gran precisión a la capa de frontera C-T y a los detritos del asteroide Chicxulub. Estos hallazgos redujeron en forma dramática el marco temporal para ambos sucesos, revelando con toda la precisión que ahora es posible que los dos coincidieron. Los autores de este estudio subrayan que el impacto del asteroide pudo haber sido “la última gota”, que culminó una serie de perturbaciones ecológicas que ya habían estresado los ecosistemas existentes. Las condiciones de invernadero del periodo Cretácico tardío antes se habían interrumpido por varias caídas rápidas en temperatura y nivel del mar. Pulsos de actividad volcánica pudieron haber causado estos fríos repentinos, lo que dejó a la biosfera vulnerable ante el devastador cambio climático asociado con el impacto del asteroide.

CONSIDERA ESTO El evento de extinción C-T fue la más reciente de las cinco grandes extinciones documentadas en el registro fósil. La causa final de cualquiera de dichos eventos es un cambio ambiental masivo que ocurre en una escala temporal muy rápida para permitir la adaptación de las especies. En 1968, el biólogo Paul R. Ehrlich publicó el controvertido libro *The Population Bomb* (La bomba P) para describir el impacto de la sobrepoblación sobre los ecosistemas de la Tierra. Desde la publicación de Ehrlich, los números de seres humanos se han más que duplicado. Muchos científicos ahora reconocen una sexta extinción masiva causada completamente por las personas; las tasas de extinción actuales se estiman en 100 a 1000 veces la tasa de extinción que ocurriría en ausencia de actividad humana. La humanidad ha modificado cerca de la mitad de toda el área terrestre, apropiándose de un significativo porcentaje de toda la fotosíntesis terrestre para alimentarse. La humanidad está cambiando el clima de la Tierra a una tasa al menos 10 veces la de ciclos naturales previos entre las eras de calentamiento y de hielo. El impacto de la humanidad es colectivo, pero la población humana consiste de individuos. ¿Qué cambios en política global y qué elecciones individuales pueden ayudar a mantener el planeta que nos sostiene?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

7.1 ¿Qué es la fotosíntesis?

La fotosíntesis es el proceso que captura la energía de la luz solar y la usa para convertir moléculas inorgánicas de dióxido de carbono y agua en una molécula de azúcar de alta energía, y liberar oxígeno como subproducto. En las plantas, la fotosíntesis tiene lugar en los cloroplastos, usando dos secuencias de reacción principales: las reacciones luminosas y el ciclo de Calvin.

7.2 Las reacciones luminosas: ¿Cómo es que la energía lumínica se convierte en energía química?

Las reacciones luminosas ocurren en el tilacoide de los cloroplastos. La luz energiza electrones en las moléculas de clorofila ubicadas en los fotosistemas II y I. Electrones energéticos saltan hacia un aceptor primario de electrones y luego se mueven hacia cadenas de transporte de electrones adyacentes. La pérdida de energía conforme los electrones viajan a través de la primera CTE se usa para bombear iones de hidrógeno hacia el espacio tilacoide, lo cual crea un gradiente H^+ a través de la membrana tilacoide. Los iones de hidrógeno fluyen por este gradiente de concentración a través de canales de ATP sintasa mediante quimiosmosis. Por cada dos electrones energizados que pasan a través de la segunda CTE, a partir de $NADP^+$ y H^+ se forma

una molécula del portador de energía NADPH. Los electrones perdidos en el fotosistema II se sustituyen mediante electrones liberados al dividir agua, que también genera H^+ y O_2 . Los electrones energizados perdidos del fotosistema I se sustituyen con enzimas agotadas de energía a partir del fotosistema II.

7.3 El ciclo de Calvin: ¿Cómo se almacena energía química en las moléculas de azúcar?

El ciclo de Calvin, que ocurre en los estromas de los cloroplastos, usa energía del ATP y NADPH generada durante las reacciones luminosas para impulsar la síntesis de G3P. Entonces pueden combinarse dos moléculas de G3P para formar glucosa. El ciclo de Calvin tiene tres partes: (1) *Fijación de carbono*: Dióxido de carbono se combina con ribulosa bifosfato (RuBP) para formar ácido fosfoglicérico (PGA). (2) *Síntesis de G3P*: PGA se convierte en gliceraldehído-3-fosfato (G3P), usando energía de ATP y NADPH. (3) *Regeneración de RuBP*: Cinco moléculas de G3P se emplean para regenerar tres moléculas de RuBP, usando energía de ATP. Una molécula de G3P sale del ciclo; este G3P puede usarse para sintetizar glucosa y otras moléculas.

Términos clave

ATP sintasa 115	fotorrespiración 116
cadena de transporte de electrones (CTE) 113	fotosíntesis 109
carotenoide 112	fotosistema 112
células de haz vascular 109	granos 110
centro de reacción 113	mesófilo 109
ciclo de Calvin 111	metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM) 116
clorofila 110	NADPH ⁺ (NADP ⁺ ; nicotinamida-adenina-dinucleótido fosfato) 111
clorofila <i>a</i> 112	pigmento accesorio 112
cloroplasto 110	quimiosmosis 114
cutícula 109	reacciones luminosas 110
epidermis 109	rubisco 116
espectro electromagnético 111	ruta C_3 116
estomas 109	ruta C_4 116
estroma 110	tilacoides 110
fijación de carbono 116	
fotón 111	

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- ¿Cuál de los siguientes enunciados es verdadero?
 - La fotosíntesis evolucionó en una atmósfera con poco o nada de oxígeno.
 - La fotosíntesis sólo ocurre en las plantas.
 - El oxígeno es necesario para la fotosíntesis.
 - El dióxido de carbono es necesario para la fotorrespiración.
- El ciclo de Calvin
 - sólo puede ocurrir cuando hay luz presente.
 - es la parte de la fotosíntesis donde se captura carbono.
 - produce ATP y NADPH.
 - ocurre en el tilacoides.
- ¿Cuál de los siguientes enunciados es verdadero?
 - Los cloroplastos se encuentran sobre todo en las células del mesófilo.
 - El espacio entre las membranas exterior e interior de los cloroplastos se llama espacio tilacoides.
 - Las células de mesófilo en el centro de la hoja están empaquetadas firmemente.
 - Los haces vasculares de la hoja circulan CO_2 y O_2 .
- Los carotenoides
 - incluyen clorofilas *a* y *b*.
 - sirven como pigmentos accesorios.
 - se producen en el otoño en climas templados.
 - absorben sobre todo luz amarilla y anaranjada.
- ¿Cuál de los siguientes enunciados es falso?
 - El fotosistema II divide agua.
 - El fotosistema II captura energía directamente de la luz.
 - Los centros de reacción contienen moléculas de clorofila *a*.
 - El fotosistema I genera O_2 .

Llena los espacios

- Las hojas de las plantas contienen poros llamados _____ que permiten a la planta liberar _____ y tomar _____. En clima caliente y seco, estos poros están cerrados para evitar _____. La fotosíntesis ocurre en organelos llamados _____ que se concentran dentro de células _____ de la mayoría de las hojas de plantas.
- La clorofila *a* captura luz con longitudes de onda que corresponden a los tres colores _____, _____ y _____. ¿Qué color refleja la clorofila? _____. Pigmentos accesorios que reflejan amarillo y anaranjado se llaman _____ en la membrana _____ del cloroplasto.
- Durante la primera etapa de la fotosíntesis, la luz es capturada y canalizada hacia moléculas de clorofila *a* _____. Después, el electrón energizado pasa hacia _____. Desde ahí, se transfiere a través de una serie de moléculas llamadas _____. La energía perdida durante estas transferencias se usa para crear un gradiente de _____. El proceso que usa este gradiente para generar ATP se llama _____.
- El oxígeno producido como subproducto de fotosíntesis se deriva de _____, y los carbonos usados para elaborar glucosa se derivan de _____. La ruta bioquímica que captura carbono atmosférico se llama _____. El proceso de capturar carbono se llama _____.
- En las plantas, la enzima que cataliza la captura de carbono es _____, que enlaza _____ así como CO_2 . Cuando enlaza la molécula "equivocada", esta enzima hace que ocurra _____. Dos rutas que reducen este proceso se llaman _____ y _____.
- Las reacciones luminosas generan las moléculas portadoras de energía _____ y _____, que luego se usan en el ciclo _____. La fijación de carbono combina dióxido de carbono con la molécula de cinco carbonos _____. Dos moléculas de _____ pueden combinarse para producir el azúcar de seis carbonos _____.

Preguntas de repaso

1. Explica qué ocurriría a la vida si la fotosíntesis cesara. ¿Por qué ocurriría esto?
2. Escribe y luego explica la ecuación de la fotosíntesis.
3. Dibuja un diagrama simplificado de la sección transversal de una hoja y etiquétalo. Explica cómo la estructura de una hoja soporta la fotosíntesis.
4. Dibuja un diagrama simplificado de un cloroplasto y etiquétalo. Explica cómo las partes individuales del cloroplasto soportan la fotosíntesis.
5. Explica la fotorrespiración y por qué ocurre. Describe los dos mecanismos que algunos grupos de plantas evolucionaron para reducir la fotorrespiración.
6. Traza el flujo de energía en los cloroplastos, desde la luz solar hasta el ATP, e incluye una explicación de la quimiosmosis.
7. Resume los eventos del ciclo de Calvin. ¿Dónde ocurre? ¿Qué molécula se fija? ¿Cuál es el producto del ciclo? ¿De dónde proviene la energía para impulsar el ciclo? ¿Qué molécula se regenera?

Aplicación de conceptos

1. Supón que se realiza un experimento en el cual a la planta I se le suministra dióxido de carbono normal pero con agua que contiene átomos de oxígeno radiactivo. A la planta II se le suministra agua normal pero con dióxido de carbono que contiene átomos de oxígeno radiactivo. A cada planta se le permite realizar fotosíntesis, y el gas oxígeno y los azúcares producidos se ponen a prueba por radiactividad. ¿Cuál planta esperarías produzca azúcares radiactivos y cuál planta esperarías produzca gas oxígeno radiactivo? Explica por qué.
2. Si fueses a medir el pH en el espacio rodeado por la membrana tilacoides en una planta fotosintéticamente activa, ¿esperarías que fuera ácido, básico o neutro? Explica tu respuesta.
3. Supón que quieres agregar un pigmento accesorio a los fotosistemas de un cloroplasto para ayudarlo a fotosintetizar de manera más eficiente. ¿Luz con qué longitudes de onda absorbería el nuevo pigmento? Describe el color de tu nuevo pigmento. ¿Este sería un proyecto útil para los ingenieros genéticos? Explica.

8

COSECHA DE ENERGÍA: GLUCÓLISIS Y RESPIRACIÓN CELULAR



El esqueleto del rey Ricardo III (inserto) se revela.

ESTUDIO DE CASO

se mutiló aún más después de su muerte. En apariencia, frailes franciscanos lo enterraron de manera apresurada en la iglesia Greyfriars: desnudo, sin ataúd y en una tumba superficial que era demasiado corta para su cuerpo.

Antes de la excavación de 2012, la iglesia franciscana y su monasterio asociado no se habían visto desde 1538, cuando fueron derrumbados y se construyeron nuevas edificaciones sobre el sitio. La ubicación de la iglesia y el monasterio se olvidaron después, pero un historiador y arqueólogos (auxiliados por un radar que penetraba la tierra) realizaron cierto trabajo detectivesco que condujo a la hipótesis de que era probable que las ruinas se encontraran bajo un estacionamiento en Leicester. A pesar de esta hipóte-

sis tentadora, los expertos todavía creían que sólo había una muy remota posibilidad de que el cuerpo de Ricardo III estuviera enterrado ahí, de modo que el descubrimiento de un esqueleto desfigurado por heridas de batalla y severa curvatura espinal (consistente con los registros históricos; véase la flecha en la fotografía) se tomó con asombro.

Investigaciones arduas conducidas por el genetista Turi King, de la Universidad de Leicester, identificaron el cuerpo del rey casi con certeza. King analizó ADN mitocondrial de un diente del esqueleto de 529 años de antigüedad. Una mitocondria tiene varias copias de un pequeño bucle circular de ADN, y cada bucle contiene alrededor de 1/200 mil del ADN que se encuentra en el núcleo.

Las mitocondrias proporcionan energía a toda célula en los cuerpos de los organismos eucariontes. Estos complejos organelos impulsaron los músculos de los soldados y sus caballos en la batalla de Bosworth, mientras de manera simultánea realizaban la mundana tarea de mantener sus dientes vivos. ¿Cómo funcionan las mitocondrias? ¿Por qué uno comienza a morir en segundos si su función se bloquea? ¿Y por qué las mitocondrias tienen su propio ADN?

Ascensión de un rey

“¡UN CABALLO! ¡UN CABALLO! ¡MI REINO POR UN CABALLO!” grita el rey Ricardo III en la obra de Shakespeare *King Richard III*, momentos después su caballo fue asesinado en la batalla de Bosworth Field en Leicester, Inglaterra, en 1485. El monarca de 32 años de edad había gobernado sólo durante dos años antes de esta batalla final de la Guerra de las Rosas de 30 años, y su breve vida estuvo plagada con intrigas políticas y conspiraciones. Ahora, gracias al ADN mitocondrial, su esqueleto fue identificado, lo que ofrece detalles de sus momentos finales en batalla, así como un amplio bosquejo de su apariencia. Por ejemplo, aunque no tuvo la joroba que representa Shakespeare, su esqueleto sí revela una severa deformidad espinal (véase la fotografía de apertura del capítulo).

Nadie sabe en realidad qué gritó el rey Ricardo III cuando murió, pero se sabe que sus heridas fueron horribles. Sus ocho lesiones en la cabeza incluyen una herida de espada que perforó su cráneo y penetró por completo a través de su cerebro, y mutilaciones de un arma parecida a una hacha cortaron grandes trozos de su cráneo. Las heridas en sus costillas y pelvis sugieren que el cuerpo del rey

DE UN VISTAZO

8.1 ¿Cómo obtienen energía las células?

8.2 ¿Cómo comienza la glucólisis a descomponer la glucosa?

8.3 ¿Cómo la respiración celular extrae energía de la glucosa?

8.4 ¿Cómo la fermentación permite la continuación de la glucólisis cuando falta oxígeno?

8.1 ¿CÓMO OBTIENEN ENERGÍA LAS CÉLULAS?

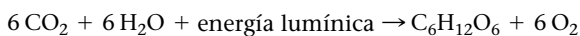
Las células requieren un suministro continuo de energía para activar la multitud de reacciones metabólicas que son esenciales sólo para permanecer vivo. En este capítulo se describen las reacciones celulares que transfieren energía desde moléculas que almacenan energía, en particular la glucosa, hacia las moléculas que transportan la energía, como el ATP.

La segunda ley de la termodinámica dice que cada vez que ocurre una reacción espontánea, la cantidad de energía útil en un sistema disminuye y se produce calor (véase el Capítulo 6). Las células son relativamente eficientes para capturar energía química durante la descomposición de glucosa cuando hay oxígeno disponible, almacenan alrededor de 40% de la energía química de la glucosa en moléculas de ATP, y liberan el resto como calor. (Si 60% de calor de desperdicio suena elevado, compara esto con 80% de la energía química liberada como calor por los motores convencionales que queman gasolina.)

La fotosíntesis es la fuente más importante de energía celular

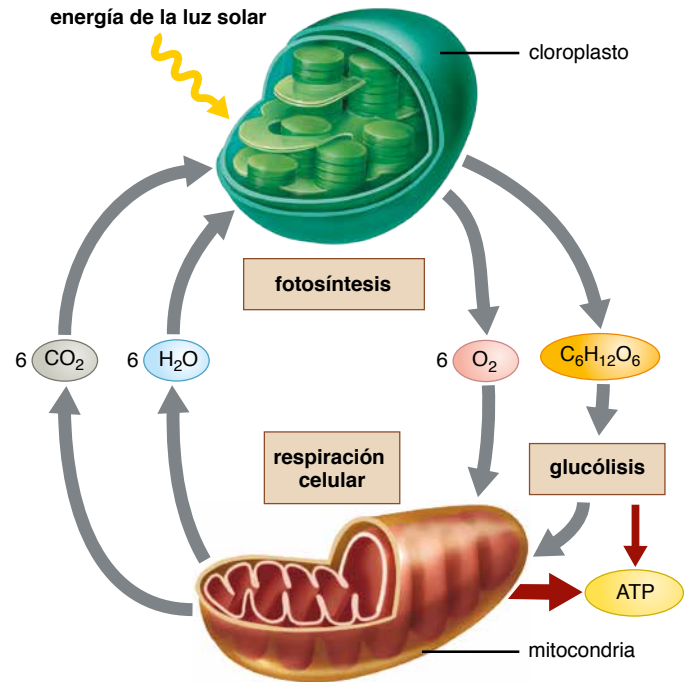
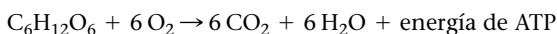
La energía utilizada por la vida sobre la Tierra proviene casi por completo de la luz del Sol, capturada durante la fotosíntesis por plantas y otros organismos fotosintéticos y almacenada en los enlaces químicos de azúcares y otras moléculas orgánicas (véase el Capítulo 7). Casi todos los organismos, incluidos aquellos que fotosintetizan, usan glucólisis y respiración celular para descomponer estos azúcares y otras moléculas orgánicas y capturar parte de la energía como ATP. La **FIGURA 8-1** ilustra la interrelación entre la fotosíntesis y la descomposición de glucosa ($C_6H_{12}O_6$). Esta última comienza con glucólisis en el citosol celular, lo que libera pequeñas cantidades de ATP. Entonces el producto final de la glucólisis se descompone aún más durante la respiración celular en las mitocondrias, lo que suministra cantidades mucho mayores de energía en el ATP. En la formación de ATP durante la respiración celular, las células usan oxígeno (originalmente liberado por organismos fotosintéticos) y liberan tanto agua como dióxido de carbono: los materiales brutos para la fotosíntesis.

Fotosíntesis



La ecuación química que describe la descomposición completa de glucosa es el inverso de la formación de glucosa mediante fotosíntesis.

Descomposición completa de glucosa

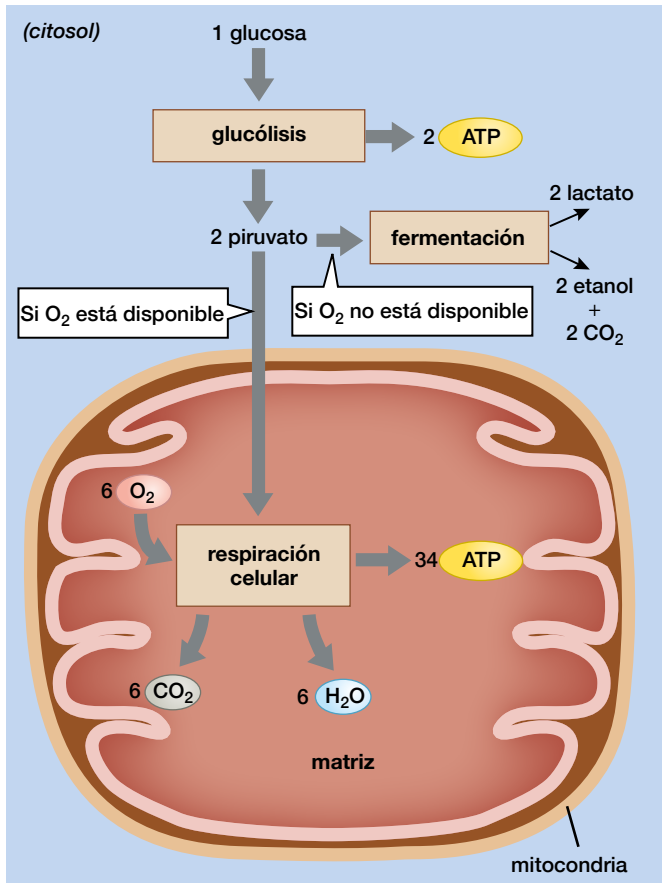


▲ **FIGURA 8-1** Interrelación entre fotosíntesis y descomposición de glucosa Los productos de cada proceso los usa el otro. La fuente más importante de energía es la luz solar, capturada durante la fotosíntesis y liberada durante la glucólisis y la respiración celular.

La única diferencia está en las formas de energía involucrada. La energía lumínica almacenada en la glucosa durante la fotosíntesis se libera durante la descomposición de glucosa y se usa para generar ATP, con cierta pérdida en forma de calor durante cada conversión.

Todas las células pueden usar glucosa como fuente de energía

Pocos organismos almacenan glucosa en su forma simple. Las plantas convierten glucosa a sacarosa o almidón para almacenamiento. Los seres humanos y muchos otros animales almacenan energía en moléculas como glucógeno (una cadena larga de moléculas de glucosa) y grasa (véase el Capítulo 3). Aunque la mayoría de las células pueden usar varias moléculas orgánicas para producir ATP, en este capítulo el enfoque estará sobre la descomposición de glucosa, que todas las células pueden usar como fuente de energía. La descomposición de glucosa ocurre mediante dos procesos principales: comienza con *glucólisis* y avanza hacia la *respiración celular* si hay oxígeno disponible. Parte de la energía se captura en el ATP durante la glucólisis y durante la respiración celular se captura mucha más (véase **FIG. 8-2**).



▲ FIGURA 8-2 Resumen de descomposición de glucosa

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo se relacionan entre sí la fotosíntesis y la descomposición de glucosa, usando sus ecuaciones químicas globales?
- resumir la descomposición de glucosa en presencia y ausencia de oxígeno?

8.2 ¿CÓMO COMIENZA LA GLUCÓLISIS A DESCOMPONER LA GLUCOSA?

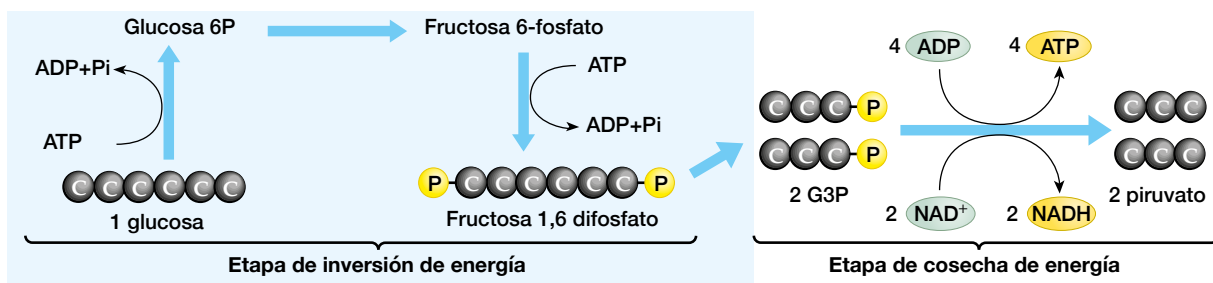
La **glucólisis** (del griego *glyco*, dulce, y *lysis*, separar) divide una molécula de glucosa de seis carbonos en dos moléculas de piruvato. La glucólisis tiene una *etapa de inversión de energía* y una *etapa de cosecha de energía*, cada una con varios pasos (FIG. 8-3). Extraer energía de la glucosa requiere primero una inversión de energía del ATP. Durante una serie de reacciones que constituyen la etapa de inversión de energía, ambas moléculas de ATP donan un grupo fosfato y energía de la glucosa, lo que forma una molécula “energizada” de **fructosa 1,6-difosfato**. La fructosa es un azúcar monosacárido similar a la glucosa; “difosfato” (del latín *bis*, dos) se refiere a dos grupos de fosfato adquiridos a partir de las moléculas de ATP. La fructosa 1,6-difosfato se descompone con mucho más facilidad que la glucosa, debido a la energía adicional que adquirió del ATP.

A continuación, durante la etapa de cosecha de energía, la fructosa 1,6-difosfato se convierte en dos moléculas de tres carbonos de **gliceraldehído-3-fosfato**, o G3P. Cada molécula de G3P, que retiene un fosfato y parte de la energía del ATP, experimenta después una serie de reacciones que convierten el G3P en piruvato. Durante estas reacciones se almacena energía cuando se agregan dos electrones de alta energía y un ión de hidrógeno (H^+) a la portadora de energía **nicotinamida-adenina-dinucleótido** (NAD^+) para producir **NADH**. Por cada molécula de glucosa descompuesta se producen dos moléculas de NADH. Se captura energía adicional en dos ATP de cada G3P, para un total de cuatro ATP por molécula de glucosa. Pero, dado que dos ATP se usaron para formar fructosa difosfato, hay una ganancia neta de sólo dos ATP por molécula de glucosa durante la glucólisis. Para los detalles de la glucólisis, consulta el “Con más detalle: Glucólisis” de la página 126.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar las fases de inversión de energía y cosecha de energía de la glucólisis?
- describir los dos tipos de molécula de alta energía producidos por la descomposición de glucosa?



▲ FIGURA 8-3 Los fundamentos de la glucólisis En la etapa de inversión de energía, la energía de dos moléculas de ATP se usa para convertir glucosa en fructosa difosfato, que luego se descompone en dos moléculas de G3P. En la etapa de cosecha de energía, las dos moléculas de G3P experimentan una serie de reacciones que capturan energía en cuatro ATP y dos moléculas de NADH. (Sólo se muestran los esqueletos de carbono.)

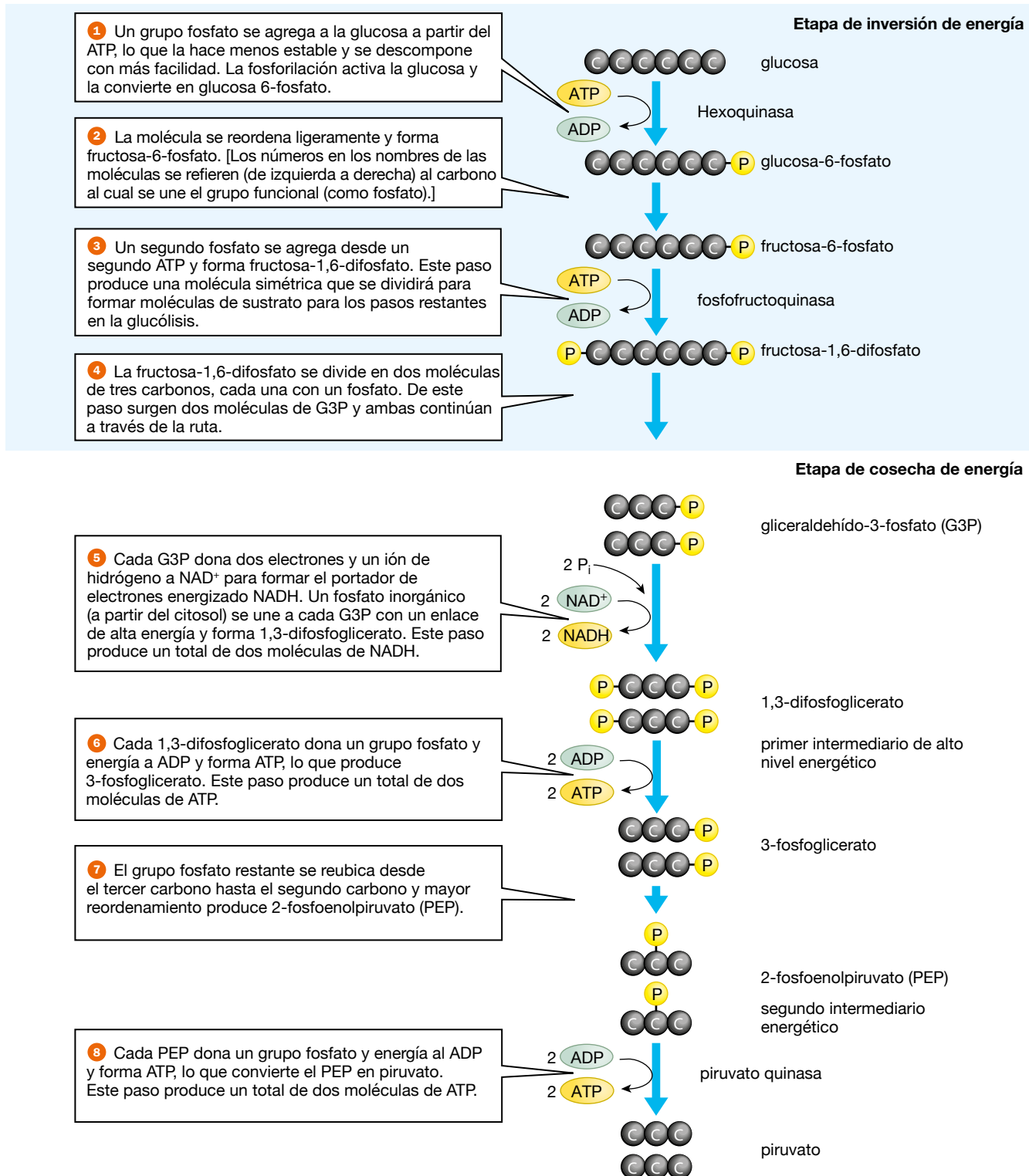
PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cuál es la energía neta obtenida en la producción de ATP y NADH?

CON MÁS DETALLE | Glucólisis

La glucólisis es una serie de reacciones catalizadas por enzima que descomponen una sola molécula

de glucosa en dos moléculas de piruvato. En la **FIGURA E8-1** sólo se muestran los esqueletos de carbono

de las moléculas. Las flechas azules representan reacciones catalizadas por enzima.



▲ **FIGURA E8-1** Glucólisis

8.3 ¿CÓMO LA RESPIRACIÓN CELULAR EXTRAER ENERGÍA DE LA GLUCOSA?

En la mayoría de los organismos, si hay oxígeno disponible, ocurre el segundo proceso en la descomposición de glucosa, llamado **respiración celular**. Ésta descompone las dos moléculas de piruvato producidas por la glucólisis en seis moléculas de dióxido de carbono y seis de agua. Durante este proceso, la energía química de las dos moléculas de piruvato se usa para producir 32-34 ATP.

En las células eucariontes la respiración celular ocurre dentro de las **mitocondrias**, organelos a los que en ocasiones se les llama “cuartos de máquinas de la célula”. Una mitocondria tiene dos membranas. La membrana interior encierra un compartimiento central que contiene la **matriz** fluida, y la membrana exterior rodea al organelo, lo que produce un **espacio intermembranoso** entre las dos membranas. Cada estructura es crucial para el proceso de respiración celular (**FIG. 8-4**).

En las siguientes secciones se estudian las dos principales etapas de la respiración celular: primera, la formación de acetil CoA y su descomposición vía el ciclo de Krebs, y segunda, la transferencia de electrones a lo largo de la cadena de transporte de electrones y la generación de ATP mediante quimiosmosis.

Respiración celular etapa 1: Se forma acetil CoA y viaja a través del ciclo de Krebs

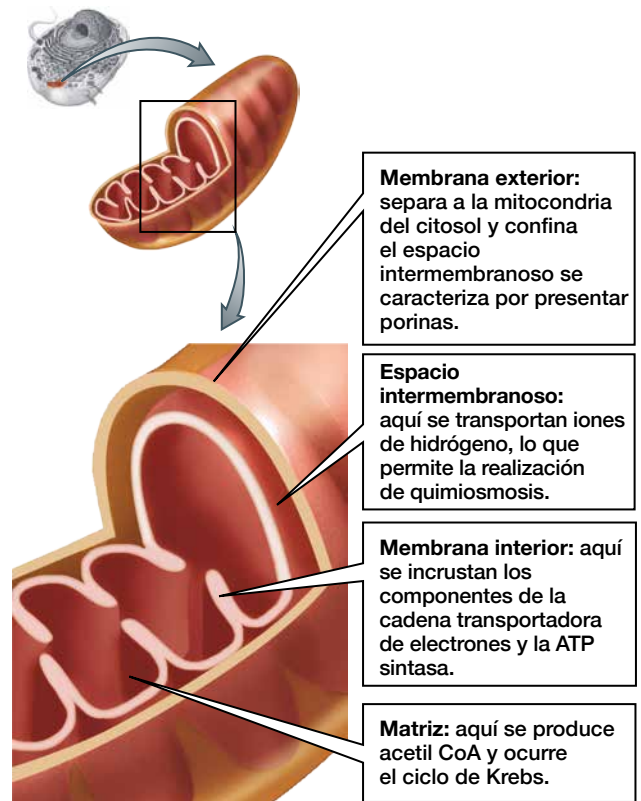
El piruvato, producto final de la glucólisis, se sintetiza en el citosol. Antes de que pueda ocurrir la respiración celular, el piruvato se difunde desde el citosol a través de los poros de la membrana mitocondrial exterior. Entonces se transporta de manera activa a través de la membrana mitocondrial interior y hacia la matriz, donde comienza la respiración celular.

Durante la etapa 1 de la respiración celular ocurren dos conjuntos de reacciones: la formación de acetil CoA y el ciclo de Krebs (**FIG. 8-5**). La acetil CoA consta de un grupo funcional (acetilo) de dos carbonos unidos a una molécula llamada *coenzima A* (CoA). Para generar acetil CoA, el piruvato se divide, lo que libera CO_2 y deja detrás un grupo acetilo. El cual reacciona con CoA y forma acetil CoA. Esta reacción libera y almacena energía al transferir dos electrones de alta energía y un ión de hidrógeno a NAD^+ y formar NADH.

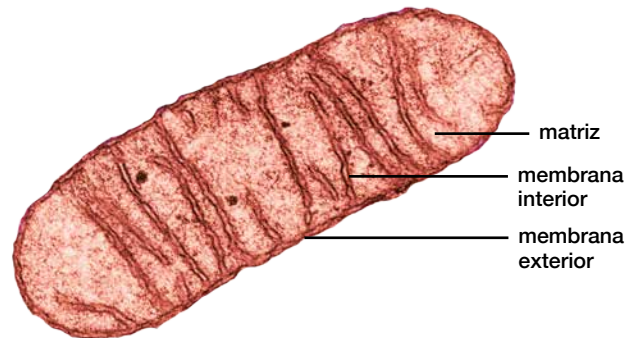
El siguiente conjunto de reacciones se conoce como **ciclo de Krebs**, llamado así en honor de su descubridor, Hans Krebs, quien ganó el Premio Nobel por este trabajo en 1953. Al ciclo de Krebs también se le llama ciclo del ácido cítrico porque el citrato (la forma ionizada disuelta del ácido cítrico) es la primera molécula que se produce en el ciclo. Esta ruta metabólica se llama ciclo porque continuamente regenera la misma molécula de sustrato con la que comienza: oxaloacetato (véase la Fig. E8-2 en la página 130).

Con cada paso alrededor del ciclo de Krebs, los dos átomos de carbono que entran en forma de acetato se liberan como dióxido de carbono, lo que libera energía. Parte de esta energía se captura durante el ciclo de Krebs en portadores de electrones de alta energía (que se describen más adelante) y parte en ATP.

La descomposición de acetato comienza cuando el acetil CoA se combina con la molécula de oxaloacetato de cuatro carbonos, forma una molécula de citrato de seis carbonos y libera el



(a) Estructuras mitocondriales y sus funciones

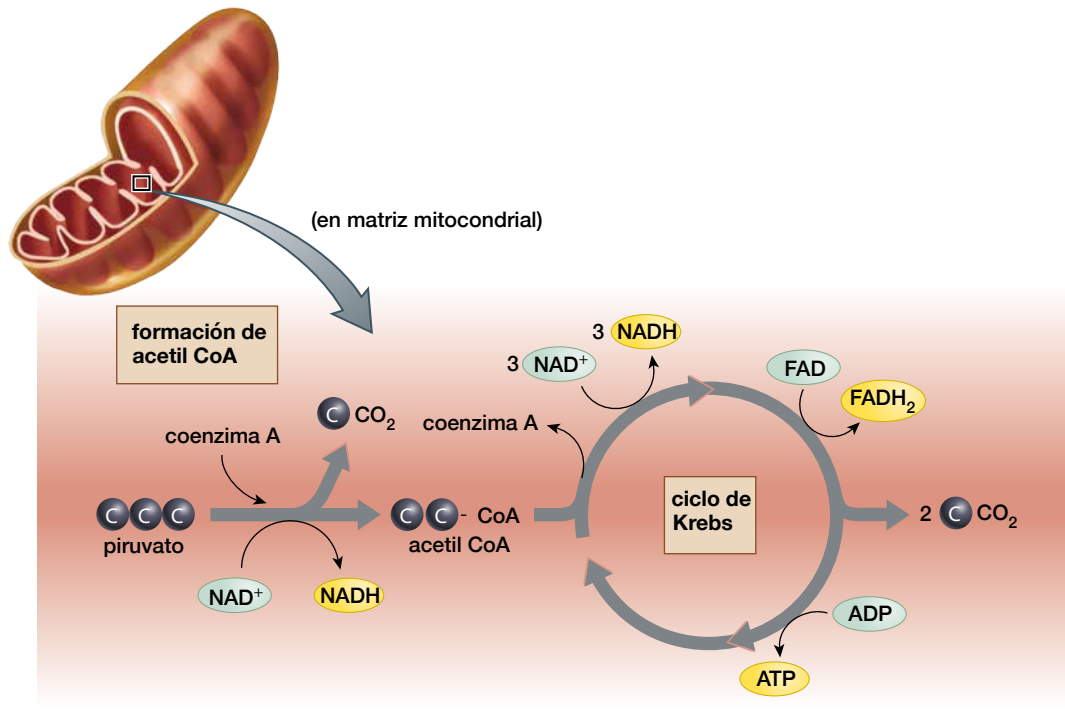


(b) MET de una mitocondria

▲ FIGURA 8-4 La mitocondria

catalizador CoA. CoA no se altera de manera permanente durante estas reacciones y se reutiliza varias veces. Conforme avanza el ciclo de Krebs, enzimas dentro de la matriz mitocondrial descomponen el grupo acetilo, lo que libera dos CO_2 y regenera la molécula de oxaloacetato para continuar el ciclo. En tu cuerpo, el CO_2 generado en las células durante las reacciones de la etapa 1 se difunden hacia tu sangre, lo cual lleva el CO_2 hacia tus pulmones. Esta es la razón por la que el aire que exhalas contiene más CO_2 que el aire que inhalas.

Conforme el ciclo de Krebs continúa, se captura energía química en moléculas portadoras de energía. La descomposición de cada grupo acetilo de acetil CoA produce un ATP y tres NADH.



◀ **FIGURA 8-5** Reacciones en la matriz mitocondrial: formación de acetil CoA y el ciclo de Krebs

También produce **flavina adenina dinucleótido (FADH₂)**, un portador de electrones de alta energía similar a NADH. Durante el ciclo de Krebs, FAD recoge dos electrones energéticos junto con dos H^+ y forma FADH₂. Recuerda que durante la glucólisis, por cada molécula de glucosa se forman dos de piruvato, de modo que la energía generada por la molécula de glucosa es el doble de la generada por un piruvato (para detalles, consulta el “Con más detalle: Producción de acetil CoA y el ciclo de Krebs” en la página 130).

Respiración celular etapa 2: Cadena transportadora de electrones o reoxidación de coenzimas

Hacia el final de la etapa 1, la célula ha ganado sólo cuatro ATP de la molécula de glucosa original (un neto de dos durante la glucólisis y dos durante el ciclo de Krebs). Sin embargo, la célula también capturó muchos electrones de alta energía en un total de 10 moléculas de NADH y dos de FADH₂ por cada molécula de glucosa.

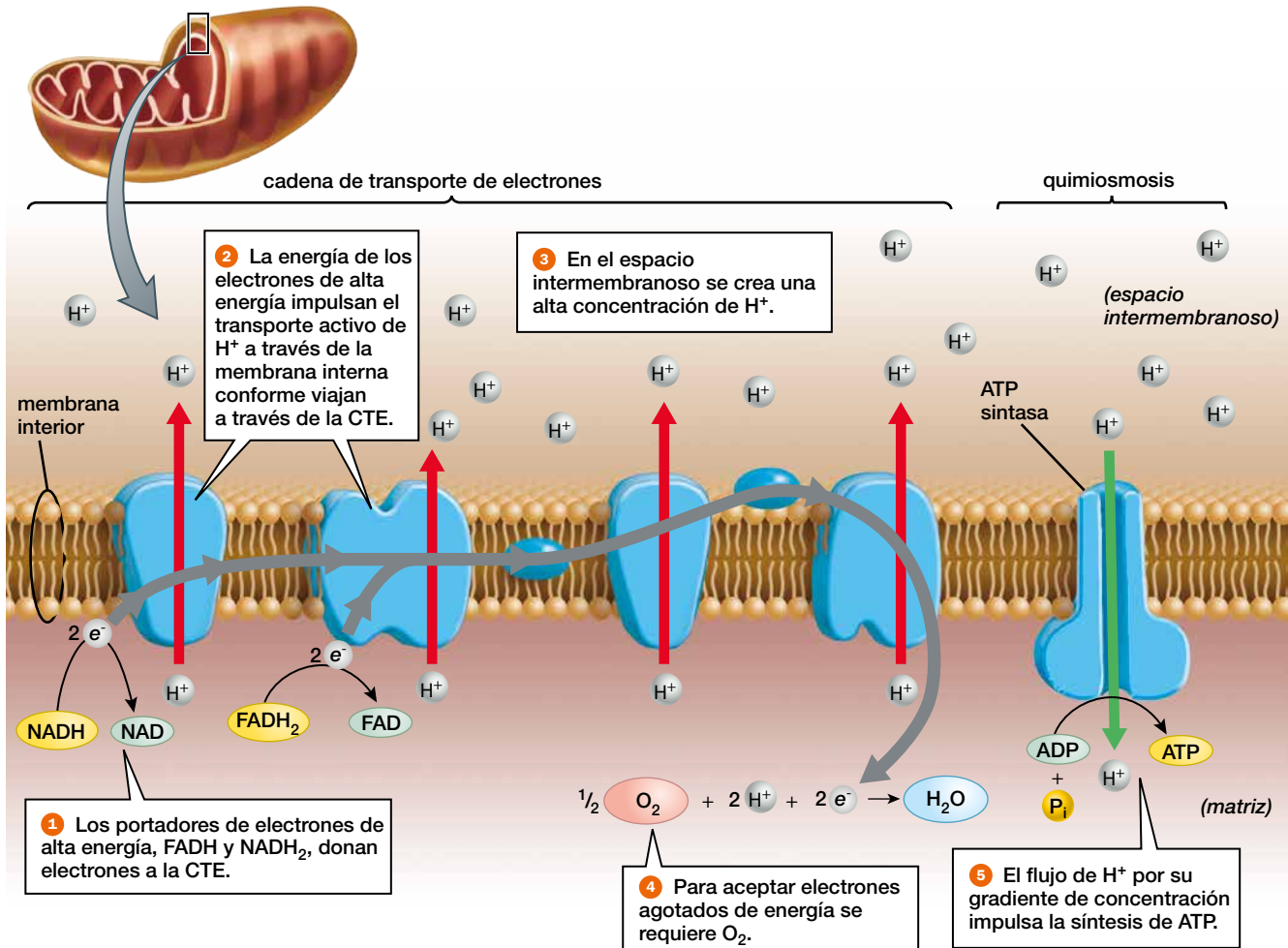
En la segunda etapa de la respiración celular, los portadores de electrones de alta energía liberan cada uno dos electrones de alta energía en una **cadena de transporte de electrones (CTE)**, una serie de moléculas que transportan electrones, muchas copias de las cuales están incrustadas en la membrana mitocondrial interior (**FIG. 8-6**). Los portadores agotados están disponibles entonces para recargarse mediante glucólisis y el ciclo de Krebs.

La cadena de transporte de electrones libera energía en pasos

La CTE en la membrana mitocondrial tiene la misma función que las incrustadas en la membrana tilacoides de los cloroplastos (véase el Capítulo 7). Los electrones de alta energía saltan de molécula a molécula a lo largo de la CTE, lo que libera pequeñas cantidades de energía en cada paso. La energía liberada en estas etapas es justo la cantidad correcta para bombear H^+ a través de la membrana interna, desde la matriz hacia el espacio intermembranoso (aunque siempre se pierde algo en forma de calor). Este bombeo de iones produce un gradiente de concentración de H^+ , alto en el espacio intermembranoso y bajo en la matriz (véase Fig. 8-6). Gastar energía para crear un gradiente H^+ es similar a cargar una batería. Esta batería H^+ se descargará conforme se genere ATP mediante quimiosmosis, que se discute más adelante.

Por último, al final de la cadena de transporte de electrones, los electrones agotados de energía se transfieren al oxígeno, que actúa como un aceptor de electrones. Los electrones (agotados de energía), oxígeno e iones de hidrógeno se combinan y forman agua (complejo IV). Por cada dos electrones que atraviesan la CTE se produce una molécula de agua (véase Fig. 8-6).

Sin oxígeno para aceptar electrones, la CTE se saturaría con electrones y no podría adquirir más del NADH y del FADH₂. Sin electrones disponibles para moverse a través de la CTE, H^+ no podría bombearse a través de la membrana interna. El gradiente H^+ rápidamente se disiparía y la síntesis de ATP mediante quimiosmosis se detendría. Debido a su alta demanda de energía del ATP, la mayoría de las células eucariontes mueren en cuestión de minutos sin una fuente estable de oxígeno para aceptar electrones.



▲ **FIGURA 8-6** La cadena de transporte de electrones y quimiosmosis Muchas copias de la cadena de transporte de electrones y ATP sintasa están insertos en la membrana mitocondrial interna.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cómo afectaría la ausencia de oxígeno la tasa de producción de ATP?

Tu cuerpo obtiene oxígeno a través del aire que respiras, que entra a tus pulmones y se transporta en el torrente sanguíneo hacia cada célula. Debido a la respiración celular, el aire que exhalas contiene menos oxígeno que el aire que inhalas.

¿TE HAS PREGUNTADO...

Un veneno favorito en los antiguos asesinatos misteriosos es el cianuro, que hace que la desafortunada víctima muera casi al instante. El cianuro ejerce sus letales efectos al bloquear la última proteína en la CTE: una enzima que combina electrones agotados de energía con oxígeno. Si estos electrones no se desalojan mediante oxígeno, actúan como un tapón en una tubería. Los electrones de alta energía adicionales no pueden viajar por la CTE, de modo que no puede bombearse más hidrógeno a través de la membrana, y la producción de ATP mediante quimiosmosis se detiene de manera abrupta. Puesto que las demandas de energía de las células son tan grandes, bloquear la respiración celular con cianuro puede matar a una persona en pocos minutos.

por qué el cianuro es tan letal?

La quimiosmosis captura energía en el ATP

La **quimiosmosis** es el proceso mediante el cual parte de la energía almacenada en el gradiente de concentración del H^+ es capturado en ATP conforme H^+ fluye por su gradiente. ¿Cómo se captura la energía? la membrana interna de la mitocondria es permeable al H^+ sólo en canales que son parte de una enzima ATP sintasa. Conforme los iones de hidrógeno fluyen desde el espacio intermembranoso hacia la matriz a través de la ATP sintasa, el ATP se forma a partir de ADP y iones de fosfato inorgánico disueltos en la matriz.

El ATP es transportado fuera de la mitocondria

¿Cómo el ATP escapa de la mitocondria para impulsar reacciones a través de la célula? El movimiento a través de la membrana mitocondrial interna está muy regulado, de modo que una proteína portadora especializada en la membrana interna intercambia de manera selectiva ATP por ADP. La proteína hace esto al exportar simultáneamente ATP desde la matriz hacia el espacio intermembranoso mientras importa ADP desde el espacio

CON MÁS DETALLE Producción de acetilcoenzima A y el ciclo de Krebs

En la matriz mitocondrial ocurren dos conjuntos de reacciones: (1) la formación de acetil CoA a partir de piruvato y (2) el ciclo de Krebs (FIG. E8-2).

Formación de acetil CoA

El piruvato se divide para formar un grupo acetilo y CO_2 . La formación de CO_2 libera energía que es capturada en dos electrones de alta energía y un H^+ , lo que convierte NAD^+ en NADH.

El grupo acetilo se une a CoA y forma acetil CoA, que entra al ciclo de Krebs.

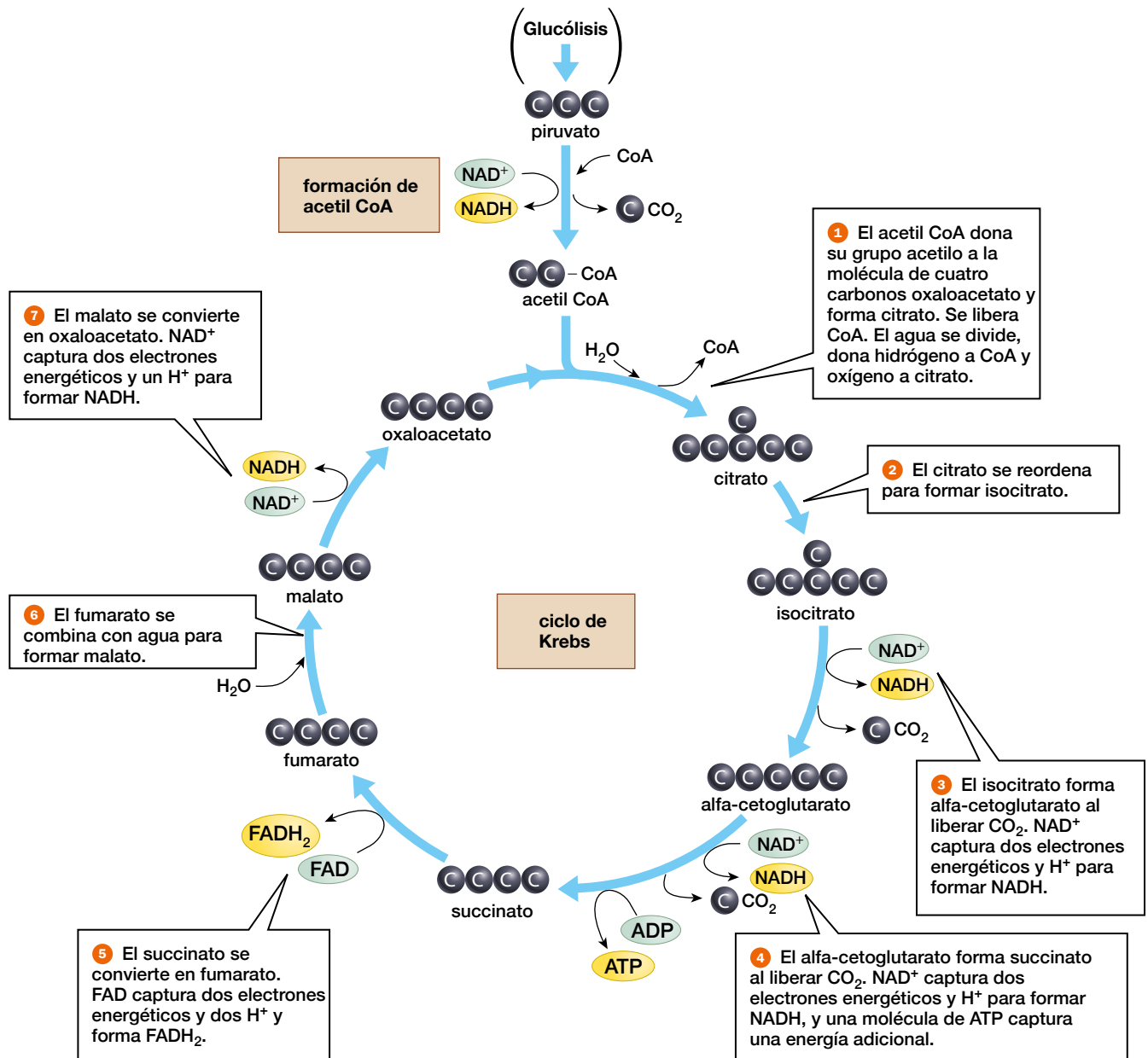
El ciclo de Krebs

Cada acetil CoA que entra al ciclo de Krebs se descompone en 2 CO_2 , lo que libera energía que es capturada en 1 ATP, 3 NADH y 1 FADH_2 .

Captura total de energía

La formación de acetil CoA y el ciclo de Krebs en conjunto producen 3 CO_2 ,

1 ATP, 4 NADH y 1 FADH_2 a partir de cada piruvato. Cada molécula de glucosa produce dos piruvatos, lo que duplica el número de moléculas producto. Las moléculas portadoras de electrones NADH y FADH_2 entregarán sus electrones de alta energía a la cadena de transporte de electrones (CTE). La CTE almacenará energía en un gradiente H^+ que se utilizará para sintetizar ATP mediante quimiosmosis.



▲ FIGURA E8-2 Producción de acetil CoA y el ciclo de Krebs

► **FIGURA 8-7** Resumen de la cosecha de ATP a partir de glucólisis y respiración celular

La respiración celular proporciona el mayor rendimiento de ATP. Casi todo el ATP proviene de electrones de alta energía donados por NADH y FADH₂. Conforme los electrones fluyen a través de la cadena de transporte de electrones, generan el gradiente de H⁺, que permite la realización de quimiosmosis.

intermembranoso hacia la matriz. La membrana mitocondrial exterior, en contraste con la membrana interior, está perforada por grandes poros, a través de los cuales puede difundirse ATP y ADP a lo largo de sus gradientes de concentración. Por ende, desde el espacio intermembranoso, el ATP se difunde a través de la membrana exterior para activar reacciones a lo largo de la célula, mientras que el ADP agotado de energía se difunde hacia el espacio intermembranoso. Sin este reciclamiento continuo, la vida cesaría. Cada día, una persona produce, usa y luego regenera el equivalente de aproximadamente su peso corporal de ATP.

Ahora sabes por qué la glucólisis seguida por respiración celular genera mucho más ATP que la glucólisis sola. La **FIGURA 8-7** y **TABLA 8-1** resumen la descomposición de una molécula de glucosa en una célula eucarionte con oxígeno presente, y muestran la energía producida durante cada etapa y las ubicaciones generales donde ocurren las rutas. En resumen, los dos ATP formados durante la glucólisis se complementan con dos más formados durante el ciclo de Krebs y 32 adicionales vía quimiosmosis, para un total de 36-38 ATP por molécula de glucosa.

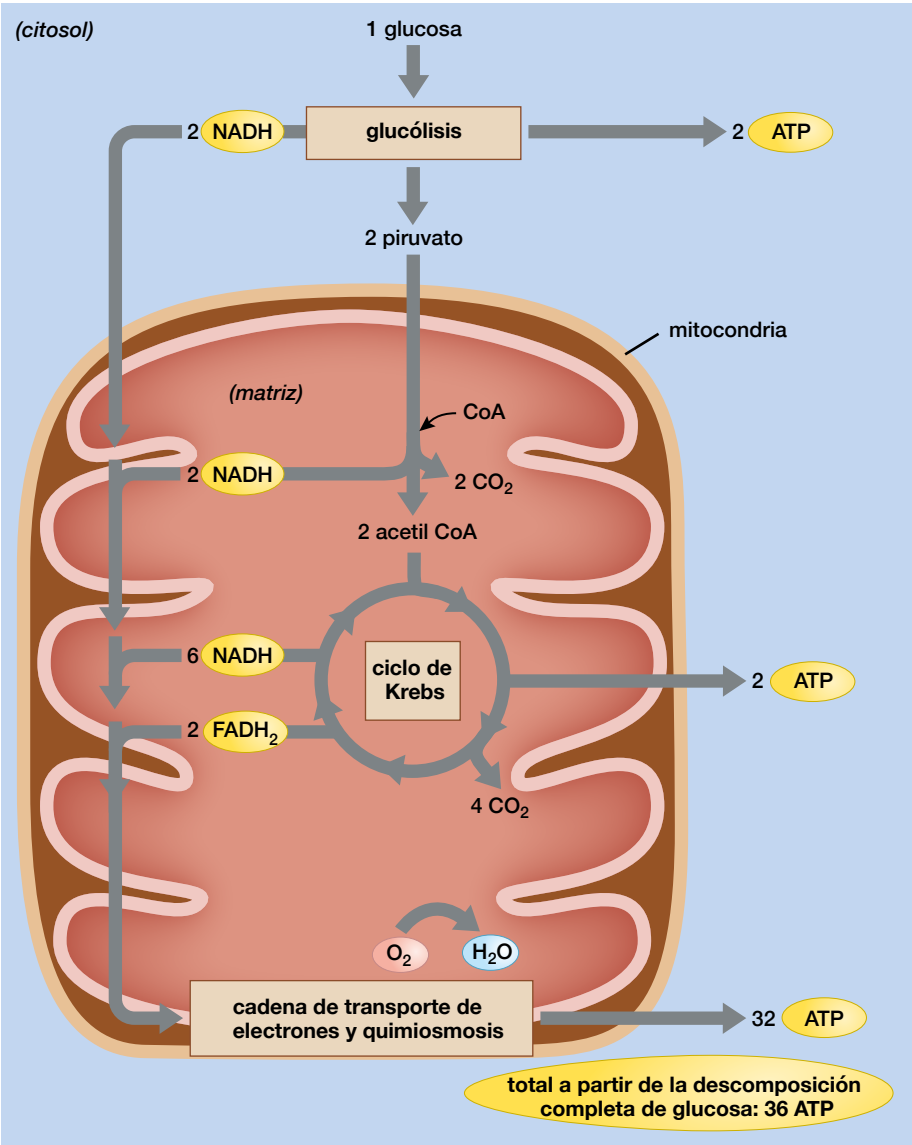


TABLA 8-1 Resumen de descomposición de glucosa			
Etapa de descomposición de glucosa	Portadores de electrones	ATP neto producido	Ubicación
Glucólisis	Energía capturada en 2 NADH	2 ATP	Citosol
Etapa 1 de respiración celular: formación de acetil CoA y el ciclo de Krebs	Energía capturada en 8 NADH y 2 FADH ₂	2 ATP	Matriz mitocondrial
Etapa 2 de respiración celular: cadena de transporte de electrones y quimiosmosis	Energía liberada desde 10 NADH y 2 FADH ₂	32-34ATP	Membrana mitocondrial interior y espacio intermembranoso
Fermentación	2 NAD regenerado	0 ATP	Citosol
Total	0 NADH y 0 FADH ₂	36-38 ATP	Citosol y mitocondria

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Ascensión de un rey

El ADN mitocondrial (ADNmt) que identificó a Ricardo III tiene un papel único en el cuerpo humano. Aunque el núcleo humano tiene alrededor de 20 mil genes, el ADNmt tiene sólo 37. Veinticuatro de éstos codifican el ARN que ayuda a traducir genes en proteínas, y los 13 genes restantes codifican proteínas que son subunidades de enzimas que participan en la CTE y la quimiosmosis. Algunos contribuyen a las enzimas de CTE que hacen que NADH y FADH_2 liberen sus electrones de alta energía dentro de la cadena. Otros genes del ADNmt ayudan a producir la enzima final en la cadena, que combina los electrones agotados de energía con oxígeno, para formar agua. Algunos genes en el ADNmt codifican partes de la enzima ATP sintasa en la membrana mitocondrial interior. Si el ADNmt desapareciera, ¡la respiración celular llegaría a un alto intempestivo!

Ya vista cómo NADH y FADH_2 pueden ganar electrones de alta energía que se originaron en la glucosa. ¿Estos portadores de electrones también pueden obtener electrones de alta energía de otras moléculas en tu dieta, como grasa o proteína?

La respiración celular puede extraer energía de una variedad de alimentos

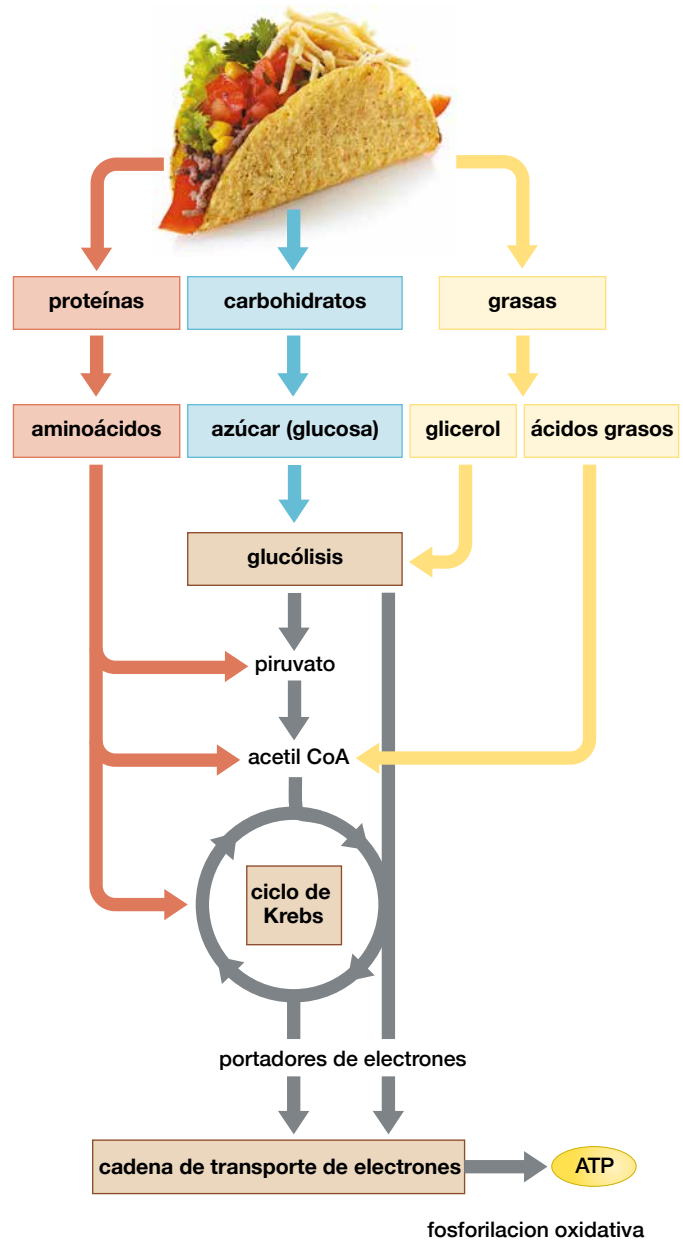
Con frecuencia, la glucosa entra al cuerpo como almidón (una cadena larga de moléculas de glucosa) o sacarosa (azúcar de mesa; glucosa ligada a fructosa), pero la dieta humana común también proporciona considerable energía en forma de grasa y algo de proteína. Esto es posible porque varias moléculas intermedias de respiración celular pueden formarse en otras rutas metabólicas. Después estos intermedios entran a la respiración celular en diversas etapas y se descomponen para producir ATP (**FIG. 8-8**). Por ejemplo, algunos de los 20 aminoácidos de la proteína pueden convertirse directamente en piruvato, y los otros pueden transformarse a través de rutas complejas en moléculas del ciclo de Krebs. Para liberar la energía almacenada en las grasas, las colas largas de los ácidos grasos (que abarcan la mayor parte de cada molécula grasa; véase el Capítulo 3) se rompen en fragmentos de dos carbonos y se combinan con CoA, lo que produce acetil CoA, que entra al ciclo de Krebs.

El exceso de moléculas intermedias de la descomposición de glucosa puede convertirse en grasa. De modo que si comes de más, no sólo las grasas de tus alimentos se almacenan en tu cuerpo, sino también el exceso de azúcar y el almidón que se usan para sintetizar grasa corporal, como se describe en el “Guardián de la salud: ¿Cómo puedes engordar si comes azúcar?”

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- resumir las dos etapas principales de la respiración celular?
- explicar cómo se genera ATP mediante quimiosmosis?
- describir el papel del oxígeno en la respiración celular?



▲ **FIGURA 8-8** Proteínas, carbohidratos y grasas se descomponen y liberan ATP

8.4 ¿CÓMO LA FERMENTACIÓN PERMITE LA CONTINUACIÓN DE LA GLUCÓLISIS CUANDO FALTA OXÍGENO?

Virtualmente todo organismo sobre la Tierra emplea la glucólisis, lo que ofrece evidencia de que ésta es una de las más antiguas de todas las rutas bioquímicas. Bajo condiciones **aerobias** (esto es, cuando hay oxígeno disponible), la respiración celular por lo general continúa. Pero los científicos han concluido que las formas de vida tempranas aparecieron bajo las condiciones **anaerobias** (sin oxígeno) que existieron antes de que evolucionara la fotosíntesis y enriqueciera el aire con oxígeno. Estas formas de vida pioneras dependieron por completo de la glucólisis para la producción de energía. Muchos microorganismos todavía florecen en

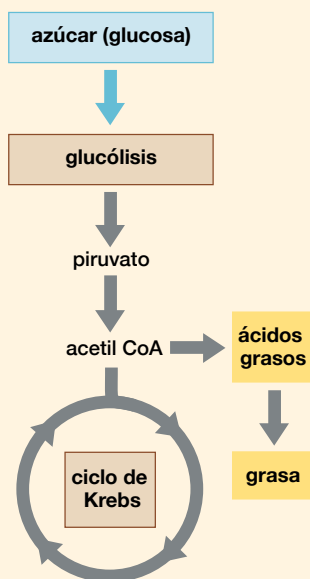


¿Cómo puedes engordar si comes azúcar?

Desde una perspectiva evolutiva, sentirse hambriento incluso si tienes sobrepeso y comes en exceso cuando el alimento rico es abundante, son comportamientos enormemente adaptativos. Durante las hambrunas comunes en la historia temprana de la humanidad, las personas más pesadas tenían más probabilidad de sobrevivir. Sólo recientemente (desde un punto de vista evolutivo) muchas personas han tenido acceso continuo a alimentos altos en calorías. Como resultado, la obesidad es un problema de salud creciente. ¿Por qué las personas acumulan grasa? Las grasas (triglicéridos) son más difíciles de descomponer y también almacenan el doble de energía por su peso que los carbohidratos. Acumular energía con mínimo peso era importante para los ancestros prehistóricos quienes necesitaban moverse rápidamente para capturar una presa o evitar convertirse en presas ellos mismos.

Adquirir grasa al comer azúcar y otros carbohidratos es común entre los animales. ¿Cómo se elabora grasa a partir del azúcar? Conforme la glucosa se descompone durante el ciclo de Krebs, se forma acetil CoA. El exceso de moléculas de acetil CoA se usa como material bruto para sintetizar los ácidos grasos que se ligarán para formar una molécula de grasa (FIG. E8-3). Los almidones, como los que se encuentran en pan, patatas o pasta, en realidad son cadenas largas de moléculas de glucosa, de modo que puedes ver cómo comer almidón en exceso también puede hacerte engordar.

Para entender por qué almacenar grasa en lugar de azúcar puede ser ventajoso; observa al colibrí garganta rubí, que comienza el verano pesando de 3 a 4 gramos (en comparación, una



▲ FIGURA E8-3 Cómo el azúcar se convierte en grasa



moneda pesa 5 gramos). A finales del verano, los colibríes se alimentan de manera voraz con el néctar azucarado de las flores y casi duplican su peso en grasa almacenada. La energía de la grasa activa su migración hacia el oriente de Estados Unidos a través del Golfo de México y hacia México o Centroamérica para pasar el invierno. Si los colibríes almacenaran azúcar en lugar de grasa, serían muy pesados para volar.

EVALÚA LO SIGUIENTE Colin, un hombre obeso de 45 años de edad, viene contigo, su médico, quejándose de que ha seguido una dieta libre de grasas durante meses y no ha perdido peso. ¿Cuál es tu hipótesis acerca del problema de peso de Colin? ¿Qué preguntas le harías para desarrollar tu hipótesis? Si las respuestas apoyan tu hipótesis, ¿qué recomendaciones dietéticas le harías?

lugares donde el oxígeno es raro o ausente, como en el estómago y los intestinos de animales (incluidos los seres humanos), en lo profundo del suelo o en ciénagas y pantanos. La mayoría de éstos dependen de la glucólisis, cuyo producto final es el piruvato. En ausencia de oxígeno, esta ruta metabólica continúa a través de la **fermentación**, proceso mediante el cual el piruvato se convierte o en lactato o en etanol y CO_2 , dependiendo del organismo. Algunos microorganismos carecen de enzimas para la respiración celular y son por completo dependientes de la fermentación. Otros, como las levaduras, son oportunistas y usan la fermentación cuando el oxígeno está ausente, pero cambian a respiración celular más eficiente cuando el oxígeno está disponible.

La fermentación no está limitada a los microorganismos. La **fermentación de lactato**, que convierte el piruvato en *ácido*

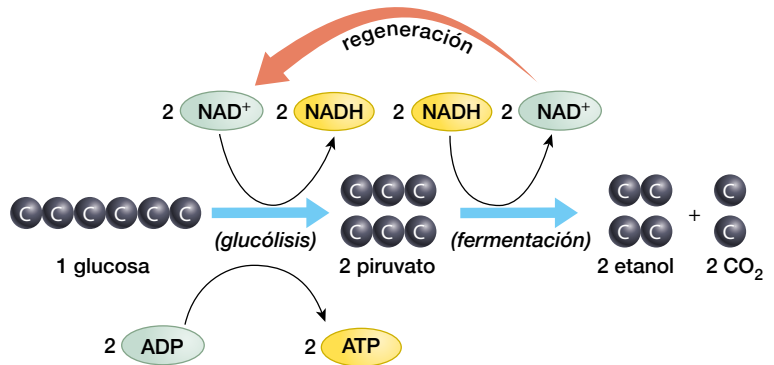
láctico, es un recurso temporal en la mayoría de los vertebrados, en especial durante la actividad muscular intensa. Si sientes que tus músculos “quemán” durante el ejercicio vigoroso, tal vez están fermentando piruvato en ácido láctico.

Comparado con la respiración celular, la fermentación es una forma muy ineficiente de metabolizar piruvato; no produce ATP adicional. Así que, ¿qué tiene de bueno? La glucólisis genera dos ATP y dos NADH por cada molécula de glucosa metabolizada; sin oxígeno, no hay aceptor final para los electrones acumulados por el NAD^+ para formar NADH. Se requiere fermentación para convertir el NADH producido durante la glucólisis de vuelta en NAD^+ . Si el suministro de NAD^+ se agotara, lo que ocurriría muy rápido sin fermentación, la glucólisis se detendría, la producción de energía cesaría y el organismo moriría con rapidez.

La fermentación produce o lactato o etanol y dióxido de carbono

Los músculos que se contraen tan vigorosamente que la sangre no puede suministrar oxígeno adecuado para la respiración celular usan de manera breve la glucólisis para generar ATP. Entonces la ruta regenera NAD^+ usando los electrones y los iones de hidrógeno del NADH para convertir piruvato en lactato (la forma disuelta de ácido láctico; **FIG. 8-9**). La glucólisis usa gran cantidad de glucosa en relación con los escasos dos ATP por molécula de glucosa que produce, pero esta ruta mucho más simple también genera ATP mucho más rápido que la respiración celular. Los ATP pueden proporcionar la energía necesaria para una breve explosión final hacia la línea de meta (**FIG. 8-10**) para pelear, huir o seguir una presa, cuando la capacidad para persistir justo un poco más puede hacer la diferencia entre vida y muerte. La mayor parte del lactato generado por las células musculares durante la fermentación se difunde en el torrente sanguíneo y es transportado a las células del hígado, que convierte el lactato de vuelta a piruvato y luego de nuevo a glucosa. Muchos microorganismos también utilizan la fermentación del lactato, como se describe más adelante.

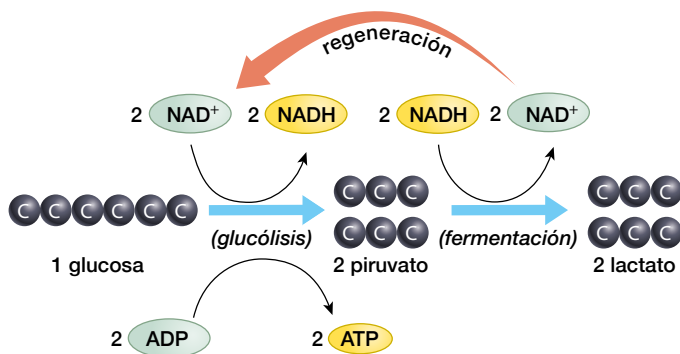
Ciertos microorganismos, incluidas algunas bacterias y todas las formas de levadura (hongos unicelulares), se involucran en la **fermentación alcohólica** bajo condiciones anaerobias. Durante



▲ **FIGURA 8-11** Glucólisis seguida por fermentación alcohólica

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Qué ocurriría si a las células se les impidiera producir ácido láctico o alcohol después de la glucólisis?

la **fermentación alcohólica**, el piruvato se convierte en etanol y CO_2 . Este proceso convierte NADH en NAD^+ , que entonces está disponible para aceptar más electrones de alta energía durante la glucólisis (**FIG. 8-11**).



▲ **FIGURA 8-9** Glucólisis seguida por fermentación de ácido láctico



▲ **FIGURA 8-10** Fermentación de ácido láctico en acción

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Ascensión de un rey

Ricardo III incluyó muchos productos fermentados en su dieta. ¿Cómo se sabe esto? La razón de isótopos de ciertos minerales y oxígeno derivado de los alimentos y almacenados en dientes y huesos ofrece evidencia de ambos tipos de alimentos consumidos y dónde se originaron estos alimentos. Investigadores han analizado estos isótopos para recuperar información acerca de la historia y estilo de vida de Ricardo III. Con base en las razones de isótopos de oxígeno en sus huesos, los investigadores plantean la hipótesis de que, durante los últimos años de su vida, a partir de que se convirtió en rey, más o menos un cuarto de su ingesta de fluido consistió en vino importado. Esta bebida, digna de un rey, se produjo, desde luego, mediante fermentación alcohólica.

¿Qué otros alimentos básicos, antiguos y modernos, resultan de la fermentación?

La fermentación ha tenido un largo e importante papel en la dieta humana

El poeta Omar Khayyam (1048-1122) describió su visión del paraíso en la Tierra como "una jarra de vino, una hogaza de pan... y tú junto a mí" (**FIG. 8-12**). Evidencia histórica sugiere que el vino y la cerveza, cuyo alcohol se produce mediante levaduras, se fabricaban hace unos 7 mil años. Las levaduras son oportunistas; se involucran en la respiración celular eficiente si hay oxígeno disponible, pero cambian a fermentación alcohólica (que produce alcohol y CO_2) si se les agota el oxígeno. Para elaborar cerveza o



▲ **FIGURA 8-12** Algunos productos de fermentación

vino, azúcares de granos molidos (cerveza) o uvas (vino) se fermentan mediante cepas especializadas de levadura. La fermentación se realiza en barricas con válvulas que evitan la entrada de aire (de modo que no puede ocurrir respiración celular) pero que permiten la salida de CO_2 (de modo que la barrica no explota). Para poner el característico burbujeo de la cerveza y el champán,

se permite que continúe la fermentación después de que la botella se sella, lo que atrapa CO_2 bajo presión.

La fermentación también da al pan su textura esponjosa. Las enzimas en las células de levadura rompen el almidón de la harina en sus moléculas de glucosa componentes. Conforme las células de levadura crecen y se dividen con rapidez, liberan CO_2 , primero durante la respiración celular y más tarde durante la fermentación alcohólica, después de que se agota el O_2 disuelto en el agua que se usa para elaborar la masa. La masa, que se vuelve elástica y resistente con el amasado, atrapa CO_2 , que se expande con el calor del horno. El alcohol se evapora conforme se cuece el pan.

Una variedad de microorganismos dependen sobre todo de la glucólisis seguida por fermentación de lactato para obtener energía. Éstos incluyen la bacteria ácido láctico que ayuda en la transformación de leche en yogurt, crema agria y queso. Estas bacterias primero dividen lactosa (azúcar de la leche, un disacárido) en glucosa y galactosa; luego estos azúcares simples entran a glucólisis seguida por fermentación que produce ácido láctico. El ácido láctico desnaturaliza la proteína de la leche, altera su estructura tridimensional y da a la crema agria y el yogurt sus texturas semisólidas. Como todos los ácidos, el ácido láctico sabe amargo y contribuye a los sabores distintivos de estos alimentos. La bacteria del ácido láctico también se usa para comenzar la coagulación de la leche durante la producción de queso. Además, la fermentación de lactato por bacterias tolerantes a la sal convierten los azúcares en los vegetales, como los pepinillos y coles, en ácido láctico. El resultado: pepinillos en salmuera y chucrut.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar la función de la fermentación y las condiciones bajo las cuales ocurre?
- describir los dos tipos de fermentación?
- mencionar algunos ejemplos de usos que le da el ser humano a cada tipo de fermentación?

ESTUDIO DE CASO / OTRO VISTAZO

Ascensión de un rey

El esqueleto de Ricardo III produjo un cúmulo de información acerca de su vida, y a final de cuentas confirmó su identidad porque el ADNmt es excepcionalmente valioso para rastrear las relaciones hereditarias de restos antiguos. El ADNmt se origina en las mitocondrias del citoplasma del óvulo de la madre; las mitocondrias espermáticas no entran al óvulo cuando es fecundado. Como resultado, el ADNmt pasa directamente de la madre al hijo en una cadena ininterrumpida que puede extenderse a lo largo de miles de generaciones en el lado materno de la familia.

Durante milenios, mutaciones inocuas se han acumulado en regiones específicas del ADNmt que no codifican proteínas funcionales. Las mutaciones antiguas originales persisten mientras nuevas mutaciones se agregan de manera gradual a las regiones no codificadoras. Los científicos pueden secuenciar estas regiones y definir subgrupos distintivos

mediante sus mutaciones más recientes (y por tanto menos comunes y menos extendidas). Cada uno de estos subgrupos se originó del ADNmt mutado en un óvulo de una mujer, cuyos descendientes femeninos formaron una población que al inicio se ubicó en un área geográfica específica; la firma única del ADNmt permanecerá común en dicha área incluso en la actualidad. Como resultado, las personas modernas con mutaciones específicas pueden rastrearse hasta ancestros con la misma firma genética en su ADNmt y también hasta las áreas específicas del mundo donde surgieron por primera vez las mutaciones.

Puesto que existen muchas copias idénticas del ADNmt en cada célula, técnicas modernas pueden reconstruir secuencias cruciales de nucleótidos del ADNmt, incluso a partir de restos muy descompuestos, como el esqueleto bajo el estacionamiento de Leicester. Puesto que incluso un trozo de ADN contaminante volvería inútiles los resultados,

Turi King realizó los análisis en dos laboratorios ultralimpios separados, diseñados de manera especial. En cada laboratorio, extrajo y secuenció ADNmt del interior de un diente del esqueleto, donde permaneció relativamente bien preservado. Los resultados de los dos laboratorios coincidieron, y se verificaron de manera independiente uno del otro. La secuencia de ADNmt del esqueleto es rara, compartida sólo por 1 a 2% de la población del Reino Unido.

Mientras tanto, genealogistas identificaron dos descendientes vivos de una línea materna ininterrumpida desde Cecily Neville, madre de Ricardo III. Uno permanece anónimo; el otro es Michael Ibsen, un carpintero canadiense que vive en Londres (**FIG. 8-13**). Los cinco siglos y 18 generaciones que separan a los descendientes de Cecily Neville con Michael Ibsen no ha alterado su ADN mitocondrial, que coincide con el del esqueleto. La ubicación del esqueleto en Greyfriars Church, su deformación y heridas de batalla, y, más importante, la notable coincidencia de su ADNmt con los únicos descendientes conocidos, condujeron a los arqueólogos de la Universidad de Leicester a afirmar: "...más allá de dudas razonables, el individuo exhumado en Greyfriars en septiembre de 2012 de hecho es Ricardo III, el último rey Plantagenet".



▲ **FIGURA 8-13** Michael Ibsen proporciona células de la mucosa bucal a Turi King, quien las usó para secuenciar su ADN mitocondrial

EVALÚA LO SIGUIENTE Jeremy siempre ha tenido dificultad para caminar con rapidez y durante largas distancias. Poco antes de la boda de Jeremy, pruebas genéticas revelaron que su problema era causado por una mutación en el ADNmt. ¿Jeremy debería estar preocupado acerca de una futura hija que heredara el gen defectuoso? ¿Y qué hay de un varón?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

8.1 ¿Cómo obtienen energía las células?

La fuente más importante de energía para casi toda la vida es la luz solar, capturada durante la fotosíntesis y almacenada como glucosa en las moléculas. Las células producen energía química mediante la descomposición de glucosa y la captura de parte de la energía liberada como ATP. Durante la glucólisis, la glucosa se descompone en el citosol, forma piruvato y genera dos ATP y dos moléculas de NADH, que son portadores de electrones de alta energía. Si hay oxígeno disponible, el NADH de la glucólisis se captura en el ATP, y el piruvato se descompone a través de respiración celular en las mitocondrias, lo que genera un total de 34 moléculas adicionales de ATP.

8.2 ¿Cómo comienza la glucólisis a descomponer la glucosa?

Las Figuras 8-3 y E8-1 y la Tabla 8-1 resumen la glucólisis. Durante la etapa de inversión de energía de la glucólisis, la glucosa se energiza al agregar grupos fosfato portadores de energía a partir de dos moléculas de ATP, lo que forma fructosa 1,6 difosfato. Luego, durante la etapa de cosecha de energía, una serie de reacciones descomponen la fructosa difosfato en dos moléculas de piruvato. Esto genera una producción neta de energía de dos moléculas de ATP y dos de NADH.

8.3 ¿Cómo la respiración celular extrae energía de la glucosa?

La respiración celular, que requiere O_2 y genera 17 veces más ATP que la glucólisis, se resume en las Figuras 8-5, 8-6 y E8-2 y la Tabla 8-1. Antes de que comience la respiración celular, el piruvato se transporta hacia la matriz mitocondrial. Durante la etapa 1 de la respiración celular, se forma acetil CoA a partir de piruvato, lo que libera CO_2 y genera NADH. Entonces el acetil CoA entra al ciclo de Krebs, que libera la CoA para su reutilización y libera los dos carbonos restantes como CO_2 . Por cada grupo acetilo que pasa por el ciclo también se forman 1 ATP, 3 NADH y 1 $FADH_2$. En la matriz mitocondrial, cada molécula de glucosa que originalmente entra a la glucólisis produce un total de 2 ATP, 8 NADH y 2 $FADH_2$ (véase Fig. 8-7).

Durante la etapa 2 de la respiración celular, el NADH y el $FADH_2$ entregan sus electrones de alta energía a la cadena de transporte de electrones (CTE) dentro de la membrana mitocondrial interior. Conforme los electrones pasan a lo largo de la CTE, se libera energía y se utiliza para bombear iones de hidrógeno a través de la membrana interior desde la matriz hacia el espacio intermembranoso, lo que crea un gradiente de ión de hidrógeno. Al final de la CTE, los electrones agotados se combinan con iones de hidrógeno y oxígeno para formar agua. Durante la quimiosmosis, la energía almacenada en el gradiente de iones de hidrógeno se usa para producir ATP conforme los iones de hidrógeno se difunden por su gradiente de concentración a través de la membrana interior mediante canales de ATP sintasa. La quimiosmosis produce 32-34 ATP a partir de la descomposición completa de una molécula de glucosa; todos se generan por la energía transportada en $FADH_2$ y NADH (incluidos dos NADH a partir de glucólisis). Durante la glucólisis se forman directamente dos ATP adicionales, y dos más durante el ciclo de Krebs. De modo que, en

conjunto, una sola molécula de glucosa ofrece una producción neta de 36-38ATP cuando se descompone mediante glucólisis seguida por respiración celular.

8.4 ¿Cómo la fermentación permite la continuación de la glucólisis cuando falta oxígeno?

La glucólisis usa NAD^+ para producir NADH conforme la glucosa se descompone en piruvato. Para que estas reacciones continúen, NAD^+ debe reciclarse de manera continua. Bajo condiciones anaerobias, el NADH no puede liberar sus electrones de alta energía a la cadena de transporte de electrones porque no hay oxígeno para aceptarlos. La fermentación regenera NAD^+ a partir de NADH mediante la conversión de piruvato en lactato (vía fermentación de ácido láctico) o a etanol y CO_2 (vía fermentación alcohólica), lo que permite la continuación de la glucólisis.

Términos clave

aerobio	132	flavina adenina dinucleótido	
anaerobio	132	(FAD o FADH ₂)	128
cadena de transporte		glucólisis	125
de electrones (CTE)	128	matriz	127
ciclo de Krebs	127	mitocondria	127
espacio intermembranoso	127	nicotinamida-adenina-	
fermentación	133	dinucleótido (NAD ⁺ o	
fermentación		NADH)	125
alcohólica	134	quimiosmosis	129
fermentación de lactato	133	respiración celular	127

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- Cuál de los siguientes enunciados es verdadero para una molécula de glucosa?
 - La fermentación produce 2 ATP.
 - La glucólisis seguida por fermentación produce 4 ATP.
 - El etanol es un producto final de la glucólisis.
 - La ecuación global para la fotosíntesis es el inverso de la correspondiente para la descomposición aerobia de la glucosa.
- La porción de descomposición de glucosa que produce más ATP es
 - quimiosmosis.
 - glucólisis.
 - el ciclo de Krebs.
 - fermentación.
- Las enzimas ATP sintasa se ubican en
 - el citosol.
 - la membrana mitocondrial interior.
 - el espacio intermembranoso.
 - la matriz mitocondrial.
- La fermentación
 - regenera NADH.
 - sigue a la respiración celular cuando falta oxígeno.
 - genera ATP adicional después de la glucólisis.
 - usa piruvato como su sustrato.
- ¿Qué de lo siguiente se produce en el espacio intermembranoso de las mitocondrias?
 - ATP
 - una alta concentración de H^+

- NADH y FADH_2
- acetil CoA

Llena los espacios

- La descomposición completa de glucosa en presencia de oxígeno ocurre en dos etapas principales: _____. y _____. La primera de estas etapas ocurre en _____ de la célula, y la segunda etapa ocurre en organelos llamados _____. Las condiciones en las que hay oxígeno presente se describen como _____.
- Las condiciones en las que el oxígeno está ausente se describen como _____. Algunos microorganismos descomponen glucosa en ausencia de oxígeno usando _____, que sólo genera _____ moléculas de ATP. Este proceso es seguido por _____, en el que no se produce más ATP, pero la molécula portadora de electrones _____ se regenera de modo que puede usarse en más descomposición de glucosa.
- Las levaduras en la masa de pan y las bebidas alcohólicas usan un tipo de fermentación que genera _____. y _____. Los músculos llevados a su límite usan fermentación _____. ¿Cuál forma de fermentación usan los microorganismos que producen yogurt, crema agria y chucrut? _____
- Durante la respiración celular, la cadena de transporte de electrones bombea H^+ fuera de la _____ mitocondrial hacia _____, lo que produce un _____ de H^+ . El ATP producido por la respiración celular se genera mediante un proceso llamado _____. El ATP se genera conforme H^+ viaja a través de canales de membrana dentro de _____.
- La porción cíclica de la respiración celular se llama ciclo _____. La molécula que entra a este ciclo es _____. ¿Cuántas moléculas de ATP se generan en este ciclo por molécula de glucosa? _____. ¿Qué tipos de moléculas portadoras de electrones de alta energía se generan durante el ciclo? _____ y _____.

Preguntas de repaso

- A partir de glucosa ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$), escribe la ecuación global para la descomposición de la glucosa en presencia de oxígeno, compara esto con la ecuación global para la fotosíntesis y explica cómo difieren los componentes de energía de las ecuaciones.
- Dibuja y etiqueta una mitocondria, y explica cómo cada estructura se relaciona con su función.
- ¿Qué papel tiene lo siguiente en la descomposición y cosecha de energía a partir de glucosa: glucólisis, respiración celular, quimiosmosis, fermentación y los portadores de electrones NAD^+ y FAD?
- Destaca las dos etapas principales de la glucólisis. ¿Cuántas moléculas de ATP (global) se generan por molécula de glucosa durante la glucólisis? ¿En qué parte de la célula ocurre la glucólisis?
- ¿Qué molécula es el producto final de la glucólisis? ¿Cómo se usan los carbonos de esta molécula en la etapa 1 de la respiración celular? ¿En qué forma se captura más energía en el ciclo de Krebs?

6. Describe la cadena de transporte de electrones y el proceso de quimiosmosis.
7. ¿Por qué es necesario el oxígeno para que ocurra la respiración celular?
8. Compara la estructura de los cloroplastos (descritos en el Capítulo 7) con la de las mitocondrias, y describe cómo las semejanzas en estructura se relacionan con semejanzas en la función.

Aplicación de conceptos

1. Algunas especies de bacterias usan respiración aerobia y otras, fermentación. En un ambiente rico en oxígeno, ¿algún tipo sería una ventaja competitiva? ¿Y en un ambiente pobre en oxígeno?
2. Muchos microorganismos en lagos usan respiración celular para generar energía. Verter grandes cantidades de aguas negras en

ríos o lagos usualmente conduce a muertes masivas de peces, incluso si las aguas negras en sí mismas no sean tóxicas para los peces. ¿Qué mata a los peces? ¿Cómo puede reducirse la mortalidad de los peces después de que por accidente se liberan aguas negras en un pequeño estanque?

3. Imagina una situación hipotética en la que una célula hambrienta llega a la etapa donde cada trozo de su ATP se agota y convierte en ADP más fosfato. Si en este punto colocas la célula en una solución que contiene glucosa, ¿se recobrará y sobrevivirá? Explica tu respuesta con base en lo que sabes acerca de la descomposición de la glucosa.
4. Algunas especies de bacterias que viven en la superficie de sedimentos en el fondo de los lagos son capaces de usar o glucólisis más fermentación o respiración celular para generar ATP. Durante el verano existe muy poca circulación de agua en los lagos. Predice y explica qué ocurrirá con el agua del fondo de un profundo lago conforme avanza el verano, y describe cómo afectará esta situación la cantidad de energía producida por las bacterias.

UNIDAD 2

Herencia

Las sorprendentes semejanzas y asombrosa diversidad de la vida sobre la Tierra se basan en la herencia: notable fidelidad de generación a generación, acompañada por ocasionales equívocos que permiten el surgimiento de nuevas funciones y estructuras.

“Una estructura de sorprendente elegancia, una escalera que gira delicada para convertirse en una doble hélice, que empaqueta en una cadena eficiente toda la información para crear un ser vivo.” — G. SANTIS, CYPRUS



9

REPRODUCCIÓN CELULAR

ESTUDIO DE CASO

Cuerpo, sánate a ti mismo

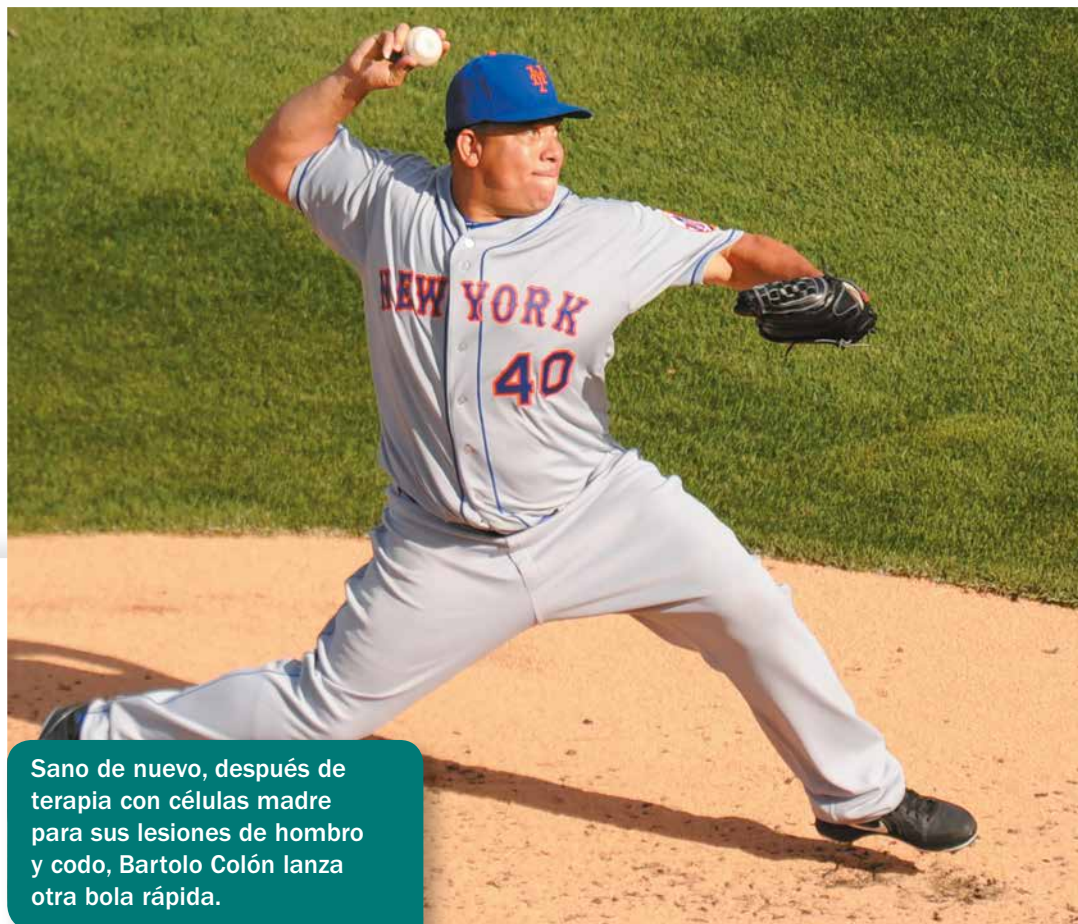
CON UNA BOLA RÁPIDA DE MÁS DE 152 KILÓMETROS (95 MILLAS) POR HORA,

Bartolo Colón estaba en la cima de su juego cuando ganó el trofeo Cy Young como el mejor lanzador en la Liga Americana en 2005. Pero lanzar con esa rapidez cobra su factura sobre el brazo de un lanzador. Colón estiró y desgarró los ligamentos y tendones de su hombro y codo, lo que lo mantuvo en la banca gran parte de los siguientes cuatro años.

¿Por qué el brazo de Colón sanó después de todo este tiempo?

Los ligamentos y tendones constan principalmente de proteínas especializadas organizadas en una disposición ordenada y precisa que ofrece tanto fuerza como flexibilidad. Si Colón lanzara alguna vez tan rápido como lo hacía, sus articulaciones necesitarían reconstruir los tejidos dañados con nuevas proteínas de los tipos, cantidades y organización correctos. ¿Cómo? Cuando una articulación se lesiona, los vasos sanguíneos rotos pierden sangre. Algunas de las células sanguíneas, llamadas plaquetas, liberan ciertas proteínas, llamadas de manera colectiva factores de crecimiento, hacia el tejido lesionado. De manera ideal, los factores de crecimiento atraen varios tipos de células al sitio de la lesión y estimulan la división celular. Los factores de crecimiento también hacen que las células se especialicen y se conviertan en los tipos de célula necesarios para reparar los ligamentos y tendones, de modo que recuperen su tamaño, fuerza y flexibilidad originales. Por desgracia, este proceso es lento y no siempre es del todo exitoso. No funcionó muy bien para Colón.

En la primavera de 2010, los médicos removieron células madre de la médula ósea y grasa de Colón y los inyectaron en su hombro y codo. Las células madre son células que, con los estímulos correctos, pueden multiplicarse y producir poblaciones de células especia-



Sano de nuevo, después de terapia con células madre para sus lesiones de hombro y codo, Bartolo Colón lanza otra bola rápida.

lizadas que forman cartílago, ligamentos, tendón, hueso o muchos otros tejidos. La esperanza era que las células madre repararían los ligamentos y tendones dañados de Colón. Puesto que se usaron las propias células de Colón, no hubo riesgo de rechazo.

Hacia finales de 2010, Colón lanzaba de nuevo, en una liga de invierno de Puerto Rico. Mientras tanto, los Yanquis de Nueva York buscaban un buen lanzador, y Colón esperaba hacer un regreso en las grandes ligas. Los Yanquis estaban preocupados de que Colón nunca pudiera regresar a su forma plena, pero de cualquier forma lo firmaron. Y fueron recompensados: en 2011, Colón lanzó sus bolas rápidas características una vez más, y ganó 8 juegos. En 2013, al jugar para los Atléticos de Oakland, Colón ganó 18 juegos y fue seleccionado para el juego de estrellas. Antes de comenzar la temporada de 2014, Colón, de 40 años de edad, firmó un contrato de dos años con los Mets de Nueva York por 20 millones de dólares. Fue un buen negocio tanto para Colón como para los Mets: ganó 15 juegos, lo que lo convirtió en el octavo lanzador más ganador de la Liga Nacional ese año.

¿Las células madre curaron las lesiones de Colón? ¿Cómo los factores de crecimiento hacen que las células se dividan y formen nuevo tejido? Cuando las células se dividen, ¿por qué las células descendientes son genéticamente idénticas a aquellas de las que provienen?

DE UN VISTAZO

- | | | |
|---|--|---|
| <p>9.1 ¿Cuáles son las funciones de la división celular?</p> <p>9.2 ¿Qué ocurre durante el ciclo celular procarionte?</p> | <p>9.3 ¿Cómo está organizado el ADN en los cromosomas eucariontes?</p> <p>9.4 ¿Qué ocurre durante el ciclo celular eucarionte?</p> | <p>9.5 ¿Cómo la división celular mitótica produce células hijas genéticamente idénticas?</p> <p>9.6 ¿Cómo se controla el ciclo celular?</p> |
|---|--|---|

9.1 ¿CUÁLES SON LAS FUNCIONES DE LA DIVISIÓN CELULAR?

“Todas las células provienen de células preexistentes.” Este aforismo, enunciado por primera vez por el médico alemán Rudolf Virchow a mediados del siglo XIX, captura la importancia crítica de la reproducción celular para todos los organismos vivos. Las células se reproducen mediante **división celular**, en la que una célula progenitora se divide en dos **células hijas**. En la división celular típica, cada célula hija recibe un conjunto completo de información hereditaria, idéntica a la de la célula progenitora, y aproximadamente la mitad del citoplasma de la célula progenitora.

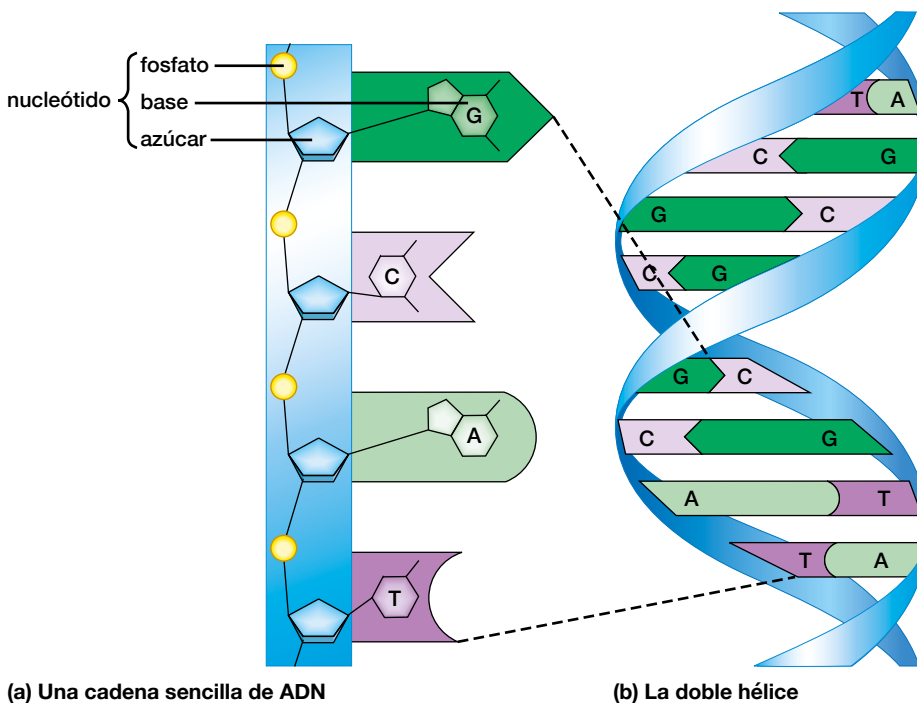
La información hereditaria de todas las células vivientes está contenida en el **ácido desoxirribonucleico (ADN)**. El ADN es un polímero compuesto de subunidades llamadas **nucleótidos** (FIG. 9-1a; véase también el Capítulo 3). Cada nucleótido consta de un fosfato, un azúcar (desoxirribosa) y una de cuatro bases: adenina (A), timina (T), guanina (G) o citosina (C). En todas las células, el ADN está empaquetado en los **cromosomas**. El ADN en un cromosoma tiene dos cadenas largas de nucleótidos devanados uno alrededor del otro, como una escalera que gira en forma de sacacorchos. Esta estructura se llama **doble hélice** (FIG. 9-1b). Cada cromosoma contiene una doble hélice de ADN así como proteínas que organizan la estructura tridimensional

del ADN y regulan su uso. Las unidades de la herencia, llamadas **genes**, son segmentos del ADN de un cromosoma, y varían desde algunos cientos hasta muchos miles de nucleótidos de longitud. Como las letras de un alfabeto que forma oraciones muy largas, las secuencias específicas de los nucleótidos en los genes conforman las instrucciones para elaborar las proteínas de una célula.

La división celular se requiere para el crecimiento, el desarrollo y la reparación de los organismos multicelulares

La **división celular mitótica**, que produce dos células hijas genéticamente idénticas a la célula progenitora, es la forma más común de división celular en las células eucariontes (véanse las Secciones 9.4 y 9.6). Conforme creces y te desarrollas desde un óvulo fecundado, la división celular mitótica produce todas las células de tu cuerpo. Incluso ahora que alcanzaste tu tamaño adulto, la división celular mitótica sigue siendo esencial, pues sustituye las células que mueren todos los días, como las de tu sistema digestivo que son destruidas por el ácido estomacal y las enzimas digestivas, o las células de la piel que se gastan al frotarse en tu ropa. La división celular mitótica también se requiere para reparar lesiones, como el daño que el lanzamiento de miles de bolas rápidas infligió al brazo de Bartolo Colón.

Las células hijas formadas por división celular pueden crecer y dividirse nuevamente, en un patrón repetitivo llamado **ciclo celular**. Muchas de las células hijas se **diferencian**, se especializan para funciones específicas, como contracción (células musculares) o combate de infecciones (leucocitos). La mayoría de los organismos eucariontes multicelulares por lo general



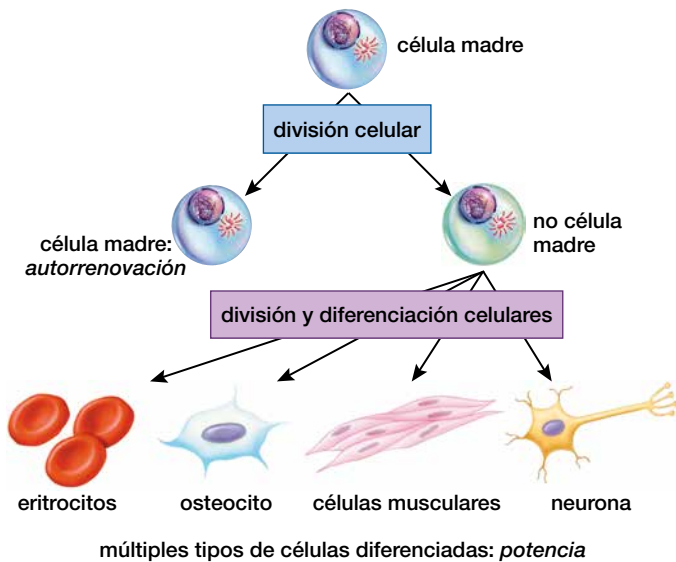
◀ **FIGURA 9-1 La estructura del ADN**
(a) Un nucleótido consta de un fosfato, un azúcar y una de cuatro bases: adenina (A), timina (T), guanina (G) y citosina (C). Una sola cadena de ADN consta de una cadena larga de nucleótidos unidos mediante enlaces químicos (fosfoéster) entre el fosfato de un nucleótido y el azúcar del siguiente. **(b)** Dos cadenas de ADN giran una alrededor de la otra para formar una doble hélice.

tienen tres categorías de células, con base en sus capacidades para dividirse y diferenciarse:

- **Células madre** La mayoría de las células formadas por las primeras divisiones celulares de un óvulo fecundado, y algunas células en los animales adultos, incluidas ciertas células en la piel, intestinos, grasa, cerebro, ovarios, testículos, médula ósea y corazón, son **células madre** (FIG. 9-2). Las células madre tienen dos características importantes: autorrenovación y potencia. *Autorrenovación* significa que las células madre conservan la capacidad de dividirse, en algunos casos durante toda la vida del organismo. Por lo general, cuando una célula madre se divide, una de sus hijas sigue siendo célula madre. Por tanto, el número de células madre sigue siendo más o menos el mismo a lo largo del tiempo. La otra célula hija con frecuencia experimenta varias rondas de división celular mitótica, pero las células resultantes se diferencian con el tiempo. *Potencia* significa que la división de las células madre produce células hijas que pueden diferenciarse en varios tipos de células especializadas. Algunas células madre en los embriones tempranos pueden producir cualquiera de los tipos de célula especializada de todo el cuerpo. Las células madre en los adultos por lo general son más limitadas y producen células hijas que pueden diferenciarse sólo en pocos tipos de células. El ambiente celular, en especial el “cóctel” específico de factores de crecimiento secretado por las células cercanas, determina el tipo de diferenciación que experimenta la célula hija.

Las plantas también tienen células madre, en general llamadas células meristemos. Los puntos de crecimiento en las plantas contienen cúmulos de meristemos, con frecuencia en las puntas de raíces, tallos y ramas. La división y diferenciación celulares de algunas de las células hijas produce las diversas estructuras del cuerpo de la planta.

- **Otras células capaces de dividirse** Algunas células diferenciadas pueden dividirse, pero sus células hijas por lo general



▲ **FIGURA 9-2 Células madre** Cuando una célula madre se divide, una célula hija sigue siendo célula madre (autorrenovable, en medio izquierda). La otra célula hija puede dividirse algunas veces, pero con el tiempo se diferencia en un tipo de célula especializada (potencia, abajo).

se diferencian sólo en uno o dos tipos de células. Por ejemplo, si la mayor parte de tu hígado tiene un daño severo, células hepáticas diferenciadas comienzan a dividirse para sustituir el tejido hepático perdido; sus células hijas sólo pueden convertirse en más células hepáticas.

- **Células permanentemente diferenciadas** Algunas células se diferencian y nunca se dividen de nuevo. Por ejemplo, la mayoría de las células de tu corazón y cerebro no pueden dividirse.

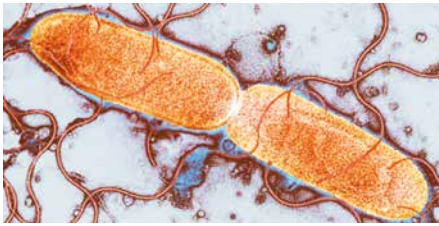
La división celular se requiere para las reproducciones sexual y asexual

Los organismos se reproducen por alguno o ambos de dos procesos fundamentalmente diferentes: reproducción sexual o reproducción asexual. La **reproducción sexual** en la mayoría de los organismos eucariontes ocurre cuando la descendencia se produce mediante la fusión de **gametos** (espermatozoide y óvulos). Para producir gametos, las células en el sistema reproductivo del adulto experimenta un tipo especializado de división celular llamada división celular meiótica, que se describirá en el Capítulo 10.

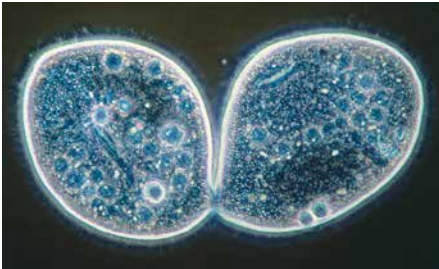
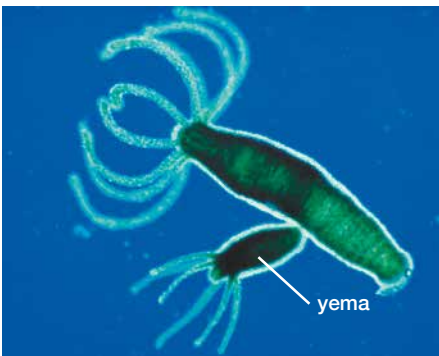
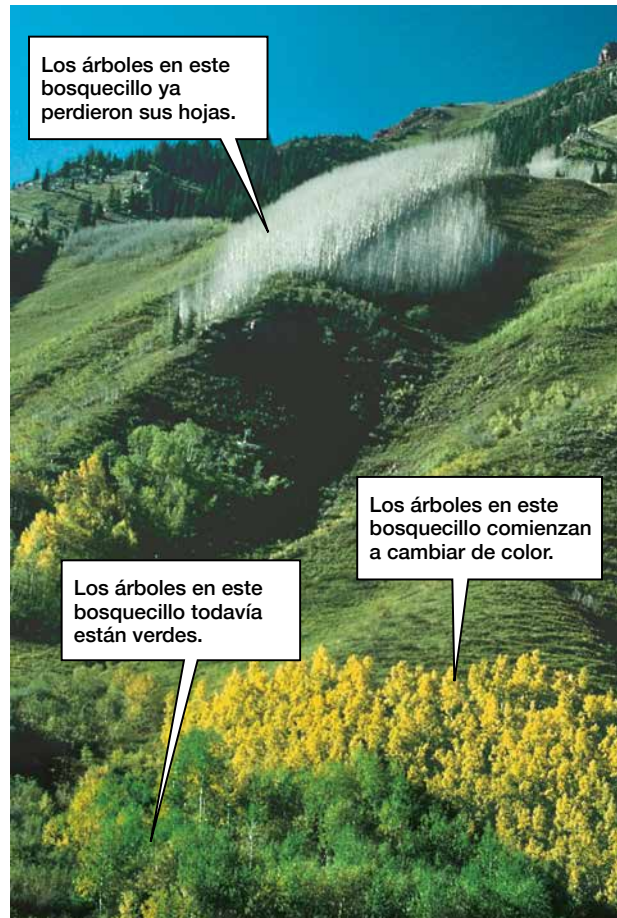
La reproducción en la que la descendencia se forma a partir de un solo progenitor, sin tener un óvulo fecundado por espermatozoide, se llama **reproducción asexual**. La reproducción asexual produce descendientes que son genéticamente idénticos al progenitor y entre ellos: son **clones**. Las bacterias (FIG. 9-3a) se reproducen asexualmente mediante un tipo de división celular llamada fisión procarionte (véase la Sección 9.2). Muchos organismos eucariontes unicelulares, como *Paramecium* (FIG. 9-3b), se reproducen asexualmente mediante división celular mitótica. Algunos eucariontes multicelulares también pueden reproducirse mediante reproducción asexual, usando división celular mitótica seguida por diferenciación de células hijas, para producir nuevas versiones en miniatura, genéticamente idénticas, del adulto. Por ejemplo, una *Hydra* se reproduce por gemación. Primero crece en su cuerpo una réplica pequeña de sí misma, llamada yema (FIG. 9-3c). Con el tiempo, la yema se separa de su progenitor y forma una nueva *Hydra*. Muchas plantas y hongos pueden reproducirse tanto asexual como sexualmente. Los bosquecillos de álamos, por ejemplo, se desarrollan asexualmente a partir de brotes que crecen desde el sistema de raíz de un solo árbol progenitor (FIG. 9-3d). Aunque un bosquecillo parece una agrupación de árboles separados, con frecuencia es un solo individuo cuyos múltiples troncos están interconectados mediante un sistema de raíz común. Los álamos también pueden reproducirse a partir de semillas, lo que resulta a partir de la reproducción sexual.

La clonación produce plantas y animales genéticamente idénticos

Los seres humanos con frecuencia acuden a la reproducción asexual para producir clones genéticamente idénticos de plantas y animales valiosos. Considera las naranjas navel, que no producen semillas. Los naranjos navel se propagan al cortar un trozo de tallo de un naranjo navel adulto e injertarlo en la parte superior de la raíz de una plántula de otro tipo de naranjo. Las células de las partes superficiales, que tienen fruto, del árbol injertado son clones del tallo de la naranja navel original. Todas las naranjas navel se originaron a partir de un solo brote mutante de un naranjo descubierto en Brasil a principios del siglo XIX y se propagaron asexualmente desde entonces. Sin clonación, en la actualidad no habría naranjas navel.



(a) Bacteria en división

(b) División celular en *Paramecium*(c) *Hydra* se reproduce asexualmente mediante gemación

(d) Un bosquecillo de álamos con frecuencia consta de árboles genéticamente idénticos producidos mediante reproducción asexual.

FIGURA 9-3 La división celular permite la reproducción asexual

(a) Las bacterias se reproducen asexualmente al dividirse en dos. (b) En microorganismos eucariontes unicelulares, como la protista de agua dulce *Paramecium*, la división celular produce dos nuevos organismos independientes. (c) *Hydra*, un pariente de agua dulce de las anémonas marinas, crece una réplica miniatura de sí misma (una yema) en su costado. Cuando está desarrollada por completo, la yema se desprende y asume vida independiente. (d) Los árboles en los bosquecillos de álamos con frecuencia son genéticamente idénticos. Aquí, el momento de los colores de otoño y la caída de hojas muestra la identidad genética dentro de un bosquecillo y la diferencia genética entre bosquecillos separados.

Los seres humanos también han clonado varios animales. El procedimiento usual es obtener células de un animal en especial valioso, acaso un caballo de carreras o un perro talentoso para detectar drogas (FIG. 9-4). Los óvulos no fecundados se recolectan de un animal común y corriente de la misma especie. El núcleo

se remueve del óvulo no fecundado y se sustituye con un núcleo tomado de una célula del animal valioso. El óvulo se estimula para que se divida algunas veces en un cultivo, y luego el embrión resultante se implanta en el útero subrogado de un animal hembra para completar el desarrollo. Puesto que la división celular mitótica produce células hijas genéticamente idénticas, el animal clonado será genéticamente idéntico al que proporcionó el núcleo.

Clonar mamíferos en general es bastante ineficiente. Por lo común, sólo alrededor de 5 a 15% de los embriones implantados producen descendencia viva. La clonación de mamíferos también es bastante costosa: clonar a tu perro costaría alrededor de 100 mil dólares estadounidenses. En consecuencia, en la



FIGURA 9-4 Perros olfateadores clonados Estos labradores dorados son clones genéticamente idénticos de un perro olfateador en especial bueno. Aunque por lo general sólo 30% de los perros olfateadores candidatos completan con éxito su entrenamiento, los siete clones de Chase aprobaron de manera brillante.

mayoría de los casos, los mamíferos se clonan con propósitos experimentales; para reproducir individuos, por lo general ganado, que posee rasgos muy valorados, genéticamente determinados; o por razones emocionales, como el intento por duplicar una mascota familiar amada.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los tipos de células que se encuentran en un organismo multicelular, y distinguirlos por su capacidad para dividirse y diferenciarse?
- describir las funciones de la división celular en los organismos eucariontes unicelulares y multicelulares?

9.2 ¿QUÉ OCURRE DURANTE EL CICLO CELULAR PROCARIONTE?

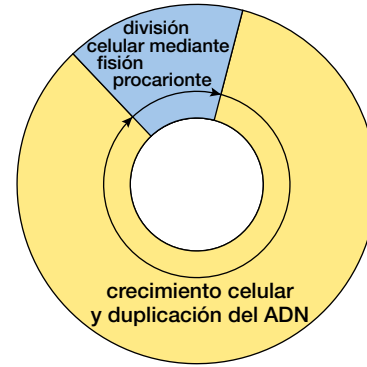
El ciclo celular procarionta consta de un periodo relativamente largo de crecimiento, durante el cual la célula duplica su ADN, seguido por un tipo de división celular llamado **fisión procarionte** (FIG. 9-5a). La fisión procarionte con frecuencia se llama “fisión binaria”. Sin embargo, muchos biólogos usan el término fisión binaria para describir la división celular tanto en procariontes como en eucariontes unicelulares. Para evitar confusión, en este texto se usará el término fisión procarionte.

La FIGURA 9-5b muestra el proceso de fisión procarionte. El ADN de una célula procarionte está contenido en un solo cromosoma circular de alrededor de un milímetro o dos de circunferencia. El cromosoma procarionte no está contenido en un núcleo acotado por membrana (véase el capítulo 4). En vez de ello, el cromosoma por lo general está unido al interior de la membrana plasmática de la célula, esta región específica se llama nucleóide ①. Durante la fase de crecimiento del ciclo celular procarionte, el ADN se duplica, lo que produce dos cromosomas idénticos que se unen a la membrana plasmática en sitios cercanos por medio del mesosoma ②. Conforme la célula crece, se agrega nueva membrana plasmática entre los sitios de unión de los cromosomas, y los aleja ③. Cuando la célula tiene aproximadamente el doble de tamaño, la membrana plasmática alrededor del medio de la célula crece hacia adentro entre los dos sitios de unión ④. Entonces la membrana plasmática se fusiona a lo largo del ecuador de la célula, lo que produce dos células hijas, cada una conteniendo uno de los cromosomas ⑤. Puesto que la replicación del ADN produce dos moléculas idénticas de ADN, las dos células hijas son genéticamente idénticas entre sí, pero estructuralmente diferente (y a la célula progenitora que las produjo).

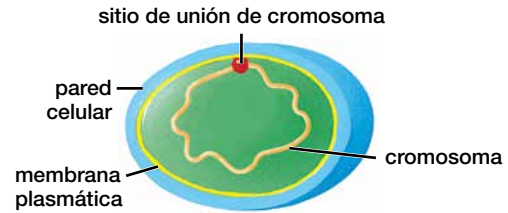
COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir el ciclo celular procarionte y los principales eventos de la fisión procarionte?



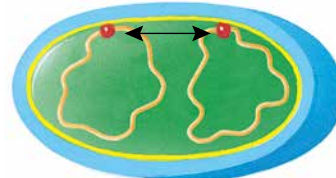
(a) El ciclo celular procarionte



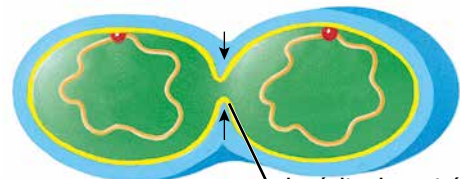
① El cromosoma procarionte, una doble hélice circular de ADN, se une a la membrana plasmática en un punto, mediante los mesosomas.



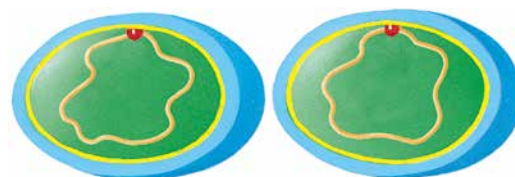
② El ADN se duplica y los dos cromosomas resultantes se unen a la membrana plasmática en puntos cercanos.



③ Nueva membrana plasmática se agrega entre los puntos de unión, lo que aleja aún más a los dos cromosomas.



④ La membrana plasmática crece hacia adentro en medio de la célula.



⑤ La célula progenitora se divide en dos células hijas.

(b) Fisión procarionte

► **FIGURA 9-5 El ciclo celular procarionte** (a) El ciclo celular procarionte consta de crecimiento y duplicación del ADN, seguido por fisión procarionte. (b) El proceso de fisión procarionte.

9.3 ¿CÓMO ESTÁ ORGANIZADO EL ADN EN LOS CROMOSOMAS EUCARIOTES?

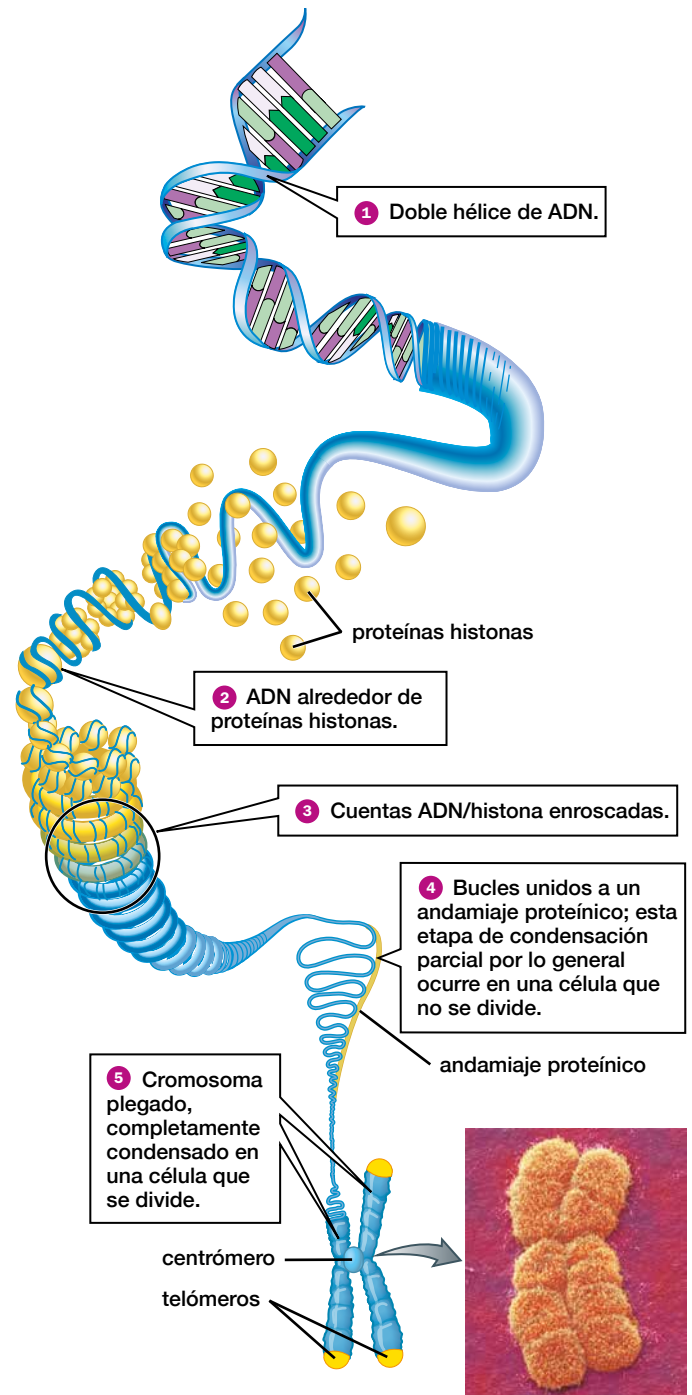
Los cromosomas eucariontes difieren de los cromosomas procariontes en varios aspectos. Están separados del citoplasma dentro de un núcleo rodeado por membrana y son lineales, en lugar de circulares, como son los cromosomas procariontes. Los cromosomas eucariontes también contienen mucha más proteínas (histonas y no histonas) que los cromosomas procariontes, y sus proteínas son muy diferentes. Por último, los cromosomas eucariontes en general contienen mucho más ADN que los cromosomas procariontes. Los cromosomas humanos, por ejemplo, contienen de 10 a 50 veces más ADN que el cromosoma procarionte típico; dependiendo del cromosoma, su longitud varía de entre 50 millones a 250 millones de nucleótidos. Si el ADN en una célula humana se relajara y extendiera por completo, cada cromosoma mediría alrededor de 15 a 75 milímetros; una sola célula humana contendría alrededor de 1.8 metros de ADN. El número de cromosomas en los organismos eucariontes varía mucho: el número más pequeño, uno, se encuentra en las células de los machos de las hormigas saltadoras australianas, pero la mayoría de los animales tienen docenas, y algunas plantas tienen más de 1 200!

Los complejos eventos de la división celular eucarionte son, sobre todo, una solución evolutiva al problema de la duplicación y la parcelación de gran número de cromosomas largos. Para entender la división celular eucarionte, comienza por echar un vistazo más de cerca a la estructura del cromosoma eucarionte.

El cromosoma eucarionte consta de una doble hélice lineal de ADN ligada a proteínas

Empaquetar una gran cantidad de ADN en un núcleo de apenas algunas milésimas de centímetro de diámetro no es una tarea sencilla. La célula eucarionte resuelve este problema al enrollar el ADN en torno a soportes proteínicos, lo que reduce enormemente su longitud (FIG. 9-6). Durante la mayor parte de la vida de la célula, la doble hélice de ADN en un cromosoma está enrollada alrededor de proteínas llamadas histonas (1, 2). Otras proteínas enrollan las “cuentas” ADN/histona, en forma muy parecida a un resorte o Slinky (3). Estas espiras se unen en bucles a “andamiajes” de proteínas para completar el empaquetamiento de cromosomas conforme ocurre durante la mayor parte de la vida de una célula. Todos estos devanados, anillados y bucles condensan el ADN en cerca de 1/1000-ésimo de su longitud extendida (4), pero incluso este enorme grado de compactación todavía deja a los cromosomas demasiado largos para almacenarse y moverse hacia los núcleos hija durante la división celular. No obstante, cuando comienza la división celular, proteínas pliegan el cromosoma y producen otra condensación aproximada de 10 veces más (5). Ahora el cromosoma es una estructura compacta de alrededor de 4 micrómetros.

Cada cromosoma tiene regiones especializadas que son cruciales para su estructura y función: dos telómeros y un centrómero. Los **telómeros** (en griego, “parte final”) son partes protectoras en cada extremo de un cromosoma (véase Fig. 9-6). Sin telómeros, los genes ubicados en los extremos de los cromosomas se perderían durante la duplicación del ADN. Los telómeros también evitan que los cromosomas se fusionen entre ellos y formen largas estructuras difíciles de manejar que tal vez no podrían distribuirse de manera adecuada hacia las células hijas



▲ **FIGURA 9-6 Estructura cromosómica** Las proteínas en un cromosoma eucarionte enrollan, enroscan y pliegan el ADN en una estructura compacta. Los extremos del cromosoma están protegidos por telómeros. Alrededor del centrómero hay una placa proteica (cinetocoro) que será el sitio de unión de los microtúbulos que mueven el cromosoma durante la división celular mitótica. (Inserto) Los extremos visibles difusos en la micrografía electrónica de barrido son bucles de cromosoma plegado.

durante la división celular. La segunda región especializada de un cromosoma es su **centrómero** (“parte central”). Como verás, el centrómero tiene dos funciones principales: (1) mantener

temporalmente unidas las cromátidas hermanas y (2) ser el sitio de unión de los microtúbulos que mueven los cromosomas durante la división celular.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir la estructura de un cromosoma eucarionte?
- describir las funciones de telómeros y centrómeros?

9.4 ¿QUÉ OCURRE DURANTE EL CICLO CELULAR EUCARIONTE?

En el ciclo celular eucarionte, las células recién formadas por lo general adquieren nutrientes de su entorno, sintetizan más citoplasmas y organelos, y se hacen más grandes. Después de una cantidad variable de tiempo (dependiendo del organismo, el tipo de célula y los nutrientes disponibles) la célula puede dividirse. Entonces cada célula hija puede entrar en otro ciclo celular y dividirse de nuevo. Sin embargo, la mayoría de las células sólo se divide si reciben señales químicas, como factores de crecimiento, que las hacen entrar a otro ciclo celular (véase la Sección 9.6). Otras células pueden diferenciarse y nunca dividirse de nuevo.

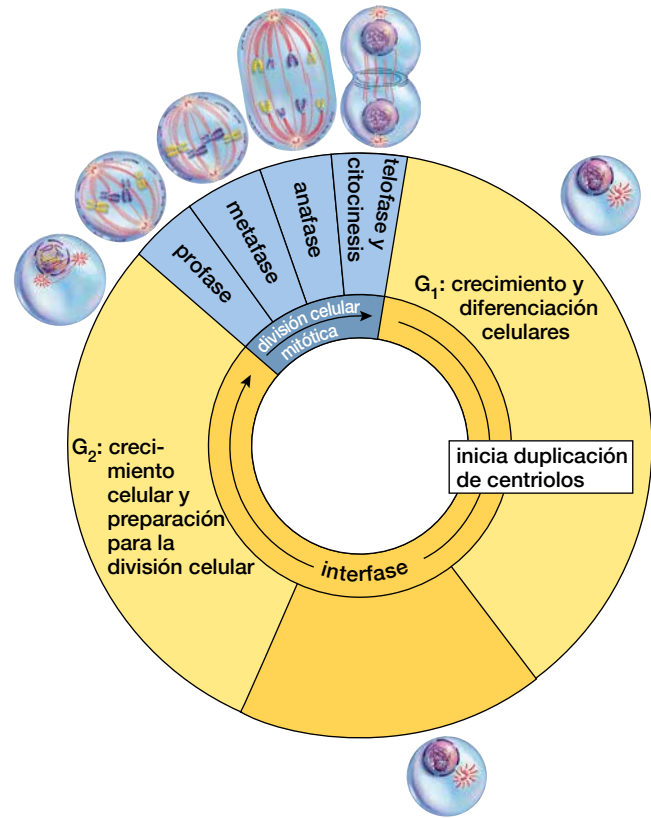
El ciclo celular eucarionte consta de interfase y la división celular mitótica

El ciclo celular eucarionte se divide en dos fases principales: interfase y división celular mitótica (FIG. 9-7).

Durante la interfase, una célula crece en tamaño, duplica su ADN y con frecuencia se diferencia

La mayoría de las células eucariontes pasa la mayor parte de su tiempo en **interfase**, el periodo entre divisiones celulares. Por ejemplo, algunas células en la piel humana pasan alrededor de 22 horas en interfase y sólo un par de horas dividiéndose. La interfase contiene tres subfases: G_1 (la primera fase de crecimiento y la primera brecha en la síntesis de ADN), S (cuando ocurre la síntesis de ADN) y G_2 (la segunda fase de crecimiento y la segunda brecha en la síntesis de ADN).

Una célula hija recién formada entra a la porción G_1 de la interfase. Durante G_1 , una célula realiza una o más de tres actividades. Primera, casi siempre crece en tamaño. Segunda, con frecuencia se diferencia y desarrolla las estructuras y rutas bioquímicas que le permiten realizar una función especializada. Por ejemplo, la mayoría de las células nerviosas desarrollan largas cadenas, llamadas axones, que les permiten conectarse con otras células, mientras que las células del hígado producen bilis, proteínas que ayudan a la coagulación sanguínea, y enzimas que desintoxican muchos materiales venenosos. Tercera, la célula responde a señales internas y externas que determinan si o no se dividirá. Si la célula es estimulada para dividirse, primero debe duplicar sus cromosomas, incluida la elaboración de copias exactas del ADN de cada cromosoma. La duplicación de cromosomas ocurre durante la fase S. Cuando los cromosomas se duplican, la célula avanza hacia la fase G_2 , durante la cual puede crecer un poco más y sintetizar las proteínas necesarias para la división celular.



▲ **FIGURA 9-7 El ciclo celular eucarionte** El ciclo celular eucarionte consta de interfase y división celular mitótica.

Muchas células diferenciadas, como las células hepáticas, pueden recuperarse desde la etapa diferenciada de vuelta hacia el estado de división, mientras que otras, como la mayoría de las células del músculo cardíaco y neuronas, permanecen en la fase G_1 y nunca se dividen de nuevo.

La división celular mitótica consiste de división nuclear y división citoplasmática

La división celular mitótica consta de dos procesos: mitosis y citocinesis. La **mitosis** es la división del núcleo. La palabra “mitosis” se deriva de una palabra griega que significa “hilo”, porque, conforme los cromosomas se condensan y acortan, se vuelven visibles en un microscopio óptico como estructuras con forma de hilo. La mitosis produce dos núcleos hija, y cada uno contiene una copia de cada uno de los cromosomas que estaban presentes en el núcleo progenitor. **Citocinesis** (de palabras griegas que significan “movimiento celular”) es la división del citoplasma. La citocinesis coloca más o menos la mitad del citoplasma, la mitad de los organelos (como mitocondrias, ribosomas y aparato de Golgi) y uno de los núcleos recién formados, en cada una de las dos células hijas. Por tanto, la división celular mitótica por lo general produce células hijas que son físicamente similares y genéticamente idénticas entre sí y a la célula progenitora.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los eventos del ciclo celular eucarionte?
- explicar la diferencia entre división celular mitótica y mitosis?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Cuerpo, sánate a ti mismo

Los ligamentos y los tendones tienen una capacidad limitada de autorreparación. Tienden a tener un suministro escaso de sangre y contienen sólo un pequeño número de células especializadas que producen proteínas, como colágeno y elastina, que proporcionan flexibilidad y dureza. En el caso de Bartolo Colón, la esperanza era que las células madre inyectadas en sus hombro y codo avanzarían con rapidez a través del ciclo celular para producir grandes poblaciones de células hijas especializadas que regenerarían sus ligamentos y tendones. ¿Cómo la división celular mitótica garantizaría que las células hijas contendrían copias precisas de todos los cromosomas de Colón, incluidos los genes que especifican todas las proteínas necesarias para reparar su brazo?

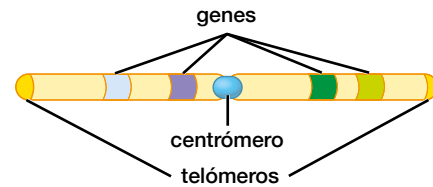
9.5 ¿CÓMO LA DIVISIÓN CELULAR MITÓTICA PRODUCE CÉLULAS HIJAS GENÉTICAMENTE IDÉNTICAS?

Recuerda que un cromosoma consta de genes, dos telómeros y un centrómero (**FIG. 9-8a**). Todos los cromosomas de una célula se copian durante la fase S de la interfase, antes de comenzar la división celular mitótica. Cada **cromosoma duplicado** resultante consta de dos dobles hélices de ADN idénticas (y sus proteínas asociadas), llamadas **cromátidas hermanas**, que están unidas entre sí en el centrómero (**FIG. 9-8b**). Durante la división celular mitótica, las dos cromátidas hermanas se separan y cada una se convierte en un cromosoma independiente que se entrega a una de las dos células hijas (**FIG. 9-8c**).

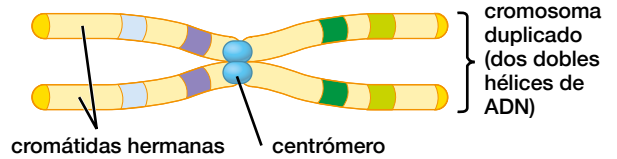
Por conveniencia, los biólogos dividen la mitosis en cuatro fases, con base en la apariencia y el comportamiento de los cromosomas: profase, metafase, anafase y telofase (**FIG. 9-9**). Sin embargo, estas fases en realidad no son eventos discretos; en vez de ello ocurren de forma continua, donde cada fase se fusiona con la siguiente.

Durante la profase, los cromosomas se condensan, se forma el huso, se desensamblan la envoltura nuclear y los cromosomas son capturados por microtúbulos del huso

La primera fase de la mitosis se llama **profase** (que en griego significa “la etapa anterior”). Durante la profase ocurren cuatro eventos principales: (1) los cromosomas duplicados se condensan



(a) Un cromosoma eucarionte (una doble hélice de ADN) antes de la duplicación de ADN



(b) Un cromosoma eucarionte después de la duplicación de ADN



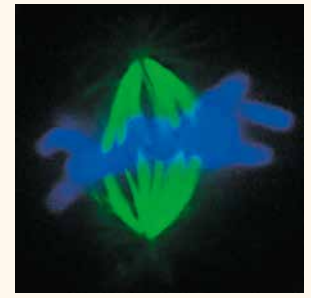
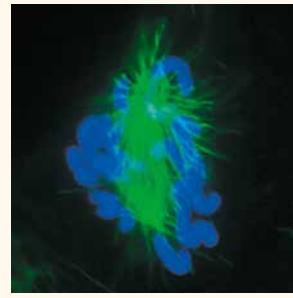
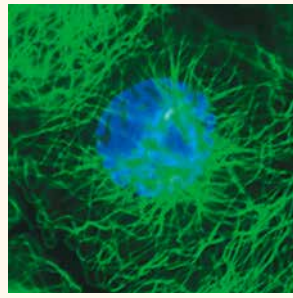
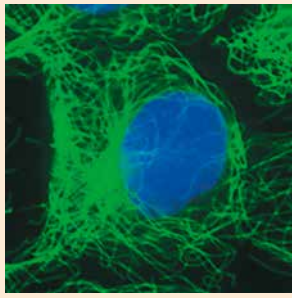
(c) Cromátidas hermanas separadas se convierten en cromosomas independientes

▲ **FIGURA 9-8 Un cromosoma eucarionte durante división celular** (a) Antes de la duplicación de ADN. (b) Después de la duplicación de ADN, las dos cromátidas hermanas se mantienen unidas en el centrómero. (c) Las cromátidas hermanas se separan durante la división celular para convertirse en cromosomas independientes genéticamente idénticas.

(véase Fig. 9-6), (2) se forman los microtúbulos del huso, (3) se desensamblan la envoltura nuclear y (4) los microtúbulos del huso capturan los cromosomas (profase tardía (**FIGS. 9-9b, c**)). La condensación de cromosomas también hace que desaparezcan los nucléolos. Los nucléolos constan de ribosomas parcialmente ensamblados y los genes que codifican el componente de ARN de los ribosomas (véase el Capítulo 4). Estos genes se ubican en varios cromosomas diferentes. Conforme los cromosomas se condensan, se separan unos de otros y cesa la síntesis de ribosomas, de modo que los nucléolos se desvanecen.

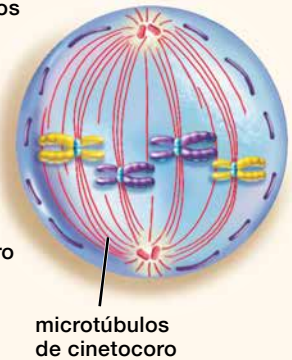
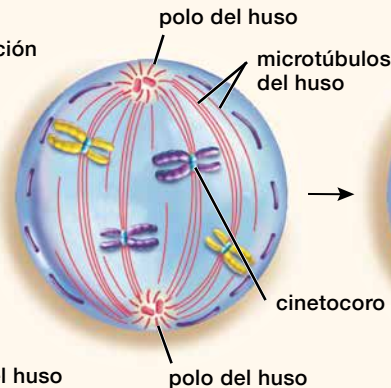
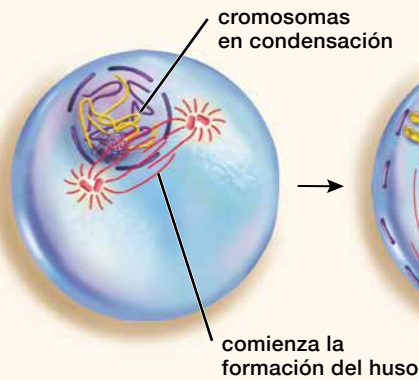
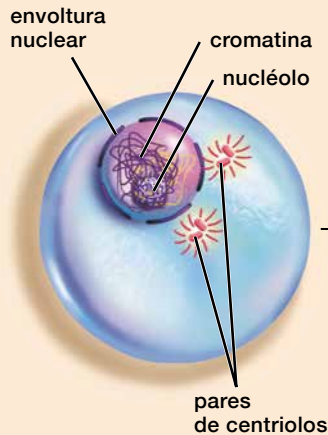
Conforme se condensan los cromosomas duplicados, comienza a formarse el **huso**. Éste está compuesto por microtúbulos, llamados **microtúbulos del huso** (véase Fig. 9-9c). En todas las células eucariontes, el movimiento de cromosomas durante la mitosis depende de los microtúbulos del huso. En las células animales, los microtúbulos del huso se originan a partir de una región que contiene un par de estructuras que contienen microtúbulos llamadas **centriolos**. Las células de plantas, hongos, muchas algas e incluso algunas moscas de la fruta mutantes no contienen centriolos. No obstante, estas células forman husos funcionales durante la división celular mitótica, lo cual muestra que los centriolos no se requieren para la formación del huso.

En las células animales, un nuevo par de centriolos se forma durante la interfase cerca del par ya existente. Durante la profase, los dos pares de centriolos migran hacia lados opuestos del núcleo (véase Fig. 9-9b). El área del citoplasma alrededor de cada par de centriolos, llamado polo del huso, controla la formación



INTERFASE

MITOSIS



(a) Interfase tardía

Los cromosomas duplicados están en el estado relajado sin condensar; los centriolos duplicados permanecen agrupados.

(b) Profase temprana

Los cromosomas se condensan y acortan; comienza la formación de microtúbulos del huso entre pares de centriolos que se separan.

(c) Profase tardía (también llamada prometafase)

Desaparece el nucléolo; desensamblaje de la envoltura nuclear; algunos microtúbulos del huso se unen al cinetocoro (azul) ubicado en el centrómero de cada cromátida hermana.

(d) Metafase

Microtúbulos del cinetocoro alinean los cromosomas en el ecuador de la célula. Máxima compactación del cromosoma.

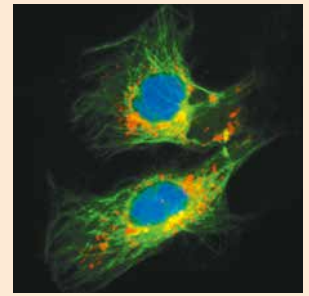
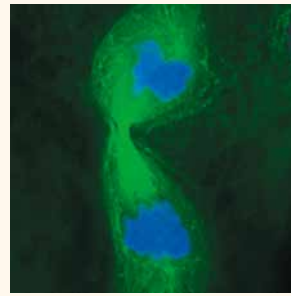
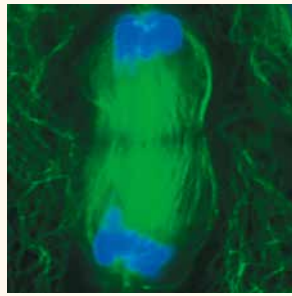
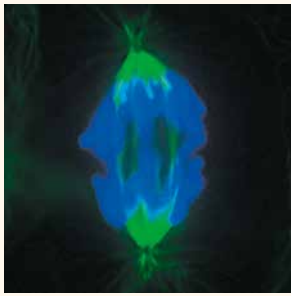
▲ **FIGURA 9-9** División celular mitótica en una célula animal

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cuáles serían las consecuencias si un conjunto de cromátidas hermanas fallara al separarse en la anafase?

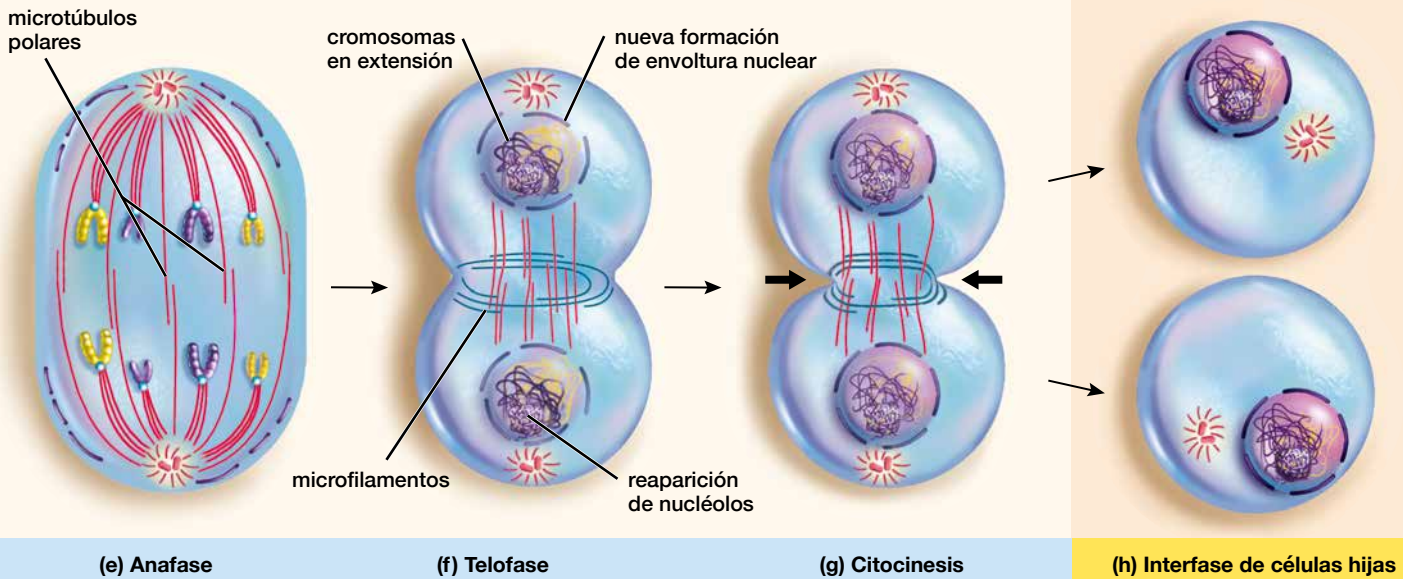
de los microtúbulos del huso. Estos microtúbulos radian hacia adentro, hacia el núcleo, y hacia afuera, hacia la membrana plasmática (véase Fig. 9-9c). (Para visualizar esto, imagina la célula como un globo. Los polos del huso están aproximadamente donde estarían los polos norte y sur, y los microtúbulos del huso corresponden a las líneas de longitud. Como en un globo, el ecuador de la célula corta a través del medio, a la mitad entre los polos.) Puesto que un par de centriolos se ubica en cada polo del huso, cada célula hija recibirá un par de centriolos cuando la célula se divida.

Conforme los microtúbulos del huso se forman alrededor del núcleo, la envoltura nuclear se desintegra, lo que libera los cromosomas duplicados. Cada cromátida hermana en un cromosoma duplicado tiene una estructura que contiene proteína,

llamada **cinetocoro**, ubicado alrededor del centrómero. Los cinetocoros de las dos cromátidas hermanas están ordenados espalda con espalda, y sus frentes se alejan mutuamente. El cinetocoro de una cromátida hermana se dobla hacia los extremos de los microtúbulos del huso que se dirigen hacia un polo de la célula, mientras que el cinetocoro de la otra cromátida hermana se dobla hacia los microtúbulos del huso que se dirigen hacia el polo opuesto (véase Fig. 9-9c). Los microtúbulos que se doblan hacia los cinetocoros se llaman microtúbulos de cinetocoro para distinguirlos de los microtúbulos polares, que no se doblan hacia un cinetocoro. Cuando las cromátidas hermanas se separan más tarde en la mitosis, los cromosomas recientemente independientes se moverán a lo largo de los microtúbulos del cinetocoro hacia polos opuestos.



INTERFASE



(e) Anafase

Cromátidas hermanas se separan y mueven hacia polos opuestos de la célula; microtúbulos polares crecen y separan los polos.

(f) Telofase

Un conjunto de cromosomas llega a cada polo y comienza a descondensarse; comienza a reensamblarse la envoltura nuclear; comienza reaparición de nucléolos; comienza el desensamblaje de microtúbulos de huso; microfilamentos forman anillos alrededor del ecuador.

(g) Citocinesis

El anillo de microfilamentos se contrae y divide la célula en dos; cada célula hija recibe un núcleo y aproximadamente la mitad del citoplasma.

(h) Interfase de células hijas

Se desensambla el huso, se forman envolturas nucleares intactas y los cromosomas se extienden por completo.

Los microtúbulos polares no se unen a los cromosomas; en su lugar, tienen extremos libres que traslapan a lo largo del ecuador de la célula. Más tarde, como verás, los microtúbulos polares, en la mitosis, alejan los dos polos del huso.

Durante la metafase, los cromosomas se alinean a lo largo del ecuador de la célula

Al final de la profase, los dos cinetocoros de cada cromosoma duplicado se conectan a microtúbulos de cinetocoro que se dirigen hacia polos opuestos de la célula. Como resultado, cada cromosoma duplicado se conecta a ambos polos del huso. Durante la **metafase** (la “etapa media”), los dos cinetocoros en un cromosoma duplicado jalen hacia polos opuestos de la célula. Durante esta “guerra de cuerda” molecular, los microtúbulos se estiran o acortan hasta que cada cromosoma se alinea a lo largo del ecuador de la célula, y cada cinetocoro da frente a cada polo (**FIG. 9-9d**).

Durante la anafase, cromátidas hermanas se separan y son empujadas hacia polos opuestos de la célula

En el comienzo de la **anafase** (**FIG. 9-9e**), las cromátidas hermanas se separan y se convierten en cromosomas hijas independientes. Esta separación permite que cada cinetocoro mueva su cromosoma en dirección al polo, mientras que, de manera simultánea, pierden subunidades de tubulina el extremo del microtúbulo unido, lo que por tanto lo acorta (un mecanismo llamado de manera adecuada movimiento “Pac-Man”). Uno de los dos cromosomas hijas derivado de cada cromosoma parental se mueve hacia cada polo de la célula. Puesto que los cromosomas hija son copias idénticas de los cromosomas progenitores, cada grupo de cromosomas que se forman en polos opuestos de la célula contienen una copia de cada cromosoma que estaba en la célula progenitora.

Aproximadamente al mismo tiempo que los cromosomas hijas comienzan a moverse hacia los polos, microtúbulos polares que radian desde cada polo se agarran mutuamente donde traslapan en el ecuador. Entonces estos microtúbulos polares, de manera simultánea, se alargan y empujan unos sobre otros, lo que fuerza a los polos de la célula a apartarse (véase la Fig. 9-9e).

Durante la telofase se forma una envoltura nuclear alrededor de cada grupo de cromosomas

Cuando los cromosomas llegan a los polos, comienza la **telofase** (la “etapa final”) (FIG. 9-9f). Los microtúbulos del huso se desintegran y una envoltura nuclear se forma alrededor de cada grupo de cromosomas. Los cromosomas regresan a su estado extendido y comienza una nueva formación de nucléolos. En la mayoría de las células, la citocinesis ocurre durante la telofase y aísla cada núcleo hija en su propia célula hija (FIG. 9-9g). Sin embargo, en ocasiones la mitosis ocurre sin citocinesis, lo que produce células con núcleos múltiples.

Durante la citocinesis el citoplasma se divide entre dos células hijas

La citocinesis difiere mucho entre células animales y células vegetales. En las células animales, microfilamentos unidos a la membrana plasmática se ensamblan en un anillo alrededor del ecuador de la célula, por lo general al final de la anafase o el comienzo de la telofase (véase la Fig. 9-9f). El anillo se contrae y constriñe el ecuador de la célula, en forma muy parecida a como el jalar la cuerda de unos pantalones deportivos ajusta la cintura (véase la Fig. 9-9g). Con el tiempo la “cintura” de la célula progenitora se constriñe por completo, lo que divide el citoplasma en dos nuevas células hijas (FIG. 9-9h).

La citocinesis en las células vegetales es muy diferente, esto se debe a que sus paredes celulares rígidas hacen imposible dividir una célula en dos. En vez de ello, sacos llenos con carbohidratos, llamados vesículas, se proyectan desde el aparato de Golgi y se alinean a lo largo del ecuador de la célula entre los dos núcleos (FIG. 9-10). Las vesículas se fusionan, lo que produce una estructura llamada **placa celular**, que tiene forma de saco aplanado, rodeado por membrana y lleno con carbohidratos. Cuando suficientes vesículas se han fusionado, los bordes de la placa celular se funden con la membrana plasmática alrededor de la circunferencia de la célula. Las membranas en los dos lados de la placa celular se convierten en nuevas membranas plasmáticas entre las dos células hijas. Los carbohidratos anteriormente contenidos en las vesículas permanecen entre las membranas plasmáticas como el comienzo de la nueva pared celular.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los pasos de la división celular mitótica?
- describir el resultado usual de la división celular mitótica?
- explicar cómo la citocinesis difiere en las células vegetales y animales?

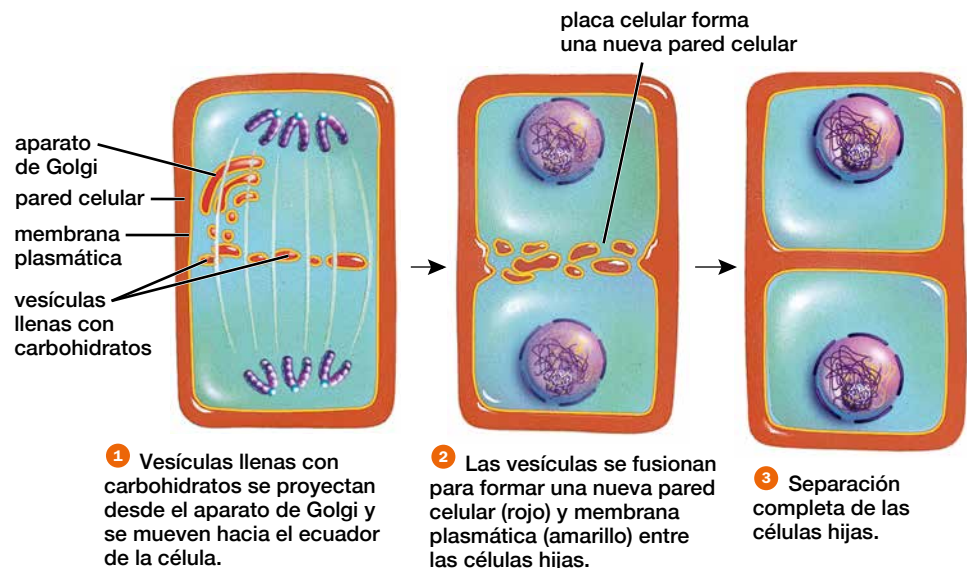
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Cuerpo, sánate a ti mismo

La precisión de la división celular mitótica es esencial para reparar tejidos dañados como el brazo lanzador de Bartolo Colón. Imagina lo que ocurriría si la síntesis de ADN durante la interfase no copiara todos los genes con precisión, o si la división celular mitótica enviara números y tipos aleatorios de cromosomas en las células hijas. Algunas de las células hijas podrían no contener todos los genes necesarios para formar los tipos de células que se requieren para reparar tejidos dañados. Otras células hijas podrían tener cambios genéticos que estimularan división celular irrestricta y causar cáncer. En las células cancerosas, el ciclo celular gira fuera de control, pero, bajo circunstancias normales, la división celular está regulada con precisión. Por lo general, ¿cómo controla el cuerpo el ciclo celular?

9.6 ¿CÓMO SE CONTROLA EL CICLO CELULAR?

La división celular está regulada mediante un diverso arreglo de moléculas, no todas las cuales han sido identificadas y estudiadas. No obstante, algunos principios generales aplican al control del ciclo celular en la mayoría de las células eucariontes.



▲ FIGURA 9-10 Citocinesis en una célula vegetal

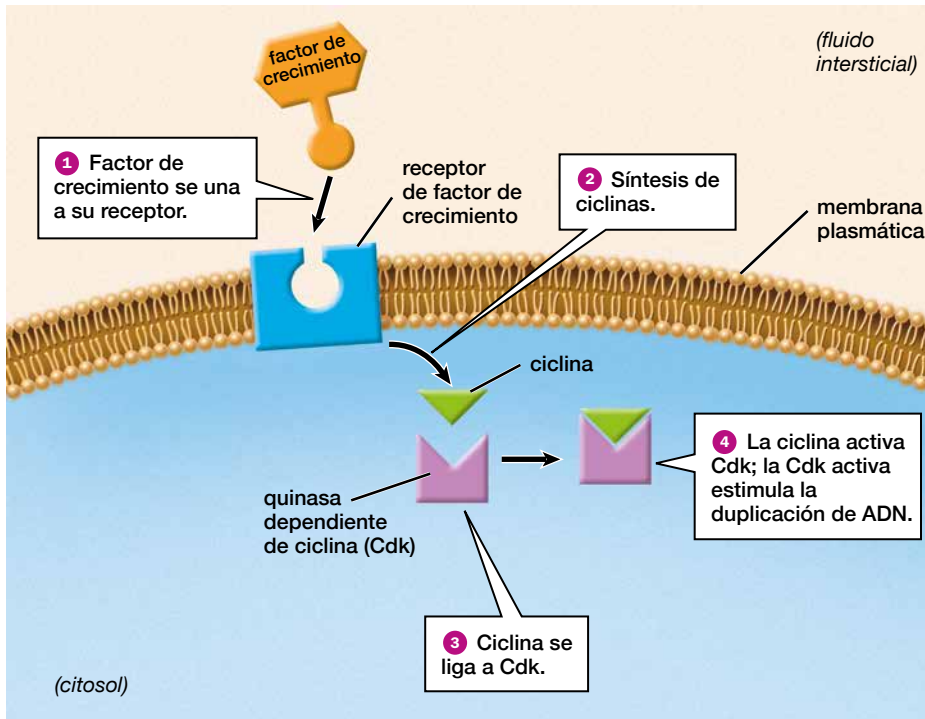


FIGURA 9-11 Factores de crecimiento estimulan la división celular El avance a través del ciclo celular está bajo el control global de ciclina y quinasas dependientes de ciclina (Cdks). En la mayoría de los casos, los factores de crecimiento estimulan la síntesis de proteínas ciclina, que activan Cdks, lo que inicia una cascada de eventos que conducen a la duplicación de ADN y división celular.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Qué ocurriría si una célula sufriera una mutación que “activara” un receptor de factor de crecimiento todo el tiempo, de modo que activara la cascada intracelular incluso sin factores de crecimiento presentes?

Actividades de proteínas específicas impulsan el ciclo celular

Durante el desarrollo, después de una lesión, o para compensar el desgaste normal, muchas células en el cuerpo liberan moléculas parecidas a hormonas llamadas **factores de crecimiento**. La mayoría de los factores de crecimiento estimulan la división celular al controlar la síntesis de proteínas intercelulares llamadas de manera colectiva ciclinas, que a su vez regulan la actividad de enzimas llamadas quinasas dependientes de ciclina. Las proteínas se llaman “ciclinas” porque ayudan a gobernar el ciclo celular. Las quinasas dependientes de ciclina (Cdks) obtienen su nombre por dos características: una “quinasa” es una enzima que agrega un grupo fosfato a otra proteína, que estimula o inhibe la actividad de la proteína blanco. “Dependiente de ciclina” significa que la quinasa sólo se activa cuando se liga a ciclina.

Como ejemplo, observa la manera en que algunos factores de crecimiento, ciclinas y Cdks estimulan la división celular para sanar una cortada en tu piel (**FIG. 9-11**). En el sitio de la herida se acumulan plaquetas (células sanguíneas que están involucradas en la coagulación) y liberan varios tipos de factores de crecimiento. Estos factores de crecimiento se unen a receptores en las superficies de las células en áreas dañadas de la piel **1**, y estimulan a las células a sintetizar proteínas ciclina **2**. Las ciclinas se unen a Cdks específicas **3** y forman complejos ciclina-Cdk que promueven la elaboración y actividad de las proteínas requeridas para la síntesis de ADN **4**. Las células entran a la fase S del ciclo celular y duplican su ADN. Después de completarse la duplicación de ADN, otras Cdks se activan durante G_2 y mitosis, lo que produce la condensación de cromosomas, el rompimiento de la envoltura nuclear, la formación del huso y la unión de los cromosomas a los microtúbulos del huso. Por último, otras Cdks estimulan procesos que permiten la separación de cromátidas hermanas en cromosomas individuales y su movimiento hacia polos opuestos durante la anafase.

¿TE HAS PREGUNTADO...

La saliva de los perros, como la de la mayoría de los mamíferos

(incluidos los seres humanos), contiene enzimas, compuestos antibacterianos y factores de crecimiento. Cuando un perro lame una herida, no sólo limpia parte de la suciedad y mata algunas de las bacterias que pudieron haber entrado, sino también deja factores de crecimiento. Éstos aceleran la síntesis de ciclinas, lo que en consecuencia estimula la división de células que regeneran la piel y ayudan a sanar la herida más rápido.

por qué los perros lamen sus heridas?

Los puntos de verificación regulan el avance del ciclo celular

La división celular no regulada puede ser peligrosa. Si una célula contiene mutaciones en su ADN o si sus células hijas reciben demasiados o pocos cromosomas, estas células pueden morir. Si sobreviven, pueden volverse cancerosas. Para evitar esto, el ciclo de células eucariontes tiene tres **puntos de verificación** principales, donde proteínas en la célula determinan si ésta completó con éxito una fase específica del ciclo:

- **G_1 a S** ¿El ADN de la célula está intacto y es adecuado para su duplicación?
- **G_2 a mitosis** ¿El ADN se duplicó completa y adecuadamente?
- **Metafase a anafase** ¿Todos los cromosomas están unidos al huso y alineados de manera adecuada en el ecuador de la célula?

Las proteínas del punto de verificación por lo general regulan la producción de ciclinas o la actividad de Cdks, o ambas, lo que en consecuencia regula el avance de una fase del ciclo



Cáncer: No respetar las señales de alto en los puntos de verificación del ciclo celular

Un cáncer es un cúmulo de células que se multiplican sin control y pueden invadir otras partes del cuerpo. Las causas últimas de la mayoría de los cánceres son **mutaciones**, daños al ADN a partir de varias fuentes, incluidos errores durante la duplicación, infección por ciertos virus, exposición a luz ultravioleta o componentes químicos en el ambiente (como pesticidas, productos industriales y químicos que producen de manera natural plantas u hongos). En la mayoría de los casos, una mutación se corrige con rapidez mediante enzimas que reparan el ADN, o la célula cancerosa es destruida. Sin embargo, en ocasiones, una célula renegada sobrevive y se multiplica.

El ciclo celular está regulado mediante dos procesos interactivos: respuestas a factores de crecimiento que inician o aceleran el ciclo celular, y puntos de verificación que detienen el ciclo celular si ocurren problemas, como mutaciones en el ADN o cromosomas mal alineados. Los cánceres se desarrollan cuando las células mutadas evaden estos controles.

Respuestas a factores de crecimiento

La mayoría de las células se dividen sólo cuando son estimuladas por factores de crecimiento. Muchas células cancerosas tienen genes mutados, que de manera colectiva se llaman *oncogenes* (literalmente, “causar cáncer”), que promueven división celular descontrolada. Algunos oncogenes producen exceso de factores de crecimiento o receptores que están siempre activos, incluso en ausencia de factores de crecimiento (**FIG. E9-1**). Las mutaciones en los genes de ciclina pueden hacer que las ciclinas se sinteticen a una tasa alta, de nuevo de forma independiente a los factores de crecimiento. El resultado: un suministro anormalmente elevado de Cdk's activos y otras moléculas que estimulan la división celular. Como un conductor que pisa el acelerador en lugar del freno mientras se aproxima a una señal de alto, una célula con estas mutaciones es probable que se cuele justo a través de los puntos de verificación y se multiplique sin control.

Evadir las señales de alto de los puntos de verificación

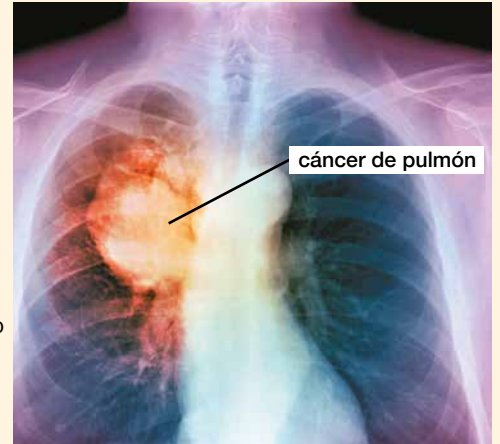
Sin embargo, las células tienen formas de forzar las señales de alto en los puntos de verificación. Todas las células contienen varias proteínas que de manera colectiva se llaman *supresores de tumor*. Estas proteínas evitan la división celular descontrolada y bloquean la producción de células hijas que tienen ADN mutado. Por ejemplo, un supresor de tumor llamado p53 monitorea la integridad del ADN de una célula. Las células sanas, con ADN intacto, contienen poco p53. Sin embargo, los niveles de p53 aumentan con rapidez en las células con ADN dañado. La proteína p53 activa procesos intracelulares que inhiben las Cdk's y bloquean la síntesis de ADN, lo que detiene el ciclo celular en el punto de verificación entre las fases G_1 y S. La proteína p53 también estimula la síntesis de enzimas que reparan el ADN. Después de que el ADN se repara, los niveles de p53 declinan, las Cdk's se activan y la célula entra a la fase S. Si el ADN no puede repararse, p53 dispara una forma especial de muerte celular llamada apoptosis, en la que la célula corta su ADN y, en efecto, se suicida. Por ende, p53 actúa como un oficial de punto de verificación, en forma muy parecida a las tiras con clavos que la policía en ocasiones usa para evitar que los criminales conduzcan a través de retenes en los caminos. La mayoría de las células con mutaciones peligrosas no pueden abrirse paso a través de los puntos de verificación de G_1 a S, de modo que no pueden continuar a través del ciclo celular.

Pero, ¿y si el gen que codifica la proteína p53 muta y provoca la producción de p53 defectuosa? Entonces, incluso si el ADN de una célula está dañado, la célula se salta el punto de verificación G_1 a S. No es de sorprender que casi la mitad de todos los cánceres

► FIGURA E9-1

Radiografía coloreada de cáncer de pulmón avanzado

En las mujeres y en personas que nunca han fumado, alrededor de 40 a 50% de los cánceres de pulmón parecen ser causados por demasiados receptores para factores de crecimiento o por receptores mutados que están activos incluso en ausencia de factores de crecimiento.



(incluidos los de mama, pulmón, cerebro, páncreas, vejiga, estómago y colon) tienen mutaciones en el gen p53.

De las células mutadas a los tumores que tienen metástasis

Tal vez todas las personas tienen algunas células con mutaciones en oncogenes o genes supresores de tumor, o ambos. Por lo general, una sola mutación en una de estas familias de genes hará que las células se multipliquen más rápido que lo usual y formen un *tumor benigno*: un cúmulo de células que se multiplicó de manera independiente de sus alrededores y forma un parche distintivo. Los tumores benignos son comunes; lunares, marcas de nacimiento y algunos tipos de verrugas. Por “benigno” se entiende que el tumor no es canceroso, o al menos no todavía. Crece con lentitud, si acaso lo hace, y no se disemina, o tiene *metástasis*, hacia otras partes del cuerpo. Sin embargo, con el tiempo, algunos tumores benignos pueden volverse cancerosos, o malignos.

Un *tumor maligno* es un cúmulo de células que crece con rapidez y con frecuencia tiene metástasis. Todos los tumores malignos son cánceres, pero algunos cánceres, como la leucemia, no forman tumores discretos. Los tumores pueden generar metástasis mediante varios mecanismos. Por lo general, las células en el tumor acumulan mutaciones con el tiempo. Algunas mutaciones promueven el crecimiento de vasos sanguíneos, los cuales nutren las células cancerosas y ayudan al tumor a hacerse más grande. Otras mutaciones permiten que algunas de las células se desprendan, invadan los vasos sanguíneos y se diseminen a todo el cuerpo. Por último, algunas de las células surgen del sistema circulatorio e invaden otras partes del cuerpo. Una vez un cáncer tiene metástasis y los tumores comienzan a crecer en múltiples sitios del cuerpo, el cáncer es en extremo difícil de tratar.

EVALÚA LO SIGUIENTE Ayer, cuando Daniel se bañaba después de un juego de baloncesto en el gimnasio, uno de sus amigos le preguntó: “¿Siempre has tenido esa gran cosa café en tu espalda?” Al mirarse en el espejo, Daniel vio un gran lunar irregular café oscuro. Consultó con una doctora en el centro de salud. Ella le dijo: “tal vez sólo es un gran lunar, pero deberíamos hacer una biopsia para asegurarnos”. ¿Qué diferencias genéticas esperarías que encontrara el laboratorio de patología entre un tumor maligno y un lunar ordinario?

celular a la siguiente. En la mayoría de los casos, si las proteínas del punto de verificación se activan, por ejemplo, por ADN mutado o cromosomas mal alineados, detienen el ciclo celular hasta que el defecto se repara. Si esto no ocurre, las células defectuosas por lo general o se destruyen a sí mismas o son destruidas por el sistema inmunitario. Cuando el control del punto de verificación funciona mal, el resultado puede ser cáncer, como se explora en el “Guardián de la salud: Cáncer: No respetar las señales de alto en los puntos de verificación del ciclo celular”.

ESTUDIO DE CASO / OTRO VISTAZO

Cuerpo, sánate a ti mismo

El médico de Bartolo Colón quería dar al brazo de Colón toda posible oportunidad de sanar rápida y completamente. En cualquier herida, de los vasos sanguíneos cercanos fluyen plaquetas y entregan factores de crecimiento que estimulan la división celular y promueven la sanación. Sin embargo, el limitado suministro sanguíneo de ligamentos y tendones puede no proporcionar suficientes plaquetas, y por tanto suficientes factores de crecimiento, para permitir la sanación completa. Para corregir este déficit, los médicos de Colón administraron terapia de plasma rico en plaquetas (PRP) pocas semanas después de su inyección de células madre. Se tomó algo de sangre de Colón, se concentraron las plaquetas en un pequeño volumen y el PRP resultante se inyectó en la herida.

La saga de Bartolo Colón suena como un cuento de hadas que se vuelve realidad: un lanzador maduro lesionado recibe terapia con células madre y PRP y regresa al estrellato. ¿Pero las terapias con células madre y PRP en realidad ayudaron a Colón? Lo cierto es que: nadie lo sabe en realidad. Aunque existen varios reportes de resultados espectaculares acerca de individuos como Colón, quizás él habría sanado de todas formas. O acaso sucedió que tuvo una lesión para la cual funcionaron las células madre y el PRP y la mayoría de personas no habría tenido tanta suerte. Tal vez habrá problemas a largo plazo, como migración de algunas células madre inyectadas hacia otros sitios en el cuerpo, que Colón no descubrirá sino hasta dentro de 20 años o más.

Ha habido muy pocos ensayos clínicos con terapias PRP en seres humanos. La investigación en perros y caballos ha descubierto que articulaciones artríticas o lesionadas mejoran después de terapia PRP, pero los estudios con frecuencia tienen pequeños tamaños muestrales, usan diferentes metodologías o no se diseñaron como ensayos clínicos. Por último, no todos los estudios

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir las interacciones entre factores de crecimiento, ciclinas y quinasas dependientes de ciclina que controlan el ciclo celular eucarionte?
- explicar cómo una célula protege contra la producción de células hija defectuosas?

encuentran mejoramiento significativo en animales tratados con PRP en comparación con los controles. La terapia PRP ahora es casi una parte rutinaria de algunas cirugías de articulación tanto en seres humanos como en animales, pero la confianza de médicos y pacientes puede basarse por igual en esperanza y en evidencia.

Las células madre son incluso más desconocidas; aquellas tomadas de la médula ósea se usan de manera rutinaria como tratamientos para ciertos cánceres de la sangre y sistema inmunitario, pero los ensayos clínicos de otras terapias con células madre apenas comienzan. Aunque los investigadores no pueden asegurar que funcionarán, el rango de posibles aplicaciones es pasmoso: no sólo lesiones de las articulaciones, sino esclerosis múltiple, enfermedad de Parkinson, esclerosis lateral amiotrófica (ELA, o enfermedad de Lou Gehrig) y ciertos tipos de ceguera.

CONSIDERA ESTO La milagrosa recuperación de Colón e historias similares pueden dar la impresión de que pronto un “guerrero de fin de semana” con ligamentos de rodilla desgarrados podrá dirigirse a una clínica, hacer que tomen parte de su médula ósea y sangre, y pocas horas después recibir una inyección de células madre y PRP en la rodilla lesionada. Sólo pocas semanas después, el prospecto de atleta estará de vuelta en la cancha de baloncesto o pedaleando con furia su bicicleta para ascender por una pendiente muy inclinada. La FDA estadounidense está de acuerdo con que las células madre ofrecen grandes promesas, pero también advierte contra el entusiasmo exagerado. Busca en Internet información acerca de las terapias con PRP y células madre (asegúrate de que usas sitios acreditados como la FDA o los Institutos Nacionales de Salud). ¿Cuáles son los probables beneficios y cuáles los riesgos potenciales? ¿Te gustaría intentar las terapias con PRP o células madre, sabiendo que todavía no se ha probado clínicamente que sean seguras o efectivas?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

9.1 ¿Cuáles son las funciones de la división celular?

El crecimiento de los organismos eucariontes multicelulares y la sustitución de células que mueren durante la vida de un organismo

ocurren a través de división celular y diferenciación de las células hijas. La reproducción asexual también ocurre a través de división celular.

9.2 ¿Qué ocurre durante el ciclo celular procarionte?

Una célula procarionte contiene un solo cromosoma circular. El ciclo celular procarionte consta de crecimiento, duplicación del ADN y división de la célula mediante fisión procarionte. Las dos células hijas resultantes son genéticamente idénticas entre sí y a la célula progenitora.

9.3 ¿Cómo está organizado el ADN en los cromosomas procariontes?

Cada cromosoma en una célula eucarionte consta de una sola doble hélice de ADN y proteínas que organizan el ADN y regulan su uso. Los genes son segmentos de ADN que se encuentran en ubicaciones específicas de un cromosoma. Durante la división celular, los cromosomas se duplican y condensan en estructuras cortas y gruesas.

9.4 ¿Qué ocurre durante el ciclo celular eucarionte?

El ciclo celular eucarionte consta de interfase y división celular mitótica. Durante la interfase, la célula crece y duplica sus cromosomas. La interfase se divide en G_1 (fase de crecimiento 1), S (síntesis de ADN) y G_2 (fase de crecimiento 2). Durante G_1 , las células pueden diferenciarse para realizar una función específica. Algunas células diferenciadas pueden reingresar al estado de división; otras permanecen diferenciadas toda la vida del organismo y nunca se dividen de nuevo. Las células eucariontes se dividen mediante división celular mitótica.

9.5 ¿Cómo la división celular mitótica produce células hijas genéticamente idénticas?

Los cromosomas de una célula se duplican durante la interfase, previo a la división celular mitótica. Un cromosoma duplicado consiste de dos cromátidas hermanas idénticas que permanecen unidas entre sí en el centrómero durante las primeras etapas de la división celular mitótica. La mitosis (división nuclear) consta de cuatro fases, por lo general acompañada mediante citocinesis (división citoplasmática) durante la última fase (véase la Fig. 9-9):

- **Profase** Los cromosomas se condensan y sus cinetocoros se unen a microtúbulos de cinetocoro que se forman en este momento.
- **Metafase** Microtúbulos de cinetocoro mueven los cromosomas hacia el ecuador de la célula.
- **Anafase** Las dos cromátidas de cada cromosoma duplicado se separan y convierten en cromosomas independientes. Los microtúbulos de cinetocoro mueven los cromosomas hacia polos opuestos de la célula. Mientras tanto, microtúbulos polares fuerzan el estiramiento de la célula.
- **Telofase** Los cromosomas se descondensan, y vuelven a formar envolturas nucleares alrededor de cada nuevo núcleo hija.
- **Citocinesis** La citocinesis usualmente ocurre hacia el final de la telofase y divide el citoplasma en mitades aproximadamente iguales, cada una conteniendo un núcleo. En las células animales, un anillo de microfilamentos pincha la membrana plasmática a lo largo del ecuador. En las células vegetales, se forma nueva membrana plasmática a lo largo del ecuador, mediante la fusión de vesículas producidas por el aparato de Golgi.

9.6 ¿Cómo se controla el ciclo celular?

Complejas interacciones entre muchas proteínas, en particular ciclinas y quinasas dependientes de ciclina, impulsan el ciclo celular. Existen tres puntos de verificación principales donde se regula el avance a través del ciclo celular: entre G_1 y S, entre G_2 y mitosis, y entre metafase y anafase. Estos puntos de verificación garantizan que el ADN está intacto y duplicado con precisión, y que los cromosomas están ordenados de manera adecuada para la mitosis antes de que la célula se divida.

Términos clave

ácido desoxirribonucleico (ADN) 141	fisión procarionte 144
anafase 149	gameto 142
célula hija 141	gen 141
célula madre 142	huso 147
centríolo 147	interfase 146
centrómero 145	metafase 149
ciclo celular 141	microtúbulo del huso 147
cinetocoro 148	mitosis 146
citocinesis 146	mutación 152
clon 142	nucléotido 141
cromátida 147	placa celular 150
cromosoma 141	profase 147
cromosoma duplicado 147	punto de verificación 151
diferenciada 141	reproducción asexual 142
división celular 141	reproducción sexual 142
división celular mitótica 141	telofase 150
factor de crecimiento 151	telómero 145

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- Una célula que sigue siendo capaz de dividirse a lo largo de la vida de un organismo, y que produce células hijas que pueden madurar en cualquiera de varios diferentes tipos de célula, es
 - una célula cancerosa.
 - una célula diferenciada.
 - una célula madre.
 - un gameto.
- Los cromosomas de una célula se alinean a lo largo del ecuador durante la
 - profase.
 - metafase.
 - anafase.
 - telofase.
- Los cromosomas se unen primero al huso durante la
 - profase.
 - metafase.
 - anafase.
 - telofase.
- ¿Cómo difiere la fisión procarionte de la división celular eucarionte?
 - Las células procariontes no tienen cromosomas.
 - Las células hijas no son genéticamente idénticas a las células progenitoras.
 - La división celular procarionte no requiere duplicación de ADN.
 - Las células procariontes no forman husos durante la división celular.
- ¿Cuál de las siguientes afirmaciones de la división celular mitótica NO es cierta?
 - Las células hijas son genéticamente idénticas.
 - Los cromosomas se mueven hacia polos opuestos de la célula.
 - Para la reproducción asexual se requiere división celular mitótica.
 - La división celular mitótica es el mecanismo mediante el cual se dividen las células bacterianas.

Llena los espacios

1. El material genético de todos los organismos vivos es _____, que está contenido en los cromosomas.
2. Las células procariontes se dividen mediante un proceso llamado _____.
3. El crecimiento y desarrollo de los organismos eucariontes ocurre a través de división celular _____ y _____ de las células hijas resultantes. Las células _____ en los eucariontes multicelulares siguen siendo capaces de dividirse a lo largo de la vida del organismo; sus células hijas pueden diferenciarse en varios tipos de células.
4. Las células eucariontes con frecuencia son estimuladas para dividirse mediante moléculas parecidas a hormonas llamadas _____. _____ monitorean el avance a través del ciclo celular. Dos categorías de genes que, cuando mutan, con frecuencia permiten la división celular no regulada son _____ y _____.
5. Las cuatro fases de la mitosis son _____, _____, _____ y _____. La división del citoplasma en dos células, llamada _____, por lo general ocurre durante la fase de _____.
6. Los cromosomas se unen a microtúbulos de huso en estructuras llamadas _____. Algunos microtúbulos de huso, llamados microtúbulos _____, no se ligan a cromosomas, pero tienen extremos libres que traslapan a lo largo del ecuador de la célula. Estos microtúbulos separan los polos de la célula.

Preguntas de repaso

1. Diagrama y describe el ciclo celular eucarionte. Menciona las fases y describe brevemente los eventos que ocurren durante cada una.

2. Define *mitosis* y *citocinesis*. ¿Qué cambios en estructura celular resultaría si la citocinesis no ocurriera después de la mitosis?
3. Diagrama las etapas de la mitosis. ¿Cómo la mitosis garantiza que cada núcleo hija reciba un conjunto completo de cromosomas?
4. Define los siguientes términos: *centrómero*, *telómero*, *cinetocoro*, *cromátida* y *huso*.
5. Describe y compara el proceso de citocinesis en células animales y en células vegetales.
6. ¿Cómo se controla el ciclo celular? ¿Por qué es importante regular la progresión a través del ciclo celular?
7. Diagrama y describe el ciclo celular procarionte.

Aplicación de conceptos

1. La mayoría de las células nerviosas en el sistema nervioso central del ser humano adulto, así como las células del músculo cardíaco, no se dividen. En contraste, las células que recubren el interior del intestino delgado se dividen con frecuencia. Discute esta diferencia en términos de por qué el daño a las células del sistema nervioso y el músculo cardíaco (por ejemplo, el causado por un ictus o un infarto cardíaco) es tan peligroso. ¿Qué crees que pueda suceder a los tejidos como el recubrimiento intestinal si un trastorno bloquea la división celular mitótica en todas las células del cuerpo?
2. Las células cancerosas se dividen sin control. Los efectos colaterales de los tratamientos contra el cáncer, quimioterapia y terapia de radiación, incluyen pérdida de cabello y del recubrimiento intestinal, este último produce náuseas severas. ¿Qué puedes inferir acerca de los mecanismos de estos tratamientos? ¿Qué buscarías en una terapia mejorada contra el cáncer?

10

MEIOSIS: BASES DE LA REPRODUCCIÓN SEXUAL



La familia Giddings es un arco iris de colores.

ESTUDIO DE CASO

La conexión arco iris

PRIMERO VINO JACOB, QUIEN TIENE OJOS AZULES como su madre, Tess, pero cabello ondulado castaño y piel olivo. A continuación vino Savannah, quien se parece mucho a Jacob, aunque su cabello es acaso más rubio oscuro que castaño. Sin embargo, Amiah fue una verdadera sorpresa cuando nació: ella tiene piel muy pálida, con cabello lacio castaño claro. Zion, el hijo más pequeño, tiene piel oscura, cabello ondulado oscuro y ojos cafés, similares a los de su padre, Chris. Incluso en la Inglaterra multicultural de hoy, una familia como ésta es rara.

Tess y Chris Giddings están tan sorprendidos como cualquier otra persona por su familia arco iris. De hecho, cuando nació Amiah, tuvo baja azúcar sanguínea y necesitó de inmediato la atención de un especialista. Se estaba yendo tan rápido que el personal del hos-

pital todavía no le había puesto brazalete de identificación. Cuando regresó con sus padres poco después, estuvieron sorprendidos de cuán blanca era su piel. Ambos plantearon la pregunta inevitable: ¿fue cambiada con otro bebé por equivocación? Sólo para estar seguros, los Giddings estuvieron de acuerdo en una prueba de ADN. Los resultados mostraron que Tess y Chris eran los padres de Amiah. Cuando Zion nació algunos años después, Chris estalló: “¡Oh, dioses: es negro!”. A la cual la sorprendida partera sólo podía responder: “sabe que usted es negro, ¿o no?”

¿Cómo una pareja podía tener una familia tan diversa? Como verás en este capítulo, la reproducción sexual puede mezclar características heredadas de los padres en una variedad notable de diferentes descendientes. ¿Cómo la reproducción sexual produce diversidad genética? ¿Y por qué la selección natural favorecería mezclas de rasgos aparentemente aleatorios?

DE UN VISTAZO

10.1 ¿Cómo la reproducción sexual produce variabilidad genética?

10.2 ¿Cómo la división celular meiótica produce células haploides genéticamente variables?

10.3 ¿Cómo producen descendencia genéticamente variable la meiosis y la unión de gametos?

10.4 ¿Cuándo ocurren las divisiones celulares mitótica y

meiótica durante los ciclos de vida de los eucariontes?

10.5 ¿Cómo los errores en la meiosis producen trastornos genéticos humanos?

10.1 ¿CÓMO LA REPRODUCCIÓN SEXUAL PRODUCE VARIABILIDAD GENÉTICA?

Existen dos métodos fundamentalmente diferentes mediante los cuales los organismos se reproducen: reproducción asexual y reproducción sexual. La reproducción asexual usa división celular mitótica para crear descendientes que son genéticamente idénticos al organismo progenitor, ya sea unicelular, como *Paramecium* o *Amoeba*, o multicelular, como *Hydra* o los álamos. En contraste, la **reproducción sexual**, en la que la descendencia se produce a través de la unión de **gametos** (espermatozoide y óvulo), crea descendientes que son diferentes unos de otros y de los progenitores. La producción de gametos requiere una forma especializada de división celular, llamada división celular meiótica, que se explorará en este capítulo.

La reproducción asexual fue el método original de reproducción hace miles de millones de años, y muchos organismos modernos, incluidos bacterias, hongos, muchas plantas y protistas, y algunos animales como los platelmintos, anémonas e *Hydras*, se reproducen asexualmente, al menos parte del tiempo. Por tanto, la reproducción asexual puede ser una estrategia evolutiva exitosa bajo ciertas circunstancias. ¿Por qué evolucionó la reproducción sexual y por qué dos diferentes métodos de reproducción persisten en la actualidad, incluso entre organismos multicelulares? Desde hace mucho se ha supuesto que debe haber ventajas evolutivas tanto para la reproducción sexual como para la reproducción asexual, acaso en diferentes organismos y en distintos momentos, dependiendo del ambiente. Recientemente, la investigación ha proporcionado apoyo para la hipótesis de que la ventaja evolutiva de la reproducción sexual es la generación continua de variabilidad genética, como se explora en el “¿Cómo sabes eso? La evolución de la reproducción sexual” en la página 164.

La variabilidad genética se origina como mutaciones en el ADN

La información hereditaria de todas las células vivientes reside en moléculas de ácido desoxirribonucleico, o ADN, empaquetado en uno o más cromosomas. Cada unidad de herencia, llamada **gen**, consta de una secuencia de nucleótidos en un lugar específico, o **locus** (plural, loci), en un cromosoma. Un cromosoma eucarionte por lo común tiene de algunas docenas a unos miles de genes. Todos los miembros de una especie tienen en sus genes secuencias de nucleótidos en extremo similares, pero por lo general

no idénticos. Las secuencias de nucleótidos ligeramente diferentes de un gen se llaman **alelos**. Si pudieras sondear a todos los miembros de una especie dada, podrías encontrar algunos, varias docenas o incluso cientos de alelos de cada gen. Conforme los alelos interactúan con diferentes factores en el ambiente, como nutrición o ejercicio, pueden producir diferencias en estructura y función, como altura, peso o fuerza muscular.

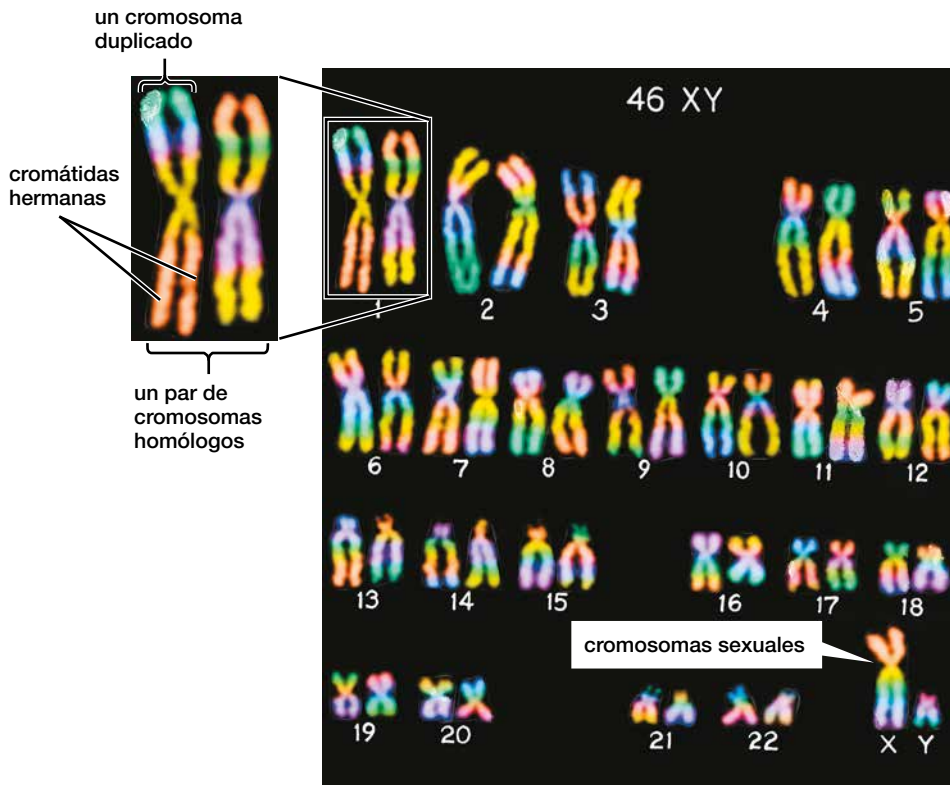
¿De dónde provienen los alelos? Éstos son resultado de **mutaciones**, que pueden ocurrir cuando una célula comete un error al copiar su ADN antes de la división celular (véase el Capítulo 12) o cuando un rayo de luz ultravioleta proveniente del Sol o ciertos agentes químicos en el ambiente producen cambios en el ADN de una célula. Cuando ocurre una mutación en las células que producen espermatozoides u óvulos, puede transmitirse de generación en generación. Una mutación dada pudo haber ocurrido ayer, o cientos o miles de años atrás y haberse heredado desde entonces.

La reproducción sexual genera variabilidad genética entre los miembros de una especie

Diferentes miembros de una especie por lo general tienen distintas combinaciones de alelos, y en consecuencia tienen diferentes rasgos. Por ejemplo, tú puedes tener algunos compañeros de clase que sean altos con cabello lacio rubio, otros que sean altos con cabello ondulado negro, e incluso otros que sean bajos con cabello lacio castaño. Para entender cómo la reproducción sexual genera combinaciones de alelos de tan notable variedad, comienza por observar los números y tipos de cromosomas que se encuentran en las células de los organismos eucariontes.

Los cromosomas eucariontes por lo general ocurren en pares que contienen información genética similar

El conjunto completo de cromosomas de una sola célula es su **cariotipo** (**FIG. 10-1**). Para la mayoría de los organismos eucariontes, un cariotipo consta de pares de cromosomas. Los seres humanos tienen 23 pares, para un total de 46 cromosomas por célula. Los dos cromosomas que constituyen un par se llaman **cromosomas homólogos**, u **homólogos**, de las palabras griegas que significan “decir la misma cosa”, porque los cromosomas homólogos contienen los genes que controlan las mismas características heredadas. A pesar de su nombre, los dos homólogos en



◀ **FIGURA 10-1** El cariotipo de un ser humano macho. Teñir y fotografiar el conjunto completo de cromosomas condensados duplicados de una sola célula produce un cariotipo. Las imágenes de los cromosomas individuales se cortan y ordenan en orden de tamaño descendiente. Los pares de cromosomas (homólogos) por lo general son similares en tamaño y tienen material genético similar. Los cromosomas del 1 al 22 son los autosomas; los cromosomas X y son los cromosomas sexuales. Si éste fuera un cariotipo femenino, tendría dos cromosomas X y ningún cromosoma Y.

un par rara vez dicen exactamente “la misma cosa”: aunque los cromosomas homólogos contienen los mismos genes, un par de homólogos puede tener los mismos alelos de algunos genes y diferentes alelos de otros genes (**FIG. 10-2**).

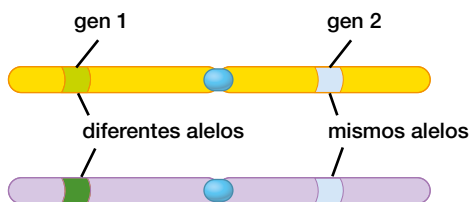
Las células con pares de cromosomas homólogos se llaman **diploides**, que significa “doble”. Un homólogo de cada par, que se llamará el homólogo materno, se hereda de la madre, y el otro, llamado homólogo paterno, se hereda del padre. Pares de cromosomas casi con secuencias idénticas de ADN y que se encuentran en células diploides de ambos sexos se llaman **autosomas**. Las personas tienen 22 pares de autosomas. Además de los autosomas, los seres humanos y casi todos los otros mamíferos tienen dos **cromosomas sexuales**: ya sea dos cromosomas X (en hembras) o un cromosoma X y uno Y (en machos). Aunque los cromosomas X y Y son muy diferentes en tamaño

(véase la Fig. 10-1) y en composición genética, pequeñas porciones de los cromosomas X y Y son homólogas entre sí.

No todas las células son diploides: si una célula contiene sólo un miembro de cada par de homólogos, es **haploide**. Como verás en la Sección 10.2, los espermatozoides y óvulos producidos por los organismos diploides contienen sólo un miembro de cada par de cromosomas homólogos y por tanto son haploides. Algunos organismos, como el moho de pan *Neurospora*, tienen células haploides durante la mayor parte de su ciclo de vida.

En notación biológica, el número de diferentes tipos de cromosomas en una especie se llama **número haploide** y se designa n . Para los seres humanos, $n = 23$, porque tienen 23 tipos diferentes de cromosomas (22 autosomas más un cromosoma sexual). Las células diploides tienen $2n$ cromosomas.

Otros organismos pueden tener más de dos copias de cada cromosoma homólogo en cada célula y son **poliploides**. Muchas plantas, por ejemplo, tienen más de dos copias de cada homólogo, con cuatro (tetraploide; $4n$), seis (hexaploide; $6n$) o incluso más copias por célula. Muchas flores comunes, incluidos algunos lirios, orquídeas, azucenas y flox, son tetraploides; la mayor parte del trigo es o tetraploide o hexaploide.



▲ **FIGURA 10-2** Los cromosomas homólogos por lo general no son idénticos. Los cromosomas homólogos tienen los mismos genes en las mismas posiciones. Los homólogos pueden tener el mismo alelo de algunos genes (derecha) y diferentes alelos de otros genes (izquierda).

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir las relaciones entre genes, mutaciones y alelos?
- definir los términos *cromosoma homólogo*, *autosoma* y *cromosoma sexual*?
- explicar las diferencias entre las células diploide, haploide y poliploide?

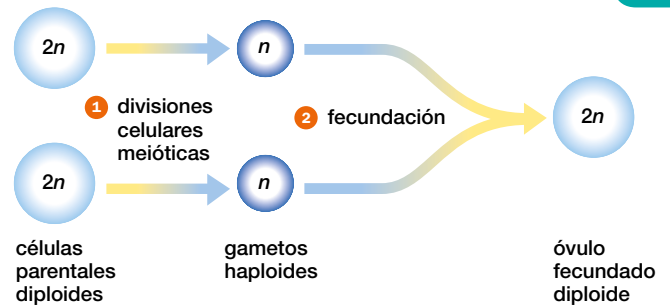
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

La conexión arco iris

La variabilidad genética de los niños Giddings comenzó como mutaciones que ocurrieron hace miles de años. Considera el color de cabello: tal vez todos nuestros ancestros distantes tenían cabello oscuro, color controlado por múltiples genes ubicados en varios cromosomas diferentes. Los alelos que produjeron el cabello rubio de Tess se originaron como mutaciones en genes que controlan la cantidad y tipo de pigmento capilar. Tess probablemente heredó sólo alelos de “cabello pálido” de entre todos estos genes, de modo que para cualquier gen de color de cabello dado, ella tenía el mismo alelo de cabello pálido en ambos cromosomas homólogos. Chris, por otra parte, heredó alelos tanto para cabello oscuro como para pálido para al menos algunos de los genes, de modo que sus homólogos tienen diferentes alelos. Como verás en el Capítulo 11, en muchos casos un alelo (en este caso, el de cabello oscuro) supera los efectos del otro alelo (el de cabello pálido), de modo que Chris tiene cabello negro. ¿Qué combinaciones de alelos pudieron estar empaquetados en los óvulos de Tess y los espermatozoides de Chris, que se combinarían para producir sus hijos diversos?

10.2 ¿CÓMO LA DIVISIÓN CELULAR MEIÓTICA PRODUCE CÉLULAS HAPLOIDES GENÉTICAMENTE VARIABLES?

La reproducción sexual comienza con pares de homólogos genéticamente similares, mas no idénticos, y produce descendientes mediante dos pasos (**FIG. 10-3**): 1 durante la **división celular meiótica**, un óvulo diploide da lugar a células hijas haploides que contienen un solo miembro de cada par de homólogos. Las células haploides, o sus descendientes producidos mediante división celular mitótica, se convierten en gametos. En los animales, las células haploides producidas por división celular meiótica se diferencian en espermatozoides u óvulos 2. La fecundación de

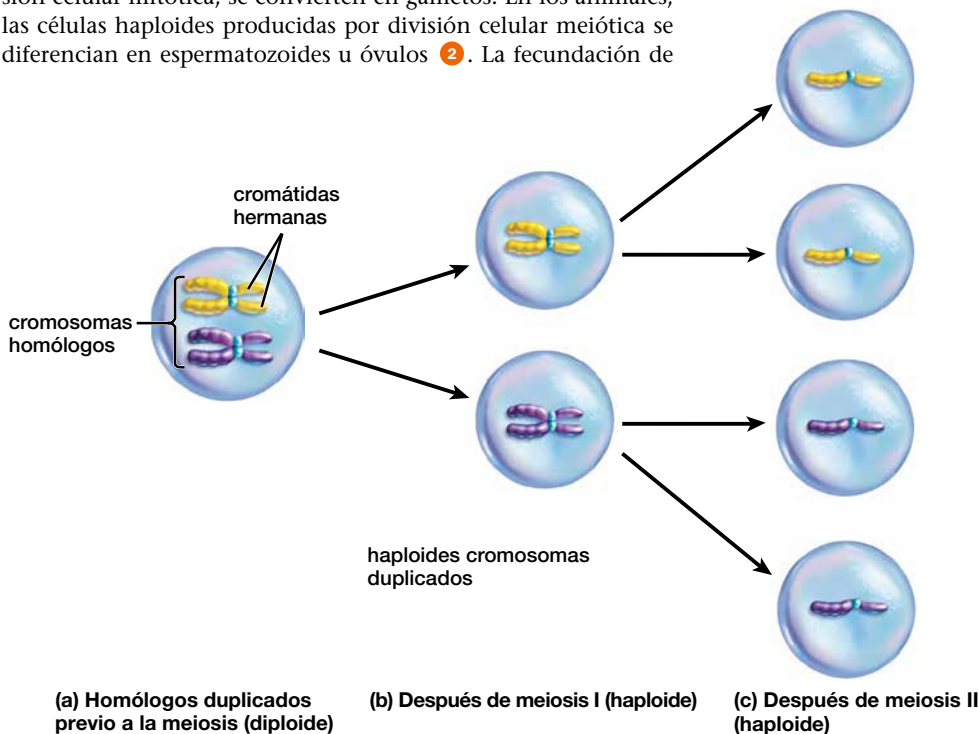


▲ **FIGURA 10-3 La división celular meiótica es esencial para la reproducción sexual** En la reproducción sexual, células reproductivas diploides especializadas de los progenitores ($2n$) experimentan meiosis para producir células haploides (n). En los animales, estas células se convierten en gametos (espermatozoides u óvulos). Cuando un óvulo es fecundado por un espermatozoide, el óvulo fecundado resultante, o cigoto, es diploide una vez más ($2n$).

un óvulo por un espermatozoide restaura el número diploide de cromosomas en la descendencia.

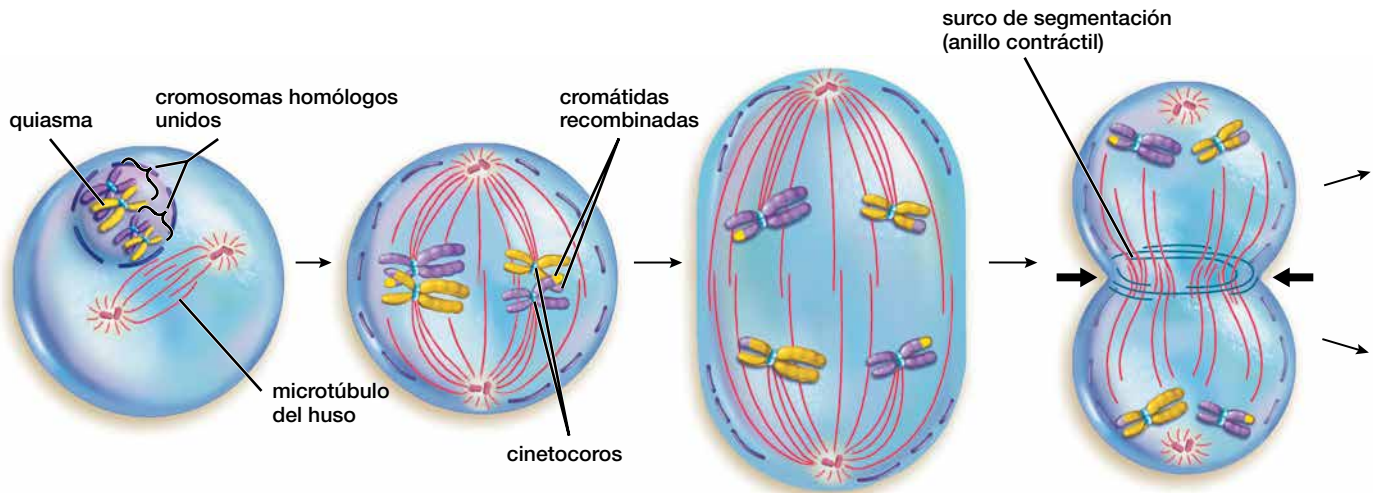
La división celular meiótica consiste de **meiosis**, un tipo especializado de división nuclear en la cual un núcleo diploide se divide dos veces, lo que produce cuatro núcleos haploides, y citocinesis, que empaqueta los cuatro núcleos en células separadas. (Correctamente, “meiosis” proviene de una palabra griega que significa “disminuir”). Aunque muchas de las estructuras y eventos de la división celular meiótica son similares a los de la división celular mitótica, existen varias diferencias importantes. Una que es crucial involucra la duplicación del ADN: en la división celular mitótica, la célula progenitora experimenta una ronda de duplicación de ADN seguida por una división nuclear. En la división celular meiótica existen dos divisiones nucleares; el ADN se duplica antes de la primera división (**FIG. 10-4a**), pero *no se duplica nuevamente* entre la primera y segunda divisiones.

En la primera división de la meiosis (llamada **meiosis I**) ocurre la recombinación de cromosomas homólogos y se separan los pares de cromosomas homólogos y envía un homólogo desde cada par en cada uno de los dos núcleos hijas, que por tanto son haploides. Sin embargo, cada cromosoma todavía consta de dos cromátidas (**FIG. 10-4b**). La segunda división (llamada **meiosis II**) separa las cromátidas en cromosomas independientes y fracciona un



◀ **FIGURA 10-4 La meiosis divide a la mitad el número de cromosomas (a)** Ambos miembros de un par de cromosomas homólogos se duplican previo a la meiosis. **(b)** Durante la meiosis I, cada célula hija recibe un miembro de cada par de homólogos. **(c)** Durante la meiosis II, cromátidas hermanas se separan en cromosomas independientes, y cada célula hija recibe uno de estos cromosomas. Los cromosomas maternos están coloreados de violeta; los cromosomas paternos, de amarillo.

MEIOSIS I



(a) Profase I	(b) Metafase I	(c) Anafase I	(d) Telofase I
Cromosomas duplicados se condensan. Cromosomas homólogos se acercan y se forman quiasmas conforme las cromátidas de homólogos intercambian partes mediante cruzamiento. La envoltura nuclear se desensambla y se sintetizan microtúbulos del huso.	Cromosomas homólogos unidos se alinean a lo largo del ecuador de la célula. Un homólogo de cada par se posiciona frente a cada polo de la célula y se une a los microtúbulos del huso vía cinetocoros (azul).	Los homólogos se separan, y un miembro de cada par va hacia cada polo de la célula. Las cromátidas hermanas no se separan.	Los microtúbulos del huso se desensamblan. Se forman dos grupos de cromosomas, y cada uno contiene un miembro de cada par de homólogos. Por tanto, los núcleos hijos son haploides. La citocinesis comúnmente ocurre en esta etapa. Existe poca o nula interfase entre las meiosis I y II.

▲ **FIGURA 10-5 División celular meiótica** En la división celular meiótica, los cromosomas homólogos de una célula diploide están separados, lo que produce cuatro células hijas haploides. Se muestran dos pares de cromosomas homólogos.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cuáles serían las consecuencias para los gametos resultantes y descendientes si un par de homólogos fallara para separarse en la anafase I?

cromosoma en cada uno de los dos núcleos hijos. Por tanto, hacia el final de la meiosis, existen cuatro núcleos hijos haploides, cada uno con una copia de cada cromosoma homólogo. Puesto que cada núcleo por lo general está encerrado en una célula separada, la división celular meiótica usualmente produce cuatro células haploides a partir de una sola célula parental diploide (**FIG. 10-4c**).

La meiosis I separa cromosomas homólogos en dos núcleos hijos haploides

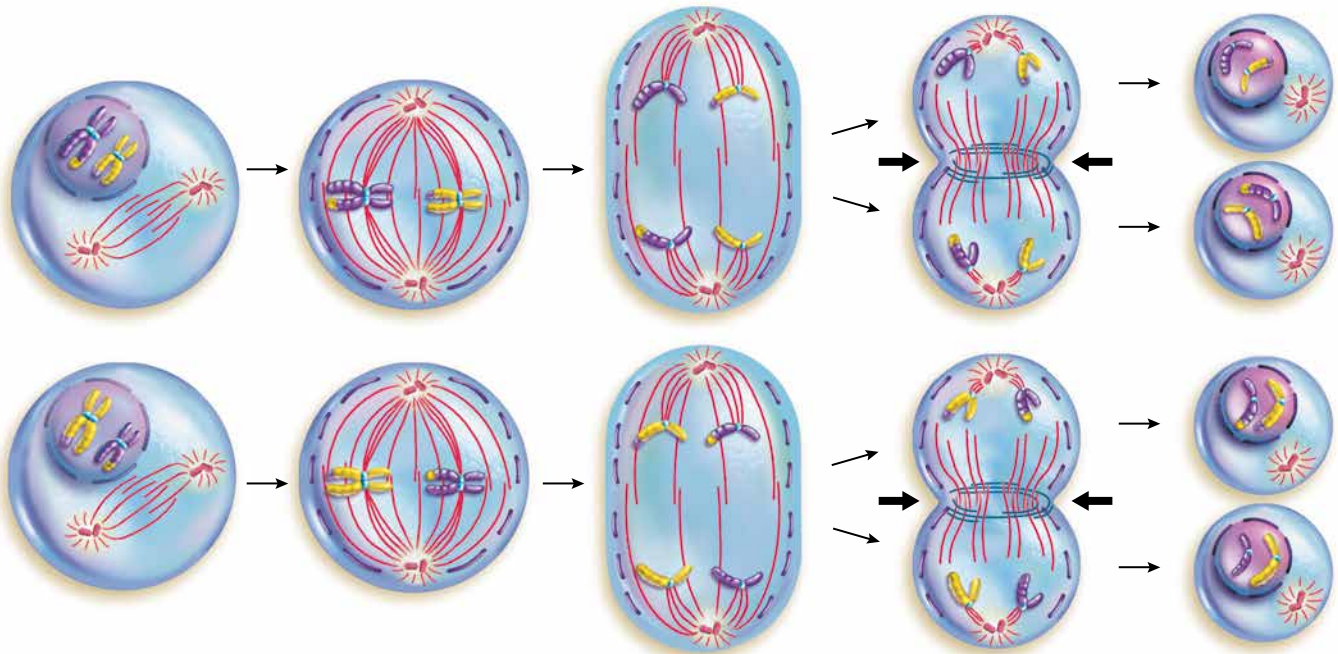
Las fases de la meiosis tienen los mismos nombres que fases similares en la mitosis, seguidas por I o II para distinguir las dos divisiones nucleares que ocurren en la meiosis (**FIG. 10-5**). Cuando la meiosis I comienza, los cromosomas ya se duplicaron en la fase

S de interfase, y las cromátidas hermanas de cada cromosoma se unen entre sí en el centrómero.

Durante la profase I, cromosomas homólogos se entrecruzan e intercambian ADN

En la mitosis, cromosomas homólogos se mueven de manera mutuamente independiente. En contraste, durante la profase I de la meiosis, los cromosomas homólogos duplicados se alinean lado a lado y sus cromátidas intercambian segmentos de ADN (**FIG. 10-5a** y **FIG. 10-6**). Este proceso comienza cuando las proteínas unen los homólogos materno y paterno de modo que se alinean con precisión a lo largo de toda su longitud. Después, enzimas cortan a través del ADN de ambos homólogos e injertan juntos los extremos cortados, con frecuencia intercambiando parte de una cromátida del homólogo materno por parte de una cromátida del

MEIOSIS II



(e) Profase II	(f) Metafase II	(g) Anafase II	(h) Telofase II	(i) Cuatro células haploides
Vuelven a formarse microtúbulos del huso y se unen a las cromátidas hermanas.	Los cromosomas se alinean a lo largo del ecuador, con cromátidas hermanas de cada cromosoma unidas a microtúbulos de cinetocoro que se dirigen hacia polos opuestos.	Las cromátidas se separan en cromosomas hijas independientes, una anterior cromátida se mueve hacia cada polo.	Los cromosomas terminan moviéndose hacia polos opuestos. Vuelven a formarse envolturas nucleares y los cromosomas se descondensan de nuevo (no mostrado aquí).	La citocinesis resulta en cuatro células haploides, y cada una contiene un miembro de cada par de cromosomas homólogos (aquí se muestran en el estado condensado).

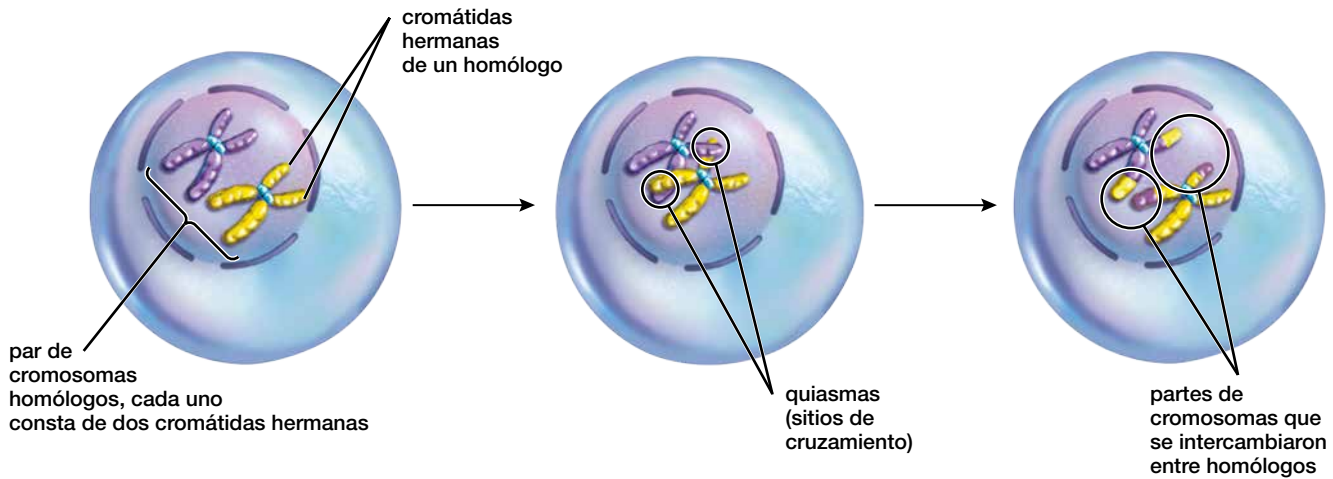
homólogo paterno. Entonces se separan las proteínas de unión y enzimas, lo que deja cruces, o **quiasmas**, donde las cromátidas de los cromosomas materno y paterno intercambiaron partes (véase la Fig. 10-6). En las células humanas, cada par de homólogos por lo general forma dos o tres quiasmas durante la profase I. El intercambio mutuo de ADN entre cromosomas maternos y paternos en los quiasmas se llama **crucamiento**. Incluso después del intercambio de ADN, los brazos de los homólogos permanecen temporalmente entrelazados en los quiasmas. Esto mantiene unidos a los dos homólogos hasta que se separan durante la anafase I.

Como en la profase de la mitosis, los microtúbulos del huso comienzan a ensamblarse afuera del núcleo durante la profase I.

Cerca del final de la profase I, la envoltura nuclear se desensambla y los microtúbulos del huso invaden la región nuclear, y capturan a los cromosomas mediante uniones a sus cinetocoros.

Durante la metafase I, cromosomas homólogos se alinean en el ecuador de la célula

Durante la metafase I, interacciones entre los cinetocoros y los microtúbulos del huso mueven los homólogos pareados hacia el ecuador de la célula (**FIG. 10-5b**). A diferencia de la metafase de la mitosis, en la que cromosomas duplicados *individuales* se alinean a lo largo del ecuador, en la metafase I de la meiosis,



▲ **FIGURA 10-6 Cruzamiento** Cromátidas no hermanas de diferentes miembros de un par homólogo de cromosomas intercambian ADN en los quiasmas.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cuáles serían las consecuencias genéticas para los gametos y descendientes si el cruzamiento ocurriera entre dos cromosomas no homólogos?

pares de *homólogos* de cromosomas duplicados, unidos mediante quiasmas, se alinean a lo largo del ecuador. Cuál miembro de un par de cromosomas homólogos da frente a cuál polo de la célula es aleatorio: el homólogo materno puede dar frente al “norte” para algunos pares y al “sur” para otros. Esta aleatoriedad (también llamada *distribución independiente*), junto con la recombinación genética causada por el cruzamiento, causa la diversidad genética entre las células haploides producidas por meiosis.

Durante la anafase I, los cromosomas homólogos se separan

La anafase I en la meiosis difiere de manera considerable de la anafase en la mitosis. En esta última, las cromátidas hermanas se separan y se mueven hacia polos opuestos. Por el contrario, en la anafase I de la meiosis, las cromátidas hermanas de cada homólogo duplicado permanecen unidas entre sí y se mueven al mismo polo. Sin embargo, el quiasma que une a los dos homólogos se desenreda permitiendo que éstos se separen y se muevan hacia polos opuestos (**FIG. 10-5c**). Al final de la anafase I, el grupo de cromosomas de cada polo contiene un miembro de cada par de cromosomas homólogos. Por tanto, cada grupo contiene el número haploide de cromosomas (aunque cada cromosoma todavía está duplicado y consta de cromátidas hermanas atadas en el centrómero).

Durante la telofase I se forman dos grupos haploides de cromosomas duplicados

La telofase I en la meiosis es similar a la telofase en la mitosis. En la telofase I, los microtúbulos del huso desaparecen. La citocinesis casi siempre ocurre durante la telofase I (**FIG. 10-5d**). Pueden

volverse a formar envolturas nucleares. Por lo general, a la telofase I le sigue inmediatamente la meiosis II, con poca o nada de interfase interviniente. Recuerda que los cromosomas no se duplican entre las meiosis I y II.

La meiosis II separa cromátidas hijas en cuatro núcleos hijas

Durante la meiosis II, las cromátidas hermanas de cada cromosoma duplicado se separan en un proceso casi idéntico a la mitosis en una célula haploide. Durante la profase II, vuelven a formarse los microtúbulos del huso (**FIG. 10-5e**) y los cinetocoros de las cromátidas hermanas de cada cromosoma duplicado se unen a microtúbulos del huso que se extienden hacia polos opuestos de la célula. Durante la metafase II, los cromosomas duplicados se alinean en el ecuador de la célula (**FIG. 10-5f**). Durante la anafase II, las cromátidas hermanas se separan y mueven hacia polos opuestos (**FIG. 10-5g**). La telofase II y la citocinesis concluyen la meiosis II conforme se vuelven a formar envolturas nucleares, los cromosomas se descondensan en su estado extendido y el citoplasma se divide (**FIG. 10-5h**). Ambas células hijas producidas en la meiosis I por lo general experimentan meiosis II, lo que produce un total de cuatro células haploides a partir de la célula parental diploide original (**FIG. 10-5i**).

La **TABLA 10-1** compara las divisiones celulares mitótica y meiótica, y puntualiza las semejanzas y diferencias entre las dos.

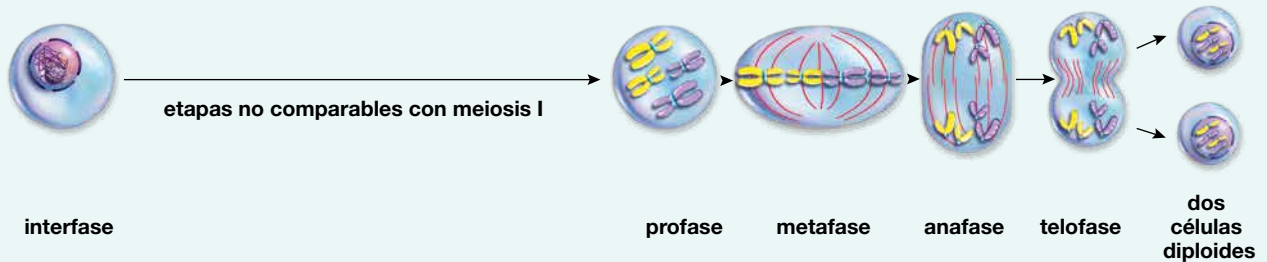
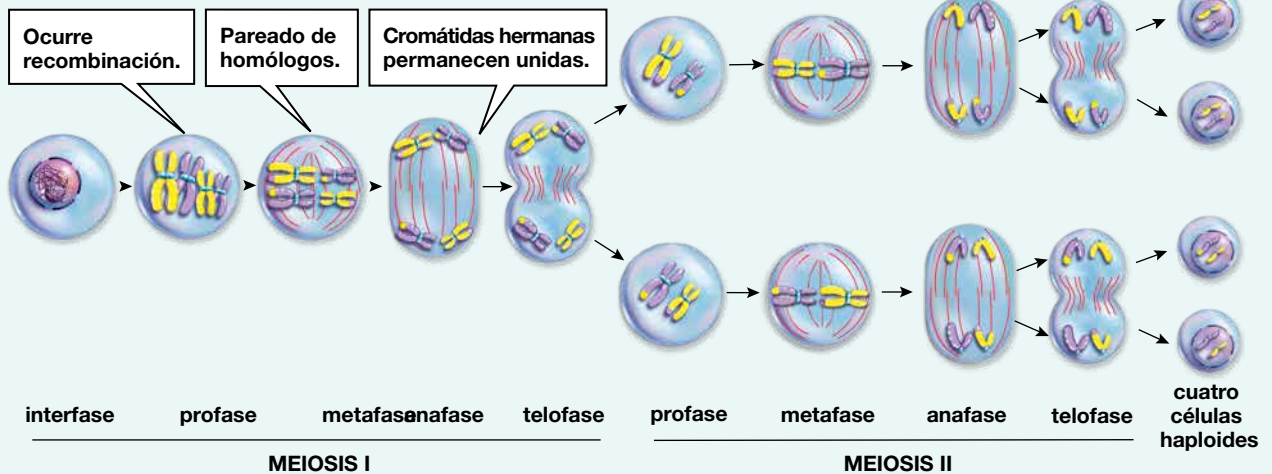
COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los pasos y resultado de la división celular meiótica?
- explicar los resultados del cruzamiento?

TABLA 10-1 Comparación entre las divisiones celulares mitótica y meiótica en células animales

Característica	División celular mitótica	División celular meiótica
Células donde ocurre	Células corporales (somáticas)	Células productoras de gametos
Número final de cromosomas	Diploide: $2n$; dos copias de cada tipo de cromosoma (pares homólogos)	Haploide: $1n$; un miembro de cada par homólogo
Número de células hijas	Dos, idénticas genéticamente a la célula progenitora y entre sí	Cuatro, que contienen cromosomas recombinados debido a cruzamiento
Número de divisiones celulares por duplicación de ADN	Una	Dos
Función en animales	Desarrollo, crecimiento, reparación y mantenimiento de tejidos; reproducción asexual	Producción de gametos para reproducción sexual y variabilidad genética

MITOSIS**MEIOSIS**

En estos diagramas, las fases comparables están alineadas. Tanto en mitosis como en meiosis, los cromosomas se duplican durante la interfase. En la meiosis I, que no tiene contraparte en la mitosis, ocurren: apareado de cromosomas homólogos, formación de quiasmas, intercambio de partes cromosómicas y separación de homólogos para formar núcleos hijas haploides. Sin embargo, la meiosis II es casi idéntica a la mitosis en una célula haploide.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN**La conexión arco iris**

Conforme Tess y Chris Giddings producían óvulos y espermatozoides, la meiosis separaba sus cromosomas homólogos. Supón que Tess sólo tiene alelos de “cabello pálido” para todos los genes que pudieran contribuir al color de cabello, pero que Chris tiene alelos para cabello oscuro y pálido. Durante la formación de óvulos en los ovarios de Tess, el cruzamiento y la separación de homólogos no haría diferencia alguna para los genes de color de cabello, y todos sus óvulos contendrían sólo alelos de cabello pálido. Para Chris, por

otra parte, el cruzamiento y la separación de los homólogos importaría mucho. Algunos de sus espermatozoides podrían recibir un alelo de cabello oscuro para un gen, pero un alelo de cabello pálido para otro gen. Otro espermatozoide tendría diferentes combinaciones de alelos de cabello oscuro y pálido, incluidos algunos espermatozoides con todos los alelos de cabello pálido y otros con todos los alelos de cabello oscuro. ¿Esta diversidad de espermatozoides y óvulos puede explicar la diversidad de los hijos Giddings?

¿CÓMO SABES ESO?

La evolución de la reproducción sexual

La reproducción asexual tiene algunas ventajas distintivas sobre la reproducción sexual. El primer tipo es mucho más eficiente porque no requiere energía para buscar y cortejar compañeros (con la posibilidad de fracasar) o producir enorme cantidad de espermatozoides de modo que algunos de ellos puedan fecundar óvulos. Además, dado que la reproducción asexual se basa en mitosis, que genera células genéticamente idénticas, un organismo que se reproduce asexualmente transmite todos sus genes a todos sus descendientes. En contraste, un organismo que se reproduce sexualmente transmite sólo la mitad de sus genes a algunos descendientes dados. Por tanto, si todos los demás factores se mantienen iguales, un organismo que se reproduce asexualmente transmite el doble de sus genes a la siguiente generación, comparado con un organismo que se reproduce sexualmente: el equivalente genético de tener el doble de descendientes. Finalmente, si un organismo que se reproduce asexualmente está bien adaptado a su ambiente, entonces también lo estarán sus descendientes, mientras que la variabilidad genética creada por la reproducción sexual puede romper una buena combinación de alelos.

Entonces, no es de sorprender que algunos organismos muy exitosos rutinariamente se reproduzcan de manera asexual. Por ejemplo, muchos de los céspedes y hierbas en un terreno urbano pueden reproducirse mediante el brote de nuevas plantas a partir de sus tallos o raíces. Algunos, como el pasto azul de Kentucky y los dientes de león, incluso portan flores que pueden producir semillas sin fecundarse. No obstante, casi todos los organismos eucariontes se reproducen sexualmente (incluso el pasto azul y los dientes de león se reproducen sexualmente parte del tiempo). ¿Cómo la selección natural puede favorecer la reproducción sexual, a pesar de sus significativos costos?

Nadie lo sabe con certeza, en parte porque es difícil diseñar experimentos para poner a prueba posibles hipótesis. Por ejemplo, todos los mamíferos y aves se reproducen sólo mediante reproducción sexual, de modo que los científicos no pueden comparar el éxito reproductivo de las poblaciones sexuales frente a las asexuales de estos animales bajo condiciones variables. A pesar de esta dificultad, un puñado de experimentos ingeniosos indica que la reproducción sexual puede ser favorecida en ciertas situaciones:

- **Ambientes variables** Si el ambiente es estable, y una población de organismos ya está bien adaptada, entonces será favorecida la reproducción asexual, al producir descendientes idénticos bien adaptados. Pero si el ambiente es variable, entonces la reproducción sexual con frecuencia es favorecida, ya que nuevas combinaciones de rasgos pueden promover el éxito de algunos descendientes, aun cuando otros, con diferentes combinaciones, puedan morir jóvenes o fracasar para reproducirse a su vez: los descendientes en especial exitosos más que compensan a los no exitosos. Experimentos con el uso de levaduras (hongos unicelulares) y rotíferos (pequeños animales de agua dulce) apoyan esta hipótesis. Levaduras y rotíferos pueden reproducirse ya sea sexual o asexualmente; en ambos, los ambientes variables favorecen la reproducción sexual.
- **Parásitos** Muchos organismos están plagados con parásitos. Si los parásitos evolucionan para volverse más eficientes para infectar y discapacitar a sus organismos huéspedes, la población huésped declinará. La reproducción sexual puede ayudar a frustrar a los parásitos al cambiar con frecuencia las defensas de los huéspedes. Este mecanismo se ha demostrado en caracoles terrestres de Nueva Zelanda, que pueden reproducirse sexual o asexualmente (**FIG. E10-1**). En pocos años, poblaciones de caracoles al principio exitosas, que se reproducían asexualmente, se infectaron con gusanos parásitos, que en efecto castraron a los

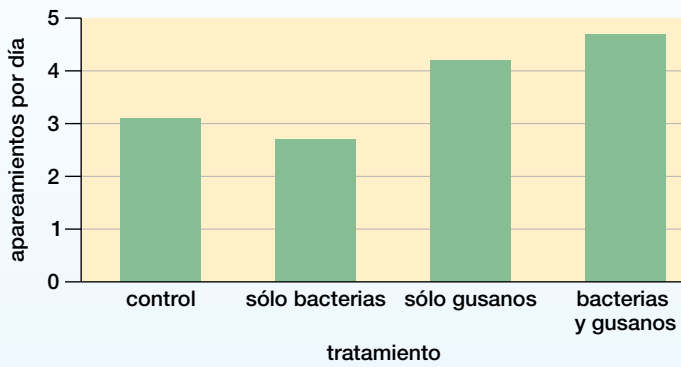


▲ **FIGURA E10-1 Las ventajas selectivas de la reproducción sexual** Poblaciones de caracoles terrestres de Nueva Zelanda son controladas en su hábitat nativo por pequeños gusanos parásitos que se multiplican hasta que casi llenan el interior del caracol y desplazan sus órganos reproductores. En gran parte de Europa y el occidente de Estados Unidos, el caracol es una especie invasora de rápida dispersión, porque sus parásitos no se encuentran en los nuevos hábitats.

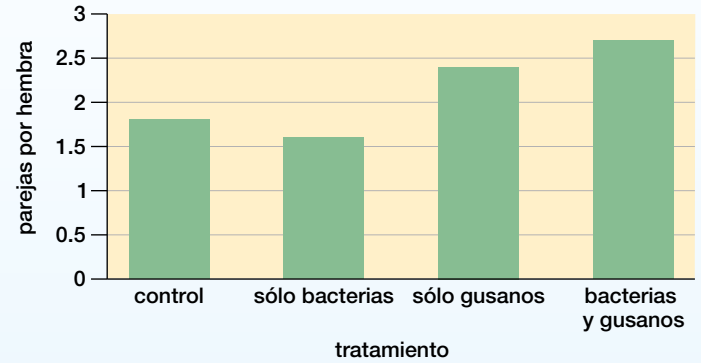
caracoles hembras. La reproducción sexual genera poblaciones de caracoles genéticamente variables, que cambian de manera continua, algunos de los cuales resisten la infección.

- **Acumulación de mutaciones dañinas** Las mutaciones dañinas que aparecen en una población que se reproduce asexualmente nunca pueden removerse. Con el tiempo, el genoma acumula más y más mutaciones dañinas, y la adaptación declina. Sin embargo, en una población que se reproduce sexualmente, la meiosis revuelve los cromosomas, e incluso partes de ellos, que entonces se recombinan cuando un espermatozoide fecunda un óvulo (véanse las Secciones 10.2 y 10.3). De esta forma, la reproducción sexual puede reducir el número de mutaciones dañinas en algunos descendientes afortunados, quienes entonces sobreviven y se reproducen con éxito. Experimentos con levaduras apoyan esta hipótesis.

¿Los biólogos alguna vez probarán de manera concluyente por qué la selección natural promovió la evolución de la reproducción sexual y la mantiene en la actualidad en muchas especies? Quizá no. Sin embargo, lo que es claro es que la reproducción sexual ha sido una fuerza poderosa en la evolución de muchas especies, aun cuando la sobrevivencia de organismos individuales se ponga en riesgo: los pavos reales despliegan colas gloriosas, pero difíciles de manejar; algunas arañas hembras digieren sus propios cuerpos para alimentar a sus crías; los alces y ciervos machos desarrollan astas elaboradas y combaten por parejas, y como resultado en ocasiones sufren serias lesiones; y algunas arañas e insectos machos con frecuencia son matados y comidos por sus parejas. Sin reproducción sexual, la vida sobre la Tierra sería muy diferente, y mucho menos interesante.



(a) Número de pares de caracoles que se aparean por día



(b) Número de diferentes caracoles machos que se aparean con cada caracol hembra

▲ **FIGURA E10-2** Los efectos del parasitismo en el apareamiento de caracoles terrestres de Nueva Zelanda Modificado de Soper, D. M., et al., 2014. *Biology Letters* 10:20131091.

PENSAMIENTO CRÍTICO En muchos lagos de agua dulce, las heces de los patos son la principal fuente de bacterias y huevecillos de gusanos parásitos. El investigador Curt Lively y sus colaboradores recolectaron heces de pato y las trataron en una de cuatro formas: (1) esterilizaron las heces mediante calor, lo que mata las bacterias y los huevecillos de gusanos (llamada condición de control); (2) esterilizaron las heces mediante calor y luego volvieron a colocar bacterias (lo que dejó sólo bacterias); (3) mataron las bacterias con lejía, que no mata los huevecillos de gusanos (lo que dejó sólo gusanos), y (4) sin tratamiento (lo que dejó bacterias y gusanos). Agregaron uno de los cuatro tipos de muestras fecales a acuarios que alojaban caracoles terrestres de Nueva Zelanda libres de parásitos y observaron su apareamiento (FIG. E10-2). A partir de estos datos, ¿qué puedes concluir acerca del papel del parasitismo de gusanos en el apareamiento de los caracoles? ¿Cómo el parasitismo podría afectar la variabilidad genética en los caracoles?

¿TE HAS PREGUNTADO...

y un burro tiene 62 ($n = 31$), de modo que una mula tiene un total de 63 cromosomas. Un número impar de cromosomas no puede aparearse durante la meiosis I. Además, muchos cromosomas de caballo no son homólogos a los de burro, de modo que muchos cromosomas de una mula no tienen un homólogo que coincida. Por tanto, en casi todos los casos, los gametos que resultan de la meiosis en una mula no reciben ni un conjunto completo de cromosomas de caballo ni un conjunto completo de cromosomas de burro. El número y filiación casi aleatoria de los cromosomas en los gametos de mula significa que genes cruciales casi siempre están perdidos, de modo que si una mula se aparea con otra mula, un caballo o un burro, los óvulos fecundados resultantes no pueden desarrollarse. Sin embargo, muy rara vez, una mula se reproduce: existe un reporte de una mula hembra que aparentemente produjo un óvulo con *todos* los cromosomas de caballo y *ningún* cromosoma de burro, y tuvo un potrillo engendrado por un burro macho. De manera adecuada, el potrillo se llamó Blue Moon (luna azul).

Una mula es una cruce entre un caballo y un burro. Un caballo tiene 64 cromosomas ($n = 32$)

por qué las mulas son estériles?

10.3 ¿CÓMO PRODUCEN DESCENDENCIA GENÉTICAMENTE VARIABLE LA MEIOSIS Y LA UNIÓN DE GAMETOS?

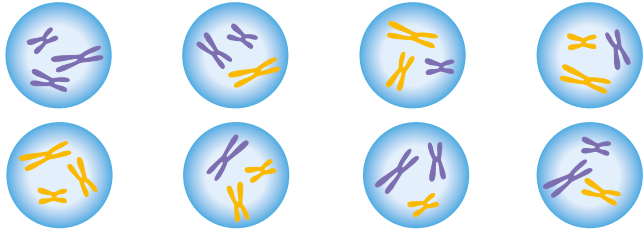
Las mutaciones que ocurren aleatoriamente durante millones de años proporcionan las fuentes originales de la variabilidad genética: nuevos alelos. Sin embargo, las mutaciones en los gametos, o en las células precursoras que producen gametos, son eventos muy raros. Por tanto, la variabilidad genética que ocurre de generación en generación resulta casi por completo de meiosis y reproducción sexual.

La mezcla de los homólogos crea combinaciones novedosas de cromosomas

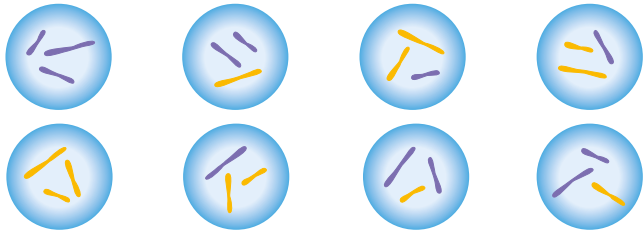
Una fuente principal de diversidad genética es la distribución aleatoria de homólogos maternos y paternos a los núcleos hijas durante la meiosis I. Recuerda que en la metafase I los homólogos pareados se alinean en el ecuador de la célula. En cada par de homólogos, el cromosoma materno da frente a un polo y el cromosoma paterno da frente al polo opuesto, pero cuál homólogo



(a) Los cuatro posibles arreglos cromosómicos en la metafase de la meiosis I



(b) Los ocho posibles conjuntos de cromosomas después de la meiosis I



(c) Los ocho posibles tipos de gametos después de la meiosis II

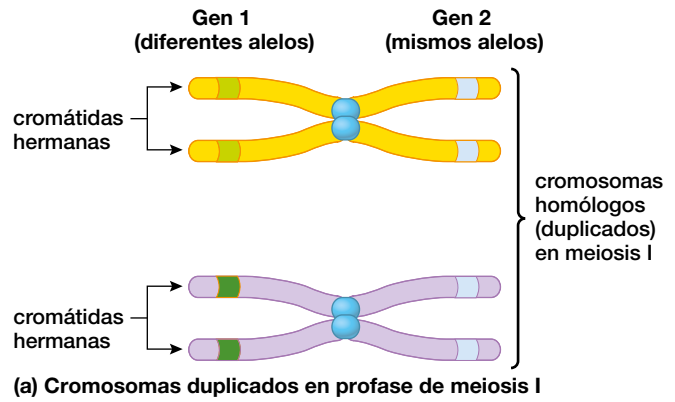
▲ **FIGURA 10-7 La separación aleatoria de pares homólogos de cromosomas produce variabilidad genética** Por claridad, los cromosomas se representan como grandes, medianos y pequeños.

da frente a cuál polo es aleatorio y no es afectado por la orientación de los homólogos de otros pares de cromosomas.

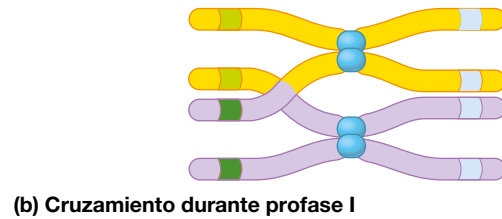
Considera la meiosis en los mosquitos, que tienen tres pares de cromosomas homólogos ($n = 3$, $2n = 6$). En la metafase I, los cromosomas pueden alinearse en cuatro posibles configuraciones (FIG. 10-7a). Por tanto, la anafase I puede producir ocho posibles conjuntos de cromosomas ($2^3 = 8$; FIG. 10-7b). Así, en la conclusión de la división celular meiótica, un mosquito puede producir gametos con alguno de ocho únicos conjuntos de cromosomas (FIG. 10-7c). En un ser humano, la meiosis puede mezclar de manera aleatoria 23 pares de cromosomas homólogos y en teoría puede producir gametos con alguna de más de ocho millones (2^{23}) de combinaciones diferentes de los cromosomas materno y paterno.

El cruzamiento crea cromosomas con combinaciones novedosas de genes

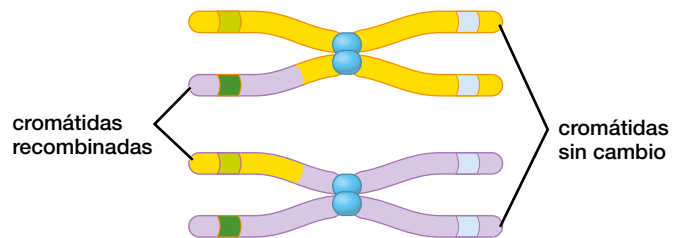
Recuerda que los dos miembros de un par de cromosomas homólogos pueden tener diferentes alelos de algunos genes (véase la Fig. 10-2). Si lo hacen, entonces el cruzamiento crea **recombinación** genética: la formación de cromosomas con combinaciones de alelos que difieren de los de cualquier progenitor (FIG. 10-8). Los cromosomas son muy largos (los cromosomas seres humanos varían en longitud desde alrededor de 50 millones hasta 250 millones de nucleótidos) y el cruzamiento puede ocurrir casi en cualquier parte a lo largo del cromosoma. En consecuencia, incluso en una sola persona, la producción de gametos puede producir un tremendo número de cromosomas recombinados genéticamente únicos.



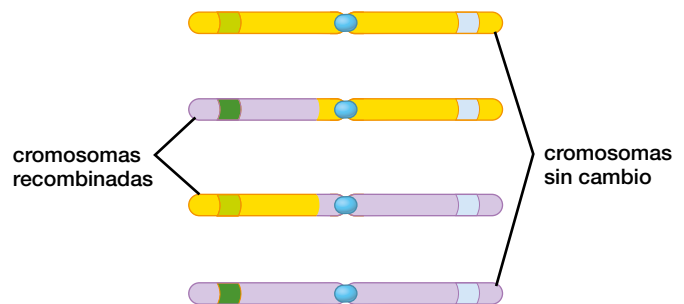
(a) Cromosomas duplicados en profase de meiosis I



(b) Cruzamiento durante profase I



(c) Cromosomas homólogos se separan en anafase I



(d) Cromosomas sin cambio y recombinados después de la meiosis II

▲ **FIGURA 10-8 El cruzamiento recombina alelos en los cromosomas homólogos** (a) Durante la profase de la meiosis I, los cromosomas homólogos duplicados se aparean. (b) Las cromátidas no hermanas de dos homólogos intercambian partes mediante cruzamiento. (c) Cuando los cromosomas homólogos se separan durante la anafase de la meiosis I, una cromátida de cada uno de los homólogos contiene ahora una pieza de ADN de una cromátida del otro homólogo. (d) Después de la meiosis II, dos cromosomas no cambiaron y dos cromosomas muestran recombinación genética, con arreglos de alelos que no ocurren en los cromosomas parentales.

La fusión de gametos agrega mayor variabilidad genética a la descendencia

En la fecundación, dos gametos, cada uno conteniendo una combinación única de alelos, se fusionan para formar un descendiente diploide. Como has visto, si ignoras el cruzamiento, una sola persona puede producir gametos con cualquiera de ocho millones de combinaciones cromosómicas. Por tanto, las posibilidades de que tus padres pudieran producir otro hijo que sea genéticamente idéntico a ti son de alrededor de $1/8000000 \times 1/8000000$, ¡o más o menos uno en 64 mil millones! Cuando factorizas la variabilidad casi interminable producida por el cruzamiento, puedes decir con certeza que (a menos que sean gemelos idénticos) nunca ha habido, ni habrá, alguien como tú.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo la meiosis y la reproducción sexual generan variabilidad genética en las poblaciones?

ESTUDIO DE CASO / CONTINUACIÓN

La conexión arco iris

Si Tess Giddings produce sólo óvulos “pálidos”, mientras que su esposo Chris produce espermatozoides con varios alelos pálidos y oscuros de genes que contribuyen a colores de cabello, piel y ojos, entonces la coloración de los hijos Giddings estuvo determinada por los genes en los espermatozoides de Chris. El cruzamiento y la separación de los homólogos produjeron espermatozoides que contienen varias combinaciones de alelos pálidos y oscuros de los genes de color, lo que generó el notable arco iris de la familia Giddings.

10.4 ¿CUÁNDO OCURREN LAS DIVISIONES CELULARES MITÓTICA Y MEIÓTICA DURANTE LOS CICLOS DE VIDA DE LOS EUCARIONTES?

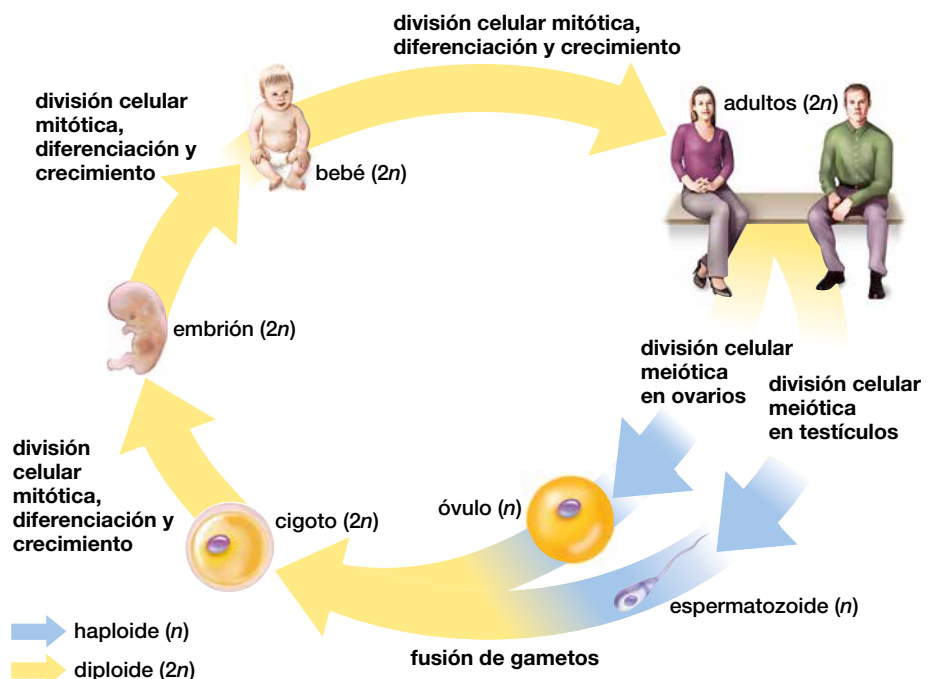
Los ciclos de vida de casi todos los organismos eucariontes comparten un patrón común. Primero, dos células haploides se fusionan durante el proceso de fecundación, lo que junta genes de diferentes organismos progenitores y dota a la célula diploide resultante con nuevas combinaciones genéticas. Segundo, en algún punto en el ciclo de vida, ocurre la división celular meiótica, que recrea células haploides. Tercero, la división celular mitótica de las células haploide o diploide, o de ambas, resulta en el crecimiento de cuerpos multicelulares o en reproducción asexual.

Las aparentemente vastas diferencias entre los ciclos de vida de, por decir, helechos y de los seres humanos, son causadas por variaciones en dos aspectos: (1) los puntos en el ciclo de vida cuando ocurren las divisiones celulares mitótica y meiótica, y (2) las proporciones relativas del ciclo de vida empleado en los estados diploide y haploide. Los ciclos de vida eucariontes se nombrarán de acuerdo con el dominio relativo de las etapas diploide y haploide.

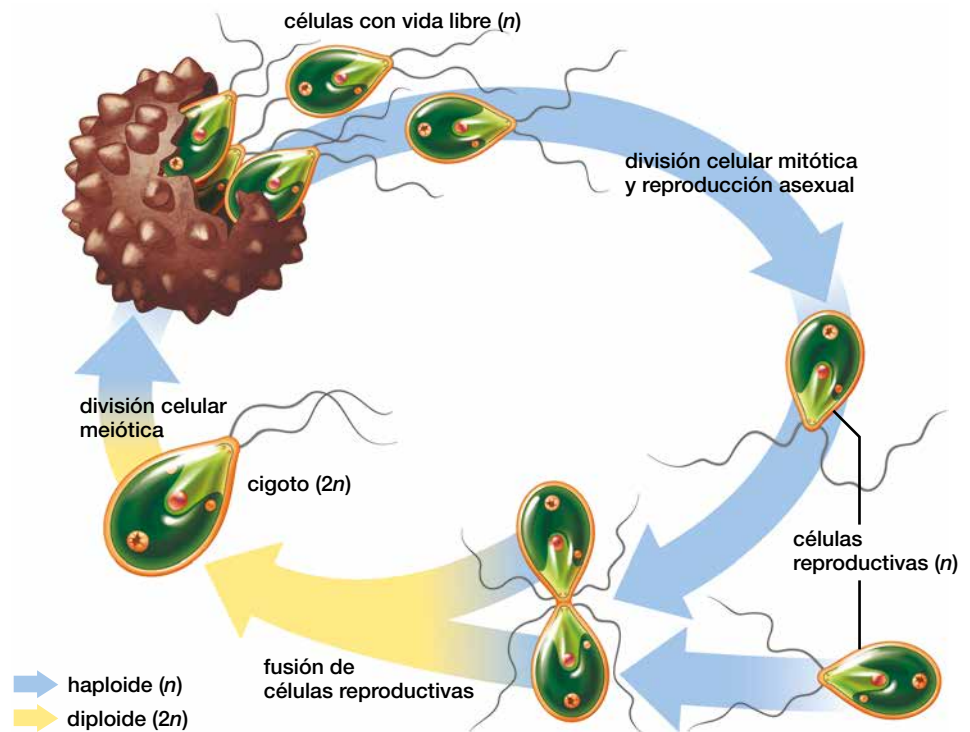
En los ciclos de vida diploides, la mayor parte del ciclo se pasa como células diploides

En la mayoría de los animales, casi todo el ciclo de vida se pasa en el estado diploide (**FIG. 10-9**). Los adultos diploides producen gametos haploides de vida corta mediante división celular meiótica. Espermatozoides y óvulo se fusionan para formar un óvulo fecundado diploide, llamado **cigoto**. El desarrollo del cigoto hasta el organismo adulto resulta de división celular mitótica y diferenciación de células diploides.

FIGURA 10-9 El ciclo de vida del ser humano A través de división celular meiótica, los dos sexos producen gametos (espermatozoides en los machos y óvulos en las hembras) que se fusionan para formar un cigoto diploide. División celular mitótica y diferenciación de las células hijas produce un embrión, hijo, y a final de cuentas un adulto sexualmente maduro. Las etapas haploides duran sólo de algunas horas hasta pocos días; las etapas diploides pueden sobrevivir durante un siglo.



► **FIGURA 10-10 El ciclo de vida del alga unicelular *Chlamydomonas*** Las *Chlamydomonas* se reproducen asexualmente mediante división celular mitótica de células haploides. Cuando los nutrientes son escasos, células reproductivas haploides especializadas (por lo general de poblaciones genéticamente diferentes) se fusionan para formar una célula diploide. Entonces la división celular meiótica produce de inmediato cuatro células haploides, por lo general con diferentes composiciones genéticas que la de cualquiera de las cepas progenitoras.

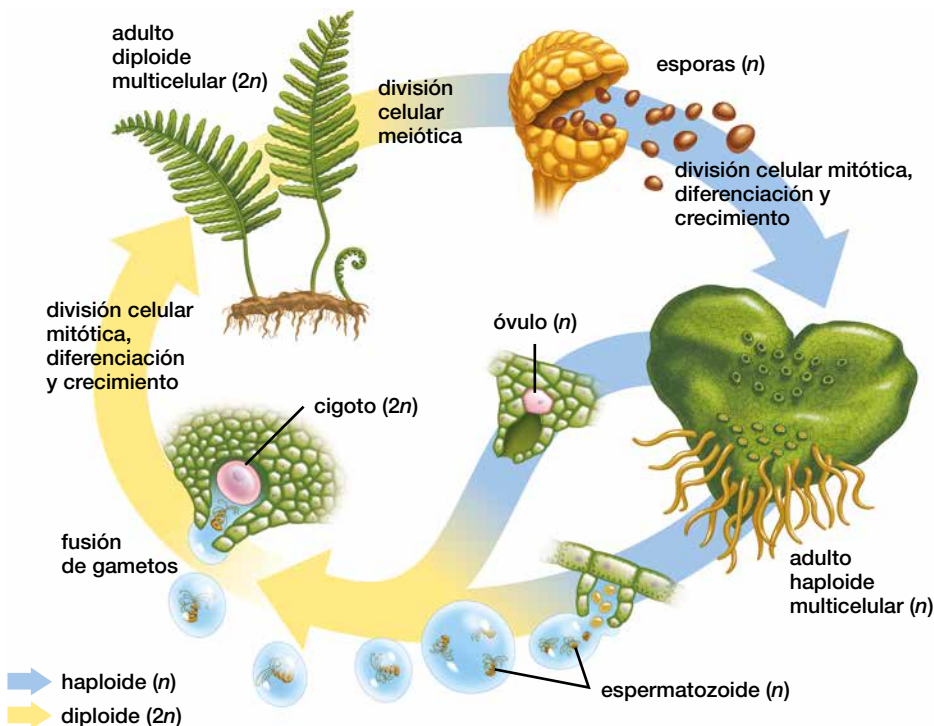


En los ciclos de vida haploides, la mayor parte del ciclo se pasa como células haploides

Algunos eucariontes, como muchos hongos y algas unicelulares, pasan la mayor parte de sus ciclos de vida en el estado haploide (**FIG. 10-10**). La reproducción asexual mediante división celular mitótica produce una población de células haploides idénticas. Bajo ciertas condiciones ambientales, algunas se diferencian en células reproductivas. Dos células reproductivas haploides, por lo general de cepas genéticamente diferentes, se fusionan para formar un cigoto diploide. El cigoto de inmediato experimenta división celular meiótica, lo que produce células haploides de nuevo. En los organismos con ciclos de vida diploides, la división celular mitótica nunca ocurre en células diploides.

En los ciclos de vida de alternación de generaciones existen etapas multicelulares tanto diploides como haploides

El ciclo de vida de las plantas se llama *alternación de generaciones*, porque alterna entre etapas diploide multicelular y haploide multicelular. En el patrón típico (**FIG. 10-11**), células especializadas de una etapa adulta diploide multicelular (la generación diploide) experimentan división celular meiótica, lo que produce células haploides llamadas esporas. Las esporas experimentan muchas rondas de división celular mitótica y sus células hijas se diferencian, y producen una etapa adulta haploide multicelular (la



◀ **FIGURA 10-11 Alternación de generaciones** En las plantas, como este helecho, células especializadas en la etapa adulta diploide multicelular experimentan división celular meiótica para producir esporas haploides. Las esporas experimentan división celular mitótica y diferenciación de las células hijas para producir una etapa adulta haploide multicelular. Algún tiempo después, acaso después de muchas semanas, algunas de estas células haploides se diferencian en espermatozoides y óvulos. Éstos se fusionan para formar un cigoto diploide. La división celular mitótica y la diferenciación de nuevo dan lugar a una etapa adulta diploide multicelular.

generación haploide). En algún punto, ciertas células haploides se diferencian en gametos haploides. Entonces dos gametos se fusionan para formar un cigoto diploide. El cigoto crece mediante división celular mitótica en otra etapa adulta diploide multicelular.

En algunas plantas, como los helechos, tanto la etapa haploide como la diploide son plantas independientes con vida libre. Sin embargo, las plantas con flores tienen etapas haploides reducidas, representada sólo por el grano de polen y un pequeño cúmulo de células en el ovario de la flor (véanse los Capítulos 22 y 45).

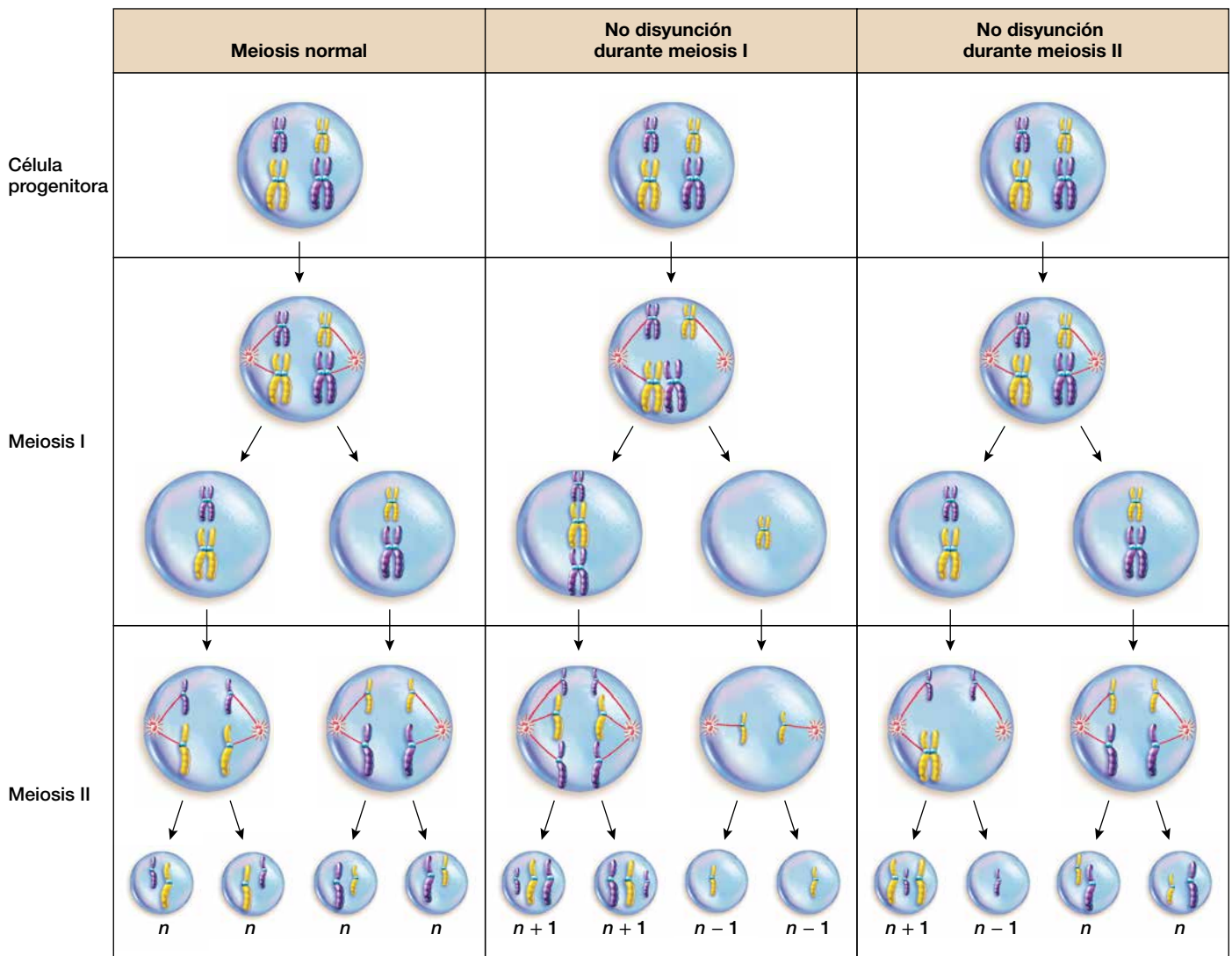
COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- comparar y contrastar los tres tipos principales de los ciclos de vida eucariontes, y ofrecer ejemplos de organismos que muestren cada tipo?

10.5 ¿CÓMO LOS ERRORES EN LA MEIOSIS PRODUCEN TRASTORNOS GENÉTICOS HUMANOS?

Como has visto, los intrincados mecanismos de la división celular meiótica son esenciales para la reproducción sexual y la producción de diversidad genética. Sin embargo, el movimiento de los cromosomas tiene un costo: hay tropiezos ocasionales que resultan en gametos que tienen o demasiados o muy pocos cromosomas. Tales errores en la meiosis, llamados **no disyunción**, pueden afectar el número de cromosomas sexuales o autosomas en un gameto (**FIG. 10-12**). En los seres humanos, la mayoría de los embriones que surgen a partir de la fusión de gametos con números anormales de cromosomas abortan de manera espontánea, lo que representa de 20 a 50% de todos los abortos. Sin embargo, algunos embriones con números anormales de cromosomas sobreviven al nacimiento y más allá.



▲ **FIGURA 10-12 No disyunción durante meiosis** La no disyunción puede ocurrir durante la meiosis I o la meiosis II, lo que resulta en gametos con demasiados ($n + 1$) o muy pocos ($n - 1$) cromosomas.

TABLA 10-2 Efectos de la no disyunción de los cromosomas sexuales durante la meiosis

No disyunción en el padre			
Cromosomas sexuales de espermatozoide defectuoso	Cromosomas sexuales de óvulo normal	Cromosomas sexuales de descendientes	Características de descendencia
O (ninguno)	X	XO	Mujer—Síndrome de Turner
XX	X	XXX	Mujer—Trisomía X
XY	X	XXY	Hombre—Síndrome de Klinefelter
YY	X	YYX	Hombre—Síndrome de Jacob
No disyunción en la madre			
Cromosomas sexuales de espermatozoide normal	Cromosomas sexuales de óvulo defectuoso	Cromosomas sexuales de descendientes	Características de descendencia
X	O (ninguno)	XO	Mujer—Síndrome de Turner
Y	O (ninguno)	YO	Muere como embrión temprano
X	XX	XXX	Mujer—Trisomía X
Y	XX	XXY	Hombre—Síndrome de Klinefelter

Algunos trastornos son causados por números anormales de cromosomas sexuales

En los seres humanos y otros mamíferos, los espermatozoides normalmente contienen o un cromosoma X o uno Y, y todos los óvulos tienen un cromosoma X. La no disyunción de los cromosomas sexuales en los machos produce espermatozoides o sin cromosoma sexual (con frecuencia llamado espermatozoide “O”) o con dos cromosomas sexuales (XX, YY o XY). La no disyunción de los cromosomas sexuales en las hembras produce óvulos O o XX. Cuando los gametos normales se fusionan con estos espermatozoides u óvulos defectuosos, los cigotos tienen números normales de autosomas pero números anormales de cromosomas sexuales (TABLA 10-2). Las anomalías más comunes son XO, XXX, XXY y XYY. Los genes en el cromosoma X son esenciales para la sobrevivencia, de modo que cualquier embrión sin al menos un cromosoma X aborta de manera espontánea en etapas muy tempranas del desarrollo.

Síndrome de Turner (XO)

Aproximadamente uno de cada 2 mil 500 bebés mujeres tienen sólo un cromosoma X, una condición conocida como **síndrome de Turner** (también llamado monosomía X, que significa “tener un cromosoma X”). Los ovarios de las niñas con síndrome de Turner por lo general degeneran antes del nacimiento, y las niñas no experimentan pubertad. El tratamiento con estrógeno puede promover el desarrollo de características sexuales secundarias, como el agrandamiento de mamas. Sin embargo, puesto que la mayoría de las mujeres con síndrome de Turner no tienen ovarios funcionales, y en consecuencia no pueden producir óvulos, los tratamientos hormonales no les posibilitan tener hijos. Otras características comunes de las mujeres con síndrome de Turner incluyen estatura baja, pliegues de piel alrededor del cuello y riesgo creciente de enfermedad cardiovascular, defectos renales y pérdida auditiva.

Trisomía X (XXX)

Alrededor de una en mil mujeres tienen tres cromosomas X, una condición conocida como **trisomía X**, o triple X. La mayoría

de estas mujeres tienen diferencias no detectables de las mujeres XX, excepto por una tendencia a ser más altas y tener mayor incidencia de dificultades de aprendizaje. A diferencia de las mujeres con síndrome de Turner, la mayoría de las mujeres con trisomía X son fértiles y, bastante interesante, casi siempre tienen hijos XX y XY. Algún mecanismo desconocido debe operar durante la meiosis para evitar que un cromosoma X adicional se incluya en sus óvulos.

Síndrome de Klinefelter (XXY)

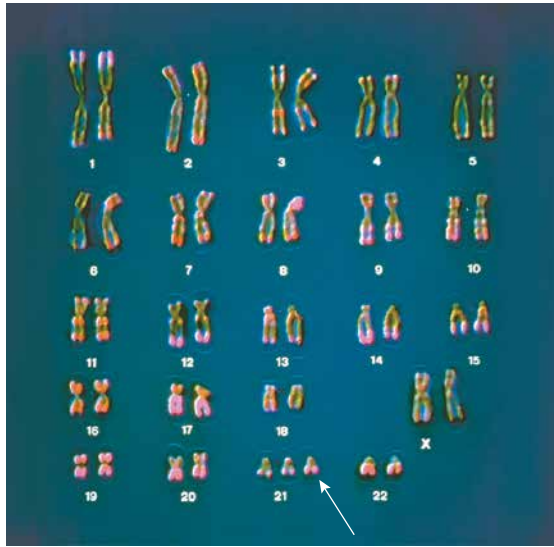
Aproximadamente uno de cada 500 a mil varones nacen con dos cromosomas X y un cromosoma Y. Los hombres con **síndrome de Klinefelter** por lo general tienen testículos pequeños que no producen tanta testosterona como suelen producir los de los hombres XY. En la pubertad, algunos muestran características sexuales secundarias mixtas, como desarrollo parcial de mamas, ensanchamiento de caderas y barbas delgadas. Los hombres XXY pueden ser infértiles debido al bajo conteo espermático, pero no son impotentes. Por lo general, el síndrome de Klinefelter se diagnostica cuando un hombre XXY y su pareja mujer buscan ayuda médica porque son incapaces de tener hijos.

Síndrome de Jacob (XYY)

El **síndrome de Jacob** ocurre en alrededor de un hombre en cada mil. Los cromosomas Y contienen pocos genes activos, y en la mayoría de los hombres con síndrome de Jacob, tener un cromosoma Y adicional no cambia mucho la apariencia o la función. El efecto más común es que los hombres XYY tienden a ser más altos que el promedio. También puede haber una probabilidad ligeramente mayor de dificultades de aprendizaje.

Algunos trastornos son causados por números anormales de autosomas

La no disyunción de los autosomas produce óvulos o espermatozoides a los que les falta un autosoma o que tienen dos copias de un autosoma. La fusión con un gameto normal (que porta una copia de cada autosoma) conduce a un embrión o con una o



(a) Cariotipo que muestra tres copias del cromosoma 21. (b) Niña con síndrome de Down con su hermana mayor.

▲ **FIGURA 10-13 Trisomía 21 o síndrome de Down** (a) Este cariotipo de un niño con síndrome de Down revela tres copias del cromosoma 21 (flecha). (b) El síndrome de Down casi siempre es causado por no disyunción y rara vez es un rasgo de familia. La niña mayor de la izquierda recibió una sola copia del cromosoma 21 de cada uno de sus progenitores; su hermana menor recibió dos copias de uno de los progenitores.

tres copias del autosoma afectado. Los embriones que tienen una sola copia de cualquiera de los autosomas casi siempre abortan tan temprano en el desarrollo que la mujer nunca sabe que estaba embarazada. Los embriones con tres copias de un autosoma (trisomía) en general también abortan de manera espontánea. Sin embargo, una pequeña fracción de los embriones con tres copias de los cromosomas 13, 18 o 21 sobrevive para nacer. En el caso de la trisomía 21, el niño puede vivir hasta la adultez.

Trisomía 21 (síndrome de Down)

Una copia adicional del cromosoma 21, una condición llamada **trisomía 21**, o **síndrome de Down**, ocurre en alrededor de uno de cada 700 nacimientos, aunque esta tasa varía mucho con la edad de los progenitores (véase más adelante). Los niños con síndrome de Down con frecuencia muestran varias características físicas distintivas, incluidos tono muscular débil, boca pequeña que se mantiene parcialmente abierta porque no pueden acomodar la lengua, y ojos con forma distintiva (**FIG. 10-13**). Los problemas más serios incluyen grados variables de deterioro mental, baja resistencia a las enfermedades infecciosas y defectos cardíacos.

La frecuencia de la no disyunción aumenta con la edad de los progenitores, en especial de la madre. El síndrome de Down ocurre sólo en aproximadamente 0.05% de los hijos nacidos de mujeres de 20 años de edad, pero en más de 3% de los hijos nacidos de mujeres con más de 45 años de edad. La no disyunción de los espermatozoides explica alrededor de 10% de los casos de síndrome de Down, y existe un pequeño incremento con el aumento de edad del padre. La trisomía 21 puede diagnosticarse antes del nacimiento con exámenes de los cromosomas de las células fetales y, con menos certeza, mediante pruebas bioquímicas y exámenes de ultrasonido del feto (véase el “¿Cómo sabes eso?: Tamizado genético prenatal” del Capítulo 14).

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo la no disyunción hace que la descendencia tenga demasiados o muy pocos cromosomas?
- describir algunos de los trastornos genéticos humanos que son causados por la no disyunción?

ESTUDIO DE CASO / OTRO VISTAZO

La conexión arco iris

Muchas personas están sorprendidas por la diversidad de los hijos Giddings. Sin embargo, la biología básica explica fácilmente cómo surge tal diversidad. La mayoría de los genes tienen alelos múltiples, la división celular meiótica separa cromosomas homólogos (y los alelos que portan) en diferentes espermatozoides y óvulos, y espermatozoides y óvulos se unen al azar. Desde una perspectiva biológica, acaso la pregunta más interesante es: ¿por qué los alelos para pigmentación oscura ocurren con más frecuencia en

las personas cuyos ancestros vivieron en regiones ecuatoriales y los alelos para pigmentación pálida en personas con ancestros del norte de Europa?

Tal vez la selección natural favoreció diferentes colores de piel debido a la cantidad variable de luz solar en las regiones ecuatoriales frente a las septentrionales, y la importancia de las vitaminas D y B₉ (folato) en la salud humana. La vitamina D es necesaria para muchas funciones biológicas, incluida la absorción en el sistema digestivo de

calcio y otros minerales. El folato también es esencial para muchas funciones corporales. La deficiencia de folato puede causar anemia y otros trastornos en adultos y serias anomalías del sistema nervioso en los fetos en desarrollo.

Los rayos ultravioleta de la luz solar estimulan la síntesis de vitamina D, pero descomponen el folato. En la fiera luz solar de las regiones ecuatoriales, la piel oscura todavía permite la producción de mucha vitamina D, mientras que protege contra demasiado agotamiento de folato. En Europa del norte, con luz solar mucho más débil y usualmente con cielos nublados, la piel más pálida aumenta la producción de vitamina D, mientras que los niveles de folato permanecen adecuados.

La ventaja selectiva de cabello rubio en Europa del norte es más incierta. Algunos de los mismos genes contribuyen al color de cabello y piel, de modo que la selección de piel pálida también pudo haberse seleccionado para cabello pálido. Otra hipótesis es que las primeras personas con cabello rubio eran muy evidentes en una población de personas con cabello oscuro. La apariencia novedosa, dentro

de límites, con frecuencia es atractiva para los miembros del sexo opuesto. Algunos antropólogos han especulado que, hacia algunos cientos de años, los hombres con gran estatus (cazadores destacados o jefes de pequeñas tribus, por ejemplo) eligieron como parejas preferentemente a mujeres con cabello rubio. Por tanto, las mujeres rubias produjeron más descendientes que aquellas con cabello oscuro. El resultado es que más de la mitad de las personas en partes de Escandinavia tienen cabello rubio.

CONSIDERA ESTO Los rayos ultravioleta de la luz solar causan cáncer de piel. En el mundo actual, a las personas de todos los colores de piel, pero en especial quienes tienen piel pálida, con frecuencia se les recomienda permanecer fuera del Sol y obtener vitamina D de los alimentos o suplementos. En el pasado, ¿crees que el riesgo de cáncer de piel seleccionado contra personas con piel pálida, en parte contrarresta la selección en favor de piel pálida para producción de vitamina D?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

10.1 ¿Cómo la reproducción sexual produce variabilidad genética?

Las células eucariontes casi siempre contienen pares de cromosomas, llamados homólogos, que portan los mismos genes con secuencias de nucleótidos similares, aunque por lo general no idénticas. Estas secuencias de nucleótidos ligeramente diferentes de un gen se llaman alelos. Las células que contienen cromosomas homólogos pareados se llaman diploides. Las células con sólo una copia de cada tipo de cromosoma se llaman haploides. Las células con tres o más copias de cada tipo de cromosoma se llaman poliploides.

10.2 ¿Cómo la división celular meiótica produce células haploides genéticamente variables?

La división celular meiótica (meiosis seguida por citocinesis) separa cromosomas homólogos y produce células haploides sólo con un homólogo de cada par. Durante la interfase antes de la meiosis, los cromosomas se duplican. Entonces la célula experimenta dos divisiones especializadas, meiosis I y meiosis II, para producir cuatro células hijas haploides (véase Fig. 10-5).

Meiosis I

Durante la profase I, cromosomas homólogos duplicados, cada uno con dos cromátidas, se aparean e intercambian partes mediante cruzamiento. Durante la metafase I, los homólogos se mueven juntos como pares hacia el ecuador de la célula, un miembro de cada par da frente a polos opuestos de la célula. Los cromosomas homólogos se separan durante la anafase I, y dos núcleos se forman durante la telofase I. La citocinesis por lo general también ocurre durante la telofase I. Cada núcleo hija recibe sólo un miembro de cada par homólogo y, por tanto, es haploide. Las cromátidas hermanas de cada cromosoma permanecen unidas a lo largo de la meiosis I.

Meiosis II

La meiosis II se parece a la mitosis en una célula haploide. Los cromosomas duplicados se mueven hacia el ecuador de la célula durante la metafase II. Las dos cromátidas de cada cromosoma se separan y mueven hacia polos opuestos de la célula durante la anafase II. Esta segunda división produce cuatro núcleos haploides. Por lo general, la citocinesis ocurre durante o poco después de la telofase II, lo que produce cuatro células haploides.

10.3 ¿Cómo producen descendencia genéticamente variable la meiosis y la unión de gametos?

La mezcla aleatoria de cromosomas homólogos maternos y paternos durante la meiosis I crea nuevas combinaciones cromosómicas. El cruzamiento crea cromosomas con combinaciones alélicas que puede nunca hayan ocurrido antes en cromosomas individuales. Debido a la separación de homólogos y al cruzamiento, un progenitor tal vez nunca produzca gametos que sean del todo idénticos. La fusión de dos gametos genéticamente únicos agrega mayor variabilidad genética a la descendencia.

10.4 ¿Cuándo ocurren las divisiones celulares mitótica y meiótica durante los ciclos de vida de los eucariontes?

La mayor parte de los ciclos de vida eucariontes tienen tres partes: (1) La reproducción sexual combina gametos haploides para formar una célula diploide. (2) En cierto punto durante el ciclo de vida, las células diploides experimentan división celular meiótica para producir células haploides. (3) La mitosis de una célula haploide, una célula diploide, o ambas, resultan en el crecimiento de cuerpos multicelulares. Cuándo ocurren estas etapas, y qué proporción del ciclo de vida ocupa cada etapa, varía enormemente entre diferentes especies.

10.5 ¿Cómo los errores en la meiosis producen trastornos genéticos humanos?

Los errores en la meiosis pueden resultar en gametos con números anormales de cromosomas sexuales o autosomas. Muchas personas con números anormales de cromosomas sexuales tienen características físicas distintivas y algunas tienen dificultad para reproducirse.

Números anormales de autosomas usualmente conducen a abortos espontáneos en etapas tempranas del embarazo. En raras ocasiones, el feto puede sobrevivir hasta el nacimiento, pero siempre ocurren deficiencias mentales o físicas. La probabilidad de números anormales de cromosomas se incrementa con el aumento de edad de la madre y, en menor medida, del padre.

Términos clave

alelo 157	meiosis II 159
autosoma 158	mutación 157
cariotipo 157	no disyunción 169
cigoto 167	poliploide 158
cromosoma homólogo 157	quiasma 161
cromosoma sexual 158	recombinación 166
cruzamiento 161	reproducción sexual 157
diploide 158	síndrome de Down 171
división celular meiótica 159	síndrome de Jacob 170
gameto 157	síndrome de Klinefelter 170
gen 157	síndrome de Turner 170
haploide 158	trisomía 21 171
homólogo 157	trisomía X 170
locus (plural, loci) 157	
meiosis I 159	

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- Los pares de cromosomas con composición genética casi idéntica y que se encuentran en las células tanto de machos como de hembras se llaman
 - cromosomas sexuales.
 - autosomas.
 - poliploides.
 - cromátidas.
- Una célula con tres o más copias de cada cromosoma homólogo se llama
 - gameto.
 - haploide.
 - trisomía X.
 - poliploide.
- Durante el cruzamiento,
 - cromátidas de cromosomas homólogos intercambian partes.
 - ocurren mutaciones con frecuencia mayor que el promedio.
 - cromátidas de cromosomas no homólogos intercambian partes.
 - ocurre no disyunción.
- ¿Cuál de los siguientes no contribuye a la variabilidad genética?
 - duplicación precisa del ADN
 - cruzamiento
 - alineación aleatoria de cromosomas homólogos durante la metafase I de la meiosis
 - unión de espermatozoide y óvulo
- ¿En qué etapa de la meiosis se forman primero núcleos haploides?
 - metafase I
 - telofase I

- metafase II
- telofase II

Llena los espacios

- La división celular meiótica produce (cuántas) _____ células hijas haploides a partir de cada célula progenitora diploide. En los animales, las células hijas haploides producidas por división celular meiótica se convierten en _____.
- Durante _____ de meiosis I, cromosomas homólogos forman estructuras llamadas _____. Estas estructuras son los sitios, ¿de qué evento? _____
- Tres procesos que promueven la variabilidad genética de la descendencia durante la reproducción sexual son _____, _____ y _____.
- Las plantas tienen un ciclo de vida llamado _____. En este tipo de ciclo de vida, algunas células en la etapa diploide multicelular experimentan división celular _____ para formar esporas, que se dividen por división celular _____ para formar una etapa haploide multicelular.
- Las mujeres con síndrome _____ tienen un solo cromosoma X. Por lo general ellas (sí/no) _____ experimentan pubertad y (pueden/no pueden) _____ tener hijos. Los hombres con síndrome _____ por lo general tienen características sexuales secundarias reducidas. Sus cromosomas sexuales son (menciona el número de cromosomas X y Y) _____.

Preguntas de repaso

- Diagrama los eventos de la meiosis. ¿En cuál etapa se separan los cromosomas homólogos?
- Describe el cruzamiento. ¿En cuál etapa de la meiosis ocurre? Menciona dos funciones del quiasma.
- ¿En qué formas se parecen la mitosis y la meiosis? ¿En qué formas son diferentes?
- Diagrama y describe los tres tipos principales de ciclos de vida eucariontes. ¿Cuándo ocurren en cada uno las divisiones celulares meiótica y mitótica?
- Describe cómo la meiosis proporciona la variabilidad genética. Si un animal tiene un número haploide de dos (no cromosomas sexuales), ¿cuántos gametos genéticamente diferentes podría producir? (Supón que no hay cruzamiento.) ¿Y si tuviera un número haploide de cinco?
- Define *no disyunción* y describe los síndromes comunes causados por la no disyunción de los cromosomas sexuales y los autosomas.

Aplicación de conceptos

- Muchas plantas pueden reproducirse sexual o asexualmente. Las fresas, por ejemplo, pueden reproducirse asexualmente al enviar tallos horizontales llamados corredores que enraízan y forman nuevas plantas, o pueden reproducirse sexualmente mediante flores y producir frutos y semillas. Describe algunas ventajas y desventajas de cada tipo de reproducción en las plantas silvestres. Incluye en tu discusión los aspectos importantes de los ambientes donde es probable que se encuentren corredores y semillas.

11

PATRONES DE HERENCIA

ESTUDIO DE CASO

Muerte súbita en la cancha

FLO HYMAN, de casi 2 m de altura, grácil y atlética, tal vez fue la mejor voleibolista de su tiempo. Capitana del equipo de voleibol femenino estadounidense que ganó la medalla de plata en las Olimpiadas de 1984, Hyman más tarde se unió a una escuadra profesional japonesa. En 1986 fue sacada de un juego por falta de aire y murió mientras estaba sentada tranquilamente en la banca. Hyman tenía sólo 31 años de edad. ¿Cómo podía pasarle esto a alguien tan joven y atlético?

Hyman tenía un raro trastorno genético llamado síndrome de Marfan. Las personas con este síndrome por lo general son altas y delgadas, con extremidades largas, y manos y pies grandes. Para algunas personas con síndrome de Marfan, estas características contribuyen a fama y fortuna. Lamentablemente, el síndrome de Marfan también puede ser letal.

Hyman murió por la ruptura de una aorta, la gran arteria que lleva sangre desde el corazón hacia la mayor parte del cuerpo. ¿Por qué reventó la aorta de Hyman? ¿Qué tiene en común una aorta débil con la altura y las manos grandes? El síndrome de Marfan es causado por una mutación en el gen que codifica una proteína llamada fibrilina. La fibrilina normal forma largas fibras que dan fuerza y elasticidad a los tendones que unen músculos a los huesos, ligamentos que unen huesos a otros huesos en las articulaciones, y las paredes de las arterias. La fibrilina también captura ciertos factores de crecimiento, lo que evita que estimulen la división celular excesiva en las células que producen tejido conectivo, incluidos huesos, cartílagos, ligamentos y tendones. La fibrilina defectuosa no puede capturar estos factores de crecimiento, de modo que brazos, piernas, manos y pies de las personas con síndrome de Marfan tienden a volverse



La voleibolista olímpica, ganadora de medalla de plata, Flo Hyman, murió por el síndrome de Marfan en la cúspide de su carrera.

inusualmente largos. La combinación de fibrilina defectuosa y altas concentraciones de factores de crecimiento debilita los huesos, ligamentos, tendones y paredes arteriales.

Los organismos diploides, incluidas las personas, por lo general tienen dos copias de cada gen, uno en cada cromosoma homólogo. Una copia defectuosa del gen de fibrilina es suficiente para causar síndrome de Marfan. ¿Qué te dice esto acerca de la herencia del síndrome de Marfan? ¿Todas las enfermedades hereditarias son causadas por una sola copia defectuosa de un gen? Para descubrirlo, debes regresar en el tiempo y visitar el jardín de Gregor Mendel.

DE UN VISTAZO

- 11.1** ¿Cuál es la base física de la herencia?
- 11.2** ¿Cómo se descubrieron los principios de la herencia?
- 11.3** ¿Cómo se heredan rasgos individuales?
- 11.4** ¿Cómo se heredan los rasgos múltiples?
- 11.5** ¿Las reglas mendelianas de la herencia se aplican a todos los rasgos?
- 11.6** ¿Cómo se heredan los genes ubicados en el mismo cromosoma?
- 11.7** ¿Cómo se heredan el sexo y los rasgos ligados al sexo?
- 11.8** ¿Cómo se heredan los trastornos genéticos humanos?

11.1 ¿CUÁL ES LA BASE FÍSICA DE LA HERENCIA?

La **herencia** es el proceso mediante el cual los rasgos de los organismos se transmiten a sus descendientes. La exploración de la herencia comienza con un breve repaso de las estructuras que forman su base física. En este capítulo la discusión se confinará a los organismos diploides, incluidos la mayoría de las plantas y animales, que se reproducen sexualmente mediante la fusión de gametos haploides.

Los genes son secuencias de nucleótidos en ubicaciones específicas de los cromosomas

Un cromosoma consta de una doble hélice de ADN, empaquetada con varias Proteínas (histonas y no histonas) (véanse las Figuras 9-1 y 9-6). Segmentos de ADN, que varían en longitud desde algunos cientos hasta muchos miles de nucleótidos, son las unidades de la herencia, los **genes**, que codifican la información necesaria para producir proteínas, células y organismos completos. Por tanto, los genes son partes de cromosomas (**FIG. 11-1**). La ubicación física de un gen en un cromosoma se llama su **locus** (plural, loci). Los cromosomas son organismos diploides que se presentan en pares llamados homólogos. Ambos

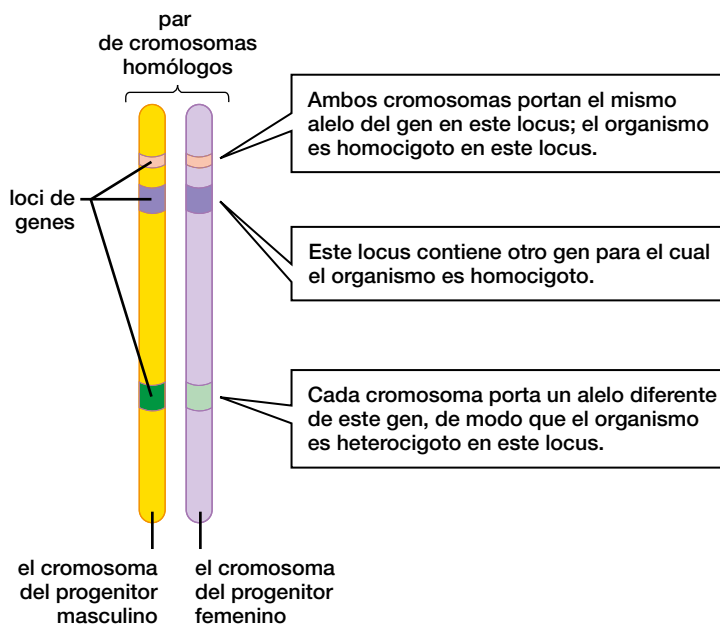
miembros de un par de homólogos tienen los mismos genes, ubicados en los mismos loci. Sin embargo, las secuencias de nucleótidos de un gen dado pueden diferir en diferentes miembros de una especie, o incluso en dos homólogos de un solo individuo. Estas diferentes versiones de un gen en un locus dado se llaman **alelos** (véase la Fig. 11-1). Para entender la relación entre genes y alelos, puede ser útil pensar en los genes como oraciones muy largas, escritas en un alfabeto de nucleótidos en lugar de letras. Los alelos de un gen son como escrituras ligeramente diferentes de palabras individuales en distintas copias de la misma oración de nucleótidos.

Las mutaciones son fuente de alelos

Casi todos los alelos en tus cromosomas fueron heredados de tus padres. Pero, ¿de dónde provinieron estos alelos en primer lugar? Todos los alelos al inicio surgieron como **mutaciones**: cambios en la secuencia de nucleótidos en el ADN de un gen. Si una mutación ocurre en una célula que se convierte en espermatozoide u óvulo, puede transmitirse del progenitor al descendiente. La mayoría de los alelos en el ADN de un organismo aparecieron primero como mutaciones en las células reproductivas de los ancestros del organismo, acaso hace cientos o incluso millones de años, y se han heredado, desde entonces, de generación en generación. Algunos alelos, que se llamarán “mutaciones nuevas”, quizás ocurrieron en las células reproductivas de los propios progenitores del organismo, pero esto es raro.

Los dos alelos de un organismo pueden ser iguales o diferentes

Puesto que un organismo diploide tiene pares de cromosomas homólogos, y ambos miembros de un par contienen los mismos loci de genes, el organismo



◀ **FIGURA 11-1** Las relaciones entre genes, alelos y cromosomas Cada cromosoma homólogo porta el mismo conjunto de genes. Cada gen se ubica en la misma posición, o locus, en su cromosoma. Las diferencias en secuencias de nucleótidos en el mismo locus de gen producen diferentes alelos del gen. Los organismos diploides tienen dos alelos de cada gen, uno en cada homólogo. Los alelos en los dos homólogos pueden ser iguales o diferentes.

tiene dos copias de cada gen. Si ambos homólogos tienen el mismo alelo en un locus de gen dado, se dice que el organismo es **homocigoto** en dicho locus. (*Homocigoto* proviene de palabras griegas que significan “mismo par”.) Los cromosomas mostrados en la Figura 11-1 son homocigotos en dos loci. Si dos cromosomas homólogos tienen diferentes alelos en un locus, el organismo es **heterocigoto** (“diferente par”) en dicho locus. Los cromosomas en la Figura 11-1 son heterocigotos en un locus.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir las relaciones entre cromosomas, ADN, genes, mutaciones y alelos?
- explicar qué significa para un organismo ser heterocigoto u homocigoto para un gen?

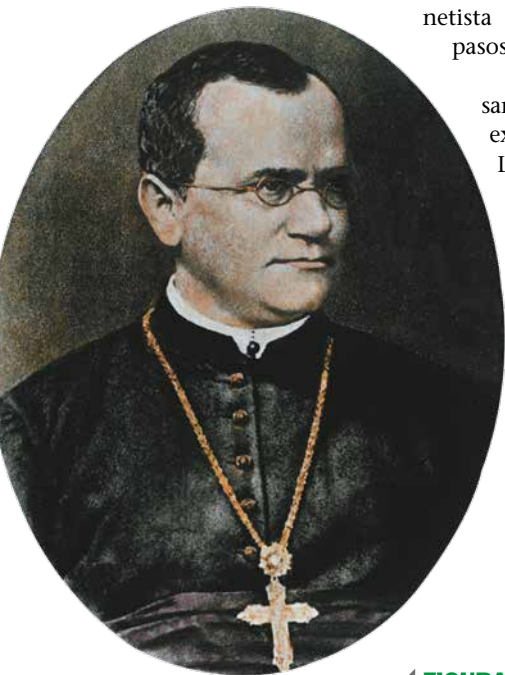
11.2 ¿CÓMO SE DESCUBRIERON LOS PRINCIPIOS DE LA HERENCIA?

A mediados del siglo XIX, los experimentos de un monje austriaco, Gregor Mendel (**FIG. 11-2**), revelaron múltiples principios importantes de la herencia. Aunque Mendel trabajó mucho antes de que se descubrieran el ADN, los cromosomas o la meiosis, su investigación reveló hechos esenciales acerca de genes y alelos y cómo se heredan durante la reproducción sexual. Puesto que sus experimentos son ejemplos elegantes de ciencia en acción, sigue las rutas de descubrimiento de Mendel.

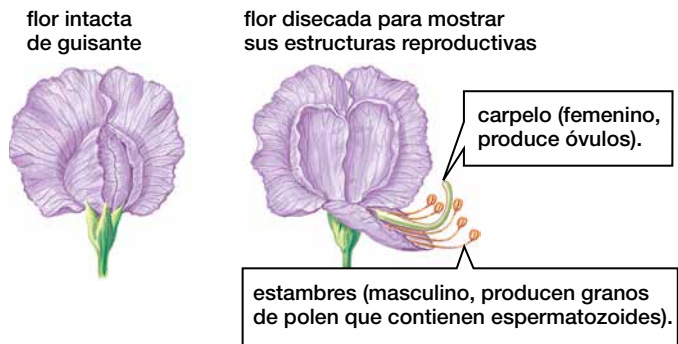
Hacerlo bien: los secretos del éxito de Mendel

Para cualquier experimento exitoso en biología hay tres pasos clave: elegir un “sistema” adecuado sobre el cual trabajar (el sistema podría ser tan diverso como una enzima, una ruta metabólica, un organismo o un ecosistema), diseñar y realizar el experimento de manera correcta, y analizar los datos en forma adecuada. Mendel fue el primer genetista en completar los tres pasos.

Mendel eligió el guisante comestible para sus experimentos (**FIG. 11-3**). Las estructuras reproductivas masculinas de una flor, llamados estambres, producen polen. Cada grano de



◀ **FIGURA 11-2** Gregor Mendel



▲ **FIGURA 11-3** Flores del guisante comestible En la flor intacta de guisante (izquierda), los pétalos inferiores encierran las estructuras reproductivas: los estambres (masculina) y carpelo (femenina). Usualmente, el polen no puede entrar a la flor desde el exterior, de modo que los guisantes por lo general se autopolinizan y, en consecuencia, autofecundan. Si la flor está abierta (derecha), puede polinizarse a mano.

polen contiene espermatozoides. La polinización permite a un espermatozoide fecundar un óvulo, que se ubica dentro del ovario de la estructura reproductiva femenina de la flor, llamada carpelo. En las flores de guisantes, los pétalos encierran todas las estructuras reproductivas, lo que evita la entrada de polen de otra flor. En consecuencia, los óvulos en una flor de guisante deben fertilizarse por espermatozoides del polen de la misma flor. Cuando el espermatozoide de un organismo fecunda sus propios óvulos, el proceso se llama **autofecundación**.

Sin embargo, Mendel con frecuencia quiso aparear dos plantas de guisante diferentes para ver qué características heredarían sus descendientes. Para hacer esto, abrió una flor de guisante y removió sus estambres, lo que evitó la autofecundación. Después espolvoreó la punta pegajosa del carpelo con polen de la flor de otra planta. Cuando el espermatozoide de un organismo fecunda los óvulos de un organismo diferente, el proceso se llama **fecundación cruzada**.

El diseño experimental de Mendel era simple, pero brillante. Estudió rasgos con formas inequívocamente diferentes, como flores blancas frente a moradas. También comenzó por estudiar sólo un rasgo a la vez. Los primeros investigadores por lo general intentaron estudiar la herencia al considerar de manera simultánea todas las características de organismos completos, incluidos rasgos que difieren sólo un poco entre organismos. No es de sorprender que los investigadores por lo general estuvieran más confundidos que iluminados.

Para ayudar a interpretar sus resultados, Mendel siguió la herencia de rasgos durante varias generaciones y contó el número de descendientes con cada tipo de rasgo. Cuando analizó estos números, los patrones básicos de la herencia se volvieron claros. En la actualidad, cuantificar los resultados experimentales y aplicar análisis estadístico son herramientas esenciales casi en todo campo de la biología. En la época de Mendel, el análisis numérico era una innovación.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- distinguir entre autofecundación y fecundación cruzada?
- explicar las características importantes del diseño experimental de Mendel?

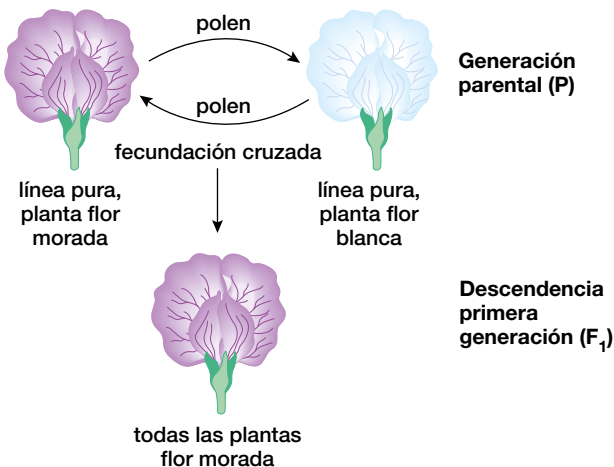
11.3 ¿CÓMO SE HEREDAN RASGOS INDIVIDUALES?

Los organismos de **línea pura** tienen un rasgo, como las flores moradas, que heredan sin cambios todos los descendientes producidos por autofecundación. En su primer conjunto de experimentos, Mendel realizó fecundación cruzada con plantas de guisante que eran línea pura para diferentes formas de un solo rasgo. La descendencia de los progenitores que difieren en al menos un rasgo genéticamente determinado se llaman **híbridos**. Para determinar los rasgos de la descendencia, Mendel guardó las semillas híbridas y las cultivó el año siguiente.

En uno de estos experimentos, Mendel fecundó cruzando plantas de línea pura para flores blancas con plantas de línea pura para flores moradas. Ésta fue la generación parental, denominada con la letra P. Cuando cultivó las semillas híbridas, descubrió que toda la descendencia de la primera generación (la generación “filial primera”, o F_1) produjo flores moradas (FIG. 11-4). ¿Qué ocurrió con el color blanco? Las flores de los híbridos F_1 fueron tan moradas como sus progenitores morados de línea pura. El color blanco de su progenitor blanco de línea pura pareció desaparecer.

Entonces Mendel permitió la autofecundación de las flores F_1 , recolectó las semillas y las plantó la siguiente primavera. En la segunda generación (F_2), Mendel contó 705 plantas con flores moradas y 224 plantas con flores blancas. Estos números son aproximadamente tres cuartos flores moradas y un cuarto flores blancas, o una razón de alrededor de tres moradas a una blanca (FIG. 11-5). Este resultado mostró que la capacidad para producir flores blancas no desapareció en los híbridos F_1 , sólo se ocultó.

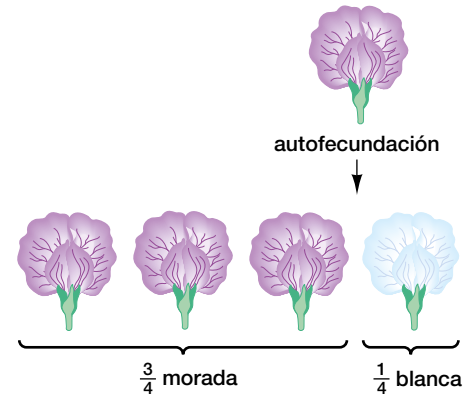
Mendel permitió la autofecundación de las plantas F_2 y produjo una tercera generación (F_3). Descubrió que todas las plantas F_2 con flores blancas produjeron descendencia con flores blancas; esto es, eran línea pura. En contraste, cuando las plantas F_2 con flores moradas se autofecundaban, sus descendientes eran de dos tipos. Aproximadamente un tercio eran línea pura para moradas, pero los otros dos tercios fueron híbridos que produjeron descendencia tanto con flores moradas como con flores blancas, de nuevo en la razón de tres moradas a una blanca. Por tanto, la generación F_2 incluyó un cuarto de plantas blancas de línea pura, un cuarto de moradas de línea pura y un medio de moradas híbridas.



▲ **FIGURA 11-4** Cruce de plantas de guisante de línea pura para flores blancas o moradas Toda la descendencia tiene flores moradas.

Descendencia
primera
generación (F_1)

Descendencia
segunda
generación (F_2)



▲ **FIGURA 11-5** Autofecundación de plantas de guisante F_1 con flores moradas Tres cuartos de la descendencia tiene flores moradas y un cuarto, flores blancas.

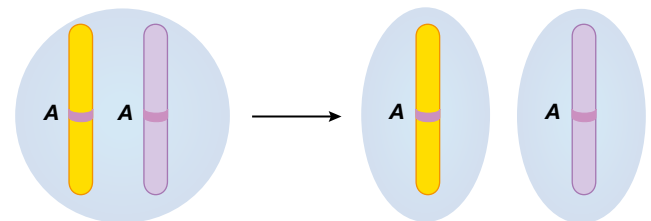
La herencia de alelos dominantes y recesivos en cromosomas homólogos explica los resultados de las cruces de Mendel

Los resultados de Mendel, complementados por el conocimiento moderno de los genes y cromosomas, permiten desarrollar una hipótesis de cinco partes para explicar la herencia de rasgos individuales:

- Cada rasgo está determinado por pares de unidades físicas discretas llamadas genes. Cada organismo tiene dos alelos por cada gen, uno en cada cromosoma homólogo. Los guisantes con flores blancas de línea pura tienen diferentes alelos del gen de color de flor que poseen los guisantes de línea pura con flor morada.
- Los organismos de línea pura tienen dos copias del mismo alelo para un gen dado y por tanto son homocigotos para dicho gen. Todos los gametos de un homocigoto individual reciben el mismo alelo para dicho gen (FIG. 11-6a). Los organismos

progenitor homocigoto

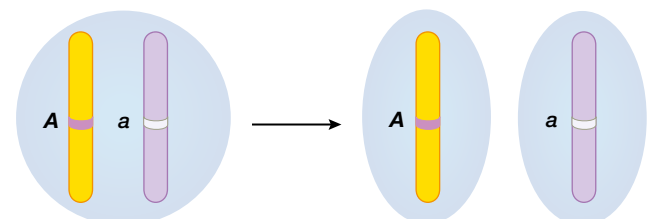
gametos



(a) Gametos producidos por un progenitor homocigoto

progenitor heterocigoto

gametos



(b) Gametos producidos por un progenitor heterocigoto

▲ **FIGURA 11-6** Distribución de alelos en los gametos (a) Todos los gametos producidos por los organismos homocigotos contienen el mismo alelo. (b) La mitad de los gametos producidos por los organismos heterocigotos contienen un alelo, y la mitad de los gametos contienen el otro alelo.

híbridos tienen dos alelos diferentes para un gen dado y de este modo son heterocigotos para dicho gen. La mitad de los gametos de un heterocigoto contendrán un alelo para dicho gen y la mitad contendrá el otro alelo (FIG. 11-6b).

- Cuando dos alelos diferentes están presentes en un organismo, uno, el alelo **dominante**, puede enmascarar la expresión del otro, el alelo **recesivo**. Sin embargo, el alelo recesivo todavía está presente. En el guisante comestible, el alelo para flores moradas es dominante, y el alelo para flores blancas es recesivo.
- Los cromosomas homólogos se separan, o segregan, entre ellos durante la meiosis, lo que en consecuencia separa los alelos que portan. Esto se conoce como **ley de segregación** de Mendel: cada gameto recibe sólo un alelo de cada par de genes. Cuando un espermatozoide fecunda un óvulo, la descendencia resultante recibe un alelo del padre (en su espermatozoide) y uno de la madre (en su óvulo).
- Puesto que los cromosomas homólogos se separan al azar durante la meiosis, la distribución de alelos en los gametos también es aleatoria.

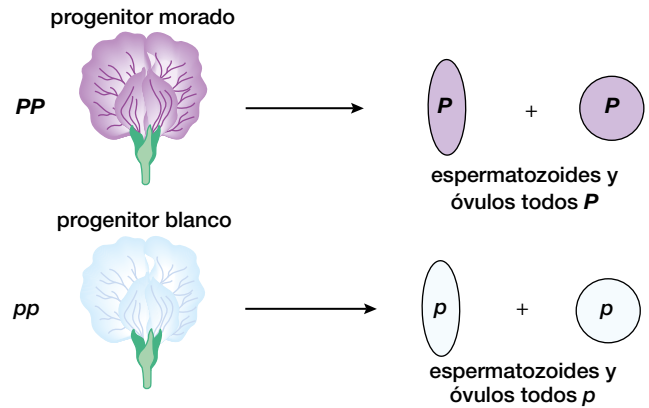
Observa cómo esta hipótesis explica los resultados de los experimentos de Mendel con el color de la flor (FIG. 11-7). Se usarán letras para representar los diferentes alelos, asignando la letra *P* mayúscula al alelo dominante para color de flor morada, y la letra *p* minúscula al alelo recesivo para color de flor blanca. Una planta homocigota de flor morada tiene dos alelos para color de flor morada (*PP*); una planta homocigota de flor blanca tiene dos alelos para color de flor blanca (*pp*). Por tanto, todos los espermatozoides y óvulos producidos por una planta *PP* portan el alelo *P*, y todos los espermatozoides y óvulos de una planta *pp* portan el alelo *p* (FIG. 11-7a).

La descendencia F_1 de fecundación cruzada se produce cuando el espermatozoide *P* fecunda los óvulos *p* o cuando el espermatozoide *p* fecunda los óvulos *P*. En ambos casos, la descendencia F_1 fue *Pp*. Puesto que *P* es dominante sobre *p*, todos los descendientes fueron morados (FIG. 11-7b).

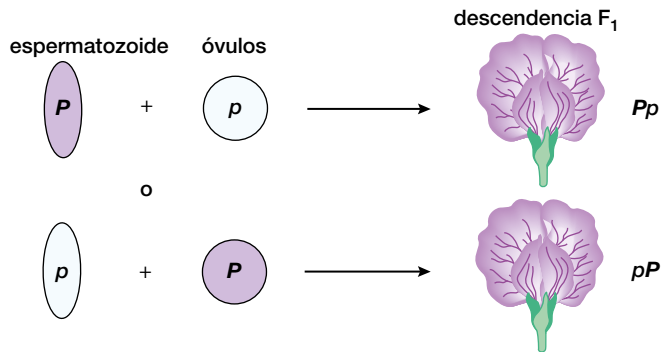
Para la generación F_2 , Mendel permitió que las plantas F_1 heterocigotas se autofecundaran. Una planta heterocigota produce igual número de espermatozoides *P* y *p*, e igual número de óvulos *P* y *p*. Cuando una planta *Pp* se autofecunda, cada tipo de espermatozoide tiene igual posibilidad de fecundar cada tipo de óvulo (FIG. 11-7c). Por tanto, la generación F_2 tuvo tres tipos de descendientes: *PP*, *Pp* y *pp*. Los tres tipos ocurrieron en las proporciones aproximadas de un cuarto *PP* (homocigoto morado), un medio *Pp* (heterocigoto morado) y un cuarto *pp* (homocigoto blanco).

Dos organismos que se ven parecidos en realidad pueden tener diferentes combinaciones de alelos. La combinación de alelos que porta un organismo (por ejemplo, *PP* o *Pp*) es su **genotipo**. Los rasgos del organismo, incluidos su apariencia externa, comportamiento, enzimas digestivas, tipo de sangre o cualquier otra característica observable o mensurable, constituyen su **fenotipo**. Como has visto, las plantas con genotipo *PP* o *Pp* tienen

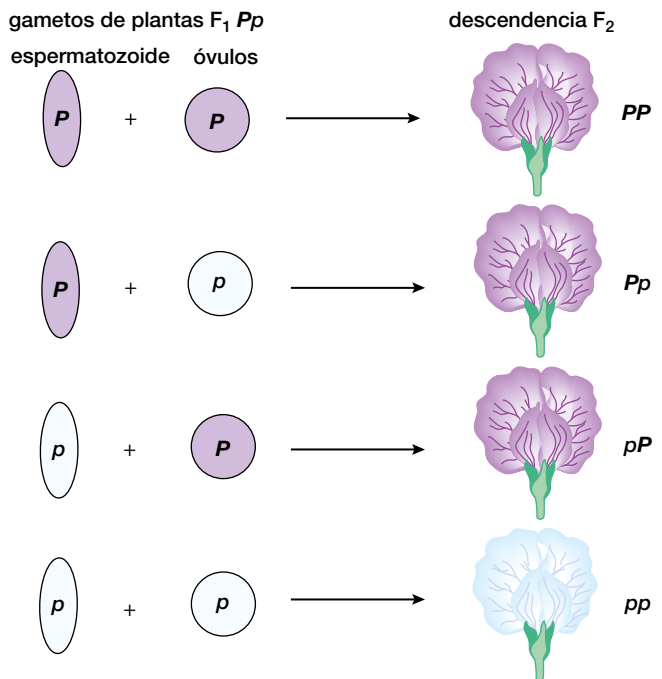
► **FIGURA 11-7 La segregación de alelos y la fusión de gametos predicen la distribución de alelos y rasgos en la herencia del color de flor en los guisantes** (a) La generación parental: todos los gametos de los progenitores homocigotos *PP* contienen el alelo *P*; todos los gametos de los progenitores homocigotos *pp* contienen el alelo *p*. (b) La generación F_1 : fusión de gametos que contienen el alelo *P* con gametos que contienen el alelo *p* produce sólo descendencia *Pp*. (Observa que *Pp* es el mismo genotipo que *pP*.) (c) La generación F_2 : la mitad de los gametos de los progenitores heterocigotos *Pp* contiene el alelo *P* y la mitad contiene el alelo *p*. La fusión de estos gametos produce descendencia *PP*, *Pp* y *pp*.



(a) Gametos producidos por progenitores homocigotos



(b) Fusión de gametos produce descendencia F_1



(c) Fusión de gametos de la generación F_1 produce descendencia F_2

el fenotipo de flores moradas. Por tanto, la generación F_2 de los guisantes de Mendel consistió de tres genotipos (un cuarto PP , un medio Pp y un cuarto pp), pero sólo dos fenotipos (tres cuartos morado y un cuarto blanco).

La “contabilidad genética” puede predecir los genotipos y fenotipos de la descendencia

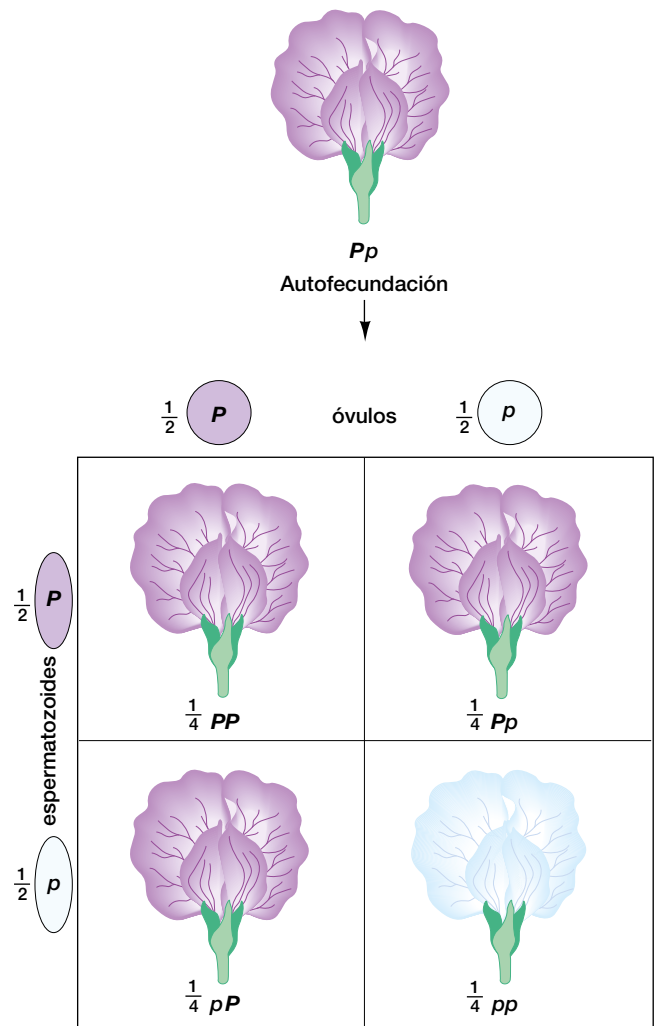
El **método del cuadrado de Punnett**, llamado así en honor de R. C. Punnett, un famoso genetista de comienzos del siglo XX, es una forma conveniente para predecir los genotipos y fenotipos de la descendencia. La **FIGURA 11-8a** muestra cómo usar un cuadrado de Punnett para determinar las proporciones esperadas de la descendencia que surgen a partir de la cruce de dos organismos que son heterocigotos para un solo rasgo. La **FIGURA 11-8b** muestra cómo calcular las proporciones de la descendencia usando las probabilidades de que cada tipo de espermatozoide fecundará cada tipo de óvulo.

► **FIGURA 11-8 Determinación del resultado de la cruce de un solo rasgo** (a) El cuadrado de Punnett te permite predecir tanto los genotipos como los fenotipos de cruces específicas; aquí se le utilizará para una cruce entre plantas de guisante que son heterocigotas para un solo rasgo: el color de la flor.

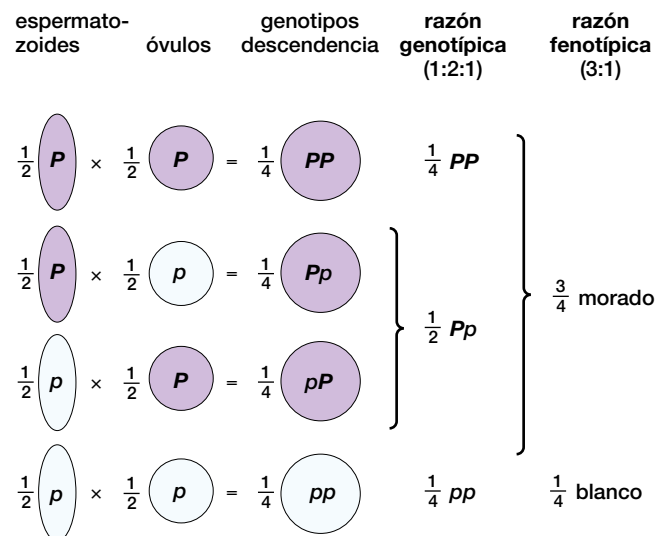
1. Asigna letras a los diferentes alelos; usa mayúsculas para alelos dominantes y minúsculas para alelos recesivos.
2. Determina todos los tipos de gametos genéticamente diferentes que pueden producirse por los progenitores masculino y femenino.
3. Dibuja el cuadrado de Punnett, con las columnas etiquetadas con todos los posibles genotipos de los óvulos y las filas etiquetadas con todos los posibles genotipos de los espermatozoides. (También se muestran las fracciones de cada genotipo.)
4. Escribe el genotipo del descendiente en cada recuadro al combinar el genotipo del espermatozoide en su fila con el genotipo del óvulo en su columna. (Multiplica la fracción de espermatozoide de cada tipo en los encabezados de fila por la fracción de óvulos de cada tipo en los encabezados de columna.)
5. Cuenta el número de descendientes con cada genotipo. Observa que Pp es el mismo genotipo que pP .
6. Convierte el número de descendientes de cada genotipo a una fracción del número total de descendientes. En este ejemplo, de cuatro fecundaciones, se predice que sólo una produce el genotipo pp , de modo que se predice que un cuarto del número total de descendientes producidos por esta cruce es blanco. Para determinar las fracciones fenotípicas, suma las fracciones de genotipos que producirían un fenotipo dado. Por ejemplo, las flores moradas se producen por $\frac{1}{4} PP + \frac{1}{4} Pp + \frac{1}{4} pP$, para un total de tres cuartos de la descendencia.

(b) También se pueden usar probabilidades para predecir el resultado de la cruce de un solo rasgo. Determina las fracciones de óvulos y espermatozoides de cada genotipo y multiplica estas fracciones para calcular la fracción de descendientes de cada genotipo. Cuando dos genotipos producen el mismo genotipo (por ejemplo, Pp y pP), suma las fracciones de cada genotipo para determinar la fracción fenotípica.

PENSAMIENTO CRÍTICO Si cruzaras una planta heterocigota Pp con una planta homocigota recesiva pp , ¿cuál sería la razón esperada de descendientes? ¿Cómo difiere esto de la descendencia de una cruce $PP \times pp$? Intenta resolver esto antes de seguir leyendo el texto.



(a) Cuadrado de Punnett de la cruce de un solo rasgo



(b) Uso de probabilidades para determinar la descendencia de la cruce de un solo rasgo

Mientras uses estas técnicas de contabilidad genética, ten en mente que, en un experimento real, la descendencia real no ocurrirá exactamente en las proporciones predichas. ¿Por qué? Considera un ejemplo familiar. Cada vez que se concibe un bebé, tiene igual posibilidad de ser un niño o una niña. Sin embargo, muchas familias con dos hijos no tienen una niña y un niño. La razón 1:1 de niñas a niños ocurre sólo si promedias los sexos de los hijos en muchas familias.

La hipótesis de Mendel puede usarse para predecir el resultado de nuevos tipos de cruza de un solo rasgo

Probablemente has reconocido que Mendel usó el método científico: hizo una observación y la usó para formular una hipótesis. Pero, ¿la hipótesis de Mendel predice con precisión los resultados de más experimentos? Con base en la hipótesis de que las plantas heterocigotas F_1 tienen un alelo para flores moradas y uno para blancas (esto es, tienen el genotipo Pp), Mendel predijo el resultado de la fertilización cruzada de plantas Pp con plantas homocigotas

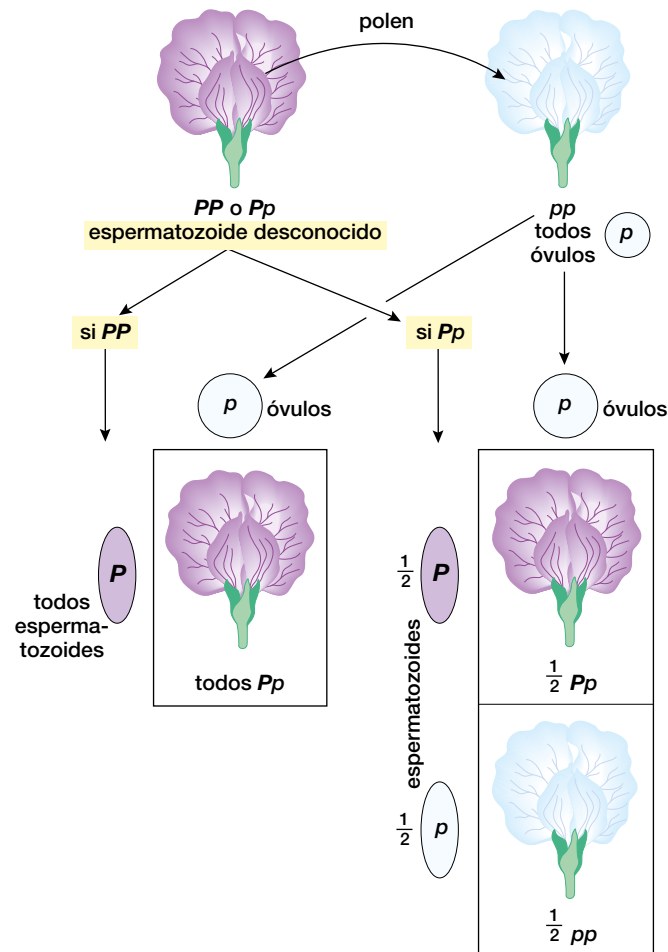
recesivas blancas (pp): debería haber igual número de descendientes PP (morada) y pp (blanca). De hecho esto es lo que descubrió.

Este tipo de experimento tiene usos prácticos para los criadores de plantas y animales domésticos, quienes quieren saber si un organismo con un rasgo deseable dominante transmitirá dicho rasgo a todos sus descendientes o sólo a algunos de ellos. La fertilización cruzada de un organismo con un fenotipo dominante (en este caso, una flor morada) pero genotipo desconocido, con un organismo homocigoto recesivo (una flor blanca) se conoce como **cruza de prueba**, porque pone a prueba si el organismo con el fenotipo dominante es homocigoto o heterocigoto (FIG. 11-9). Cuando se cruza con un homocigoto recesivo (pp), un homocigoto dominante (PP) produce descendencia total fenotípicamente dominante, mientras que un heterocigoto dominante (Pp) produce descendencia con fenotipos tanto dominantes como recesivos en una razón 1:1.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir el patrón de herencia de un rasgo controlado por un solo gen con dos alelos, uno dominante y uno recesivo?
- distinguir entre genotipo y fenotipo?
- calcular las proporciones de la descendencia con cada genotipo y fenotipo que se produciría al aparear progenitores con varias combinaciones de los dos alelos?



▲ **FIGURA 11-9 Cuadrado de Punnett de una cruce de prueba** Un organismo con un fenotipo dominante puede ser un homocigoto o heterocigoto. La cruce de tal organismo con un organismo homocigoto recesivo puede determinar si el organismo dominante es homocigoto (izquierda) o heterocigoto (derecha).

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Muerte súbita en la cancha

Muchos rasgos, en seres humanos y otros organismos, se heredan en una forma mendeliana simple. El síndrome de Marfan, por ejemplo, se hereda como un rasgo dominante, lo que significa que un solo alelo de fibrilina defectuosa es suficiente para causar el trastorno. Flo Hyman heredó su alelo defectuoso de su padre. ¿Todos los rasgos genéticamente determinados se heredan de acuerdo con los patrones directos estudiados por Gregor Mendel? En la Sección 11.5 regresarás a esta pregunta.

11.4 ¿CÓMO SE HEREDAN LOS RASGOS MÚLTIPLES?

Mendel se dirigió a continuación a la herencia de rasgos múltiples (FIG. 11-10). Realizó fertilización cruzada con plantas que diferían en dos rasgos, por ejemplo, color de semilla (amarillo o verde) y forma de semilla (lisa o rugosa). A partir de cruza tempranas de plantas con estos rasgos, Mendel ya sabía que el alelo liso del gen de forma de semilla (S) es dominante al alelo rugoso (s) y que el alelo amarillo del gen de color de semilla (Y) es dominante al alelo verde (y). Cruzó una planta de línea pura que producía semillas amarillas lisas ($SSYY$) con una planta de línea pura que producía semillas verdes rugosas ($ssyy$). La planta $SSYY$ sólo puede producir gametos SY , y la planta $ssyy$ produce solamente

Rasgo	Forma dominante	Forma recesiva
Forma de semilla	lisa 	rugosa 
Color de semilla	amarilla 	verde 
Forma de vaina	inflada 	ajustada 
Color de vaina	verde 	amarilla 
Color de flor	morada 	blanca 
Ubicación de flor	en uniones de hoja 	en puntas de ramas 
Tamaño de planta	alta (1.80 m) 	enana (entre 20 cm y 40 cm) 

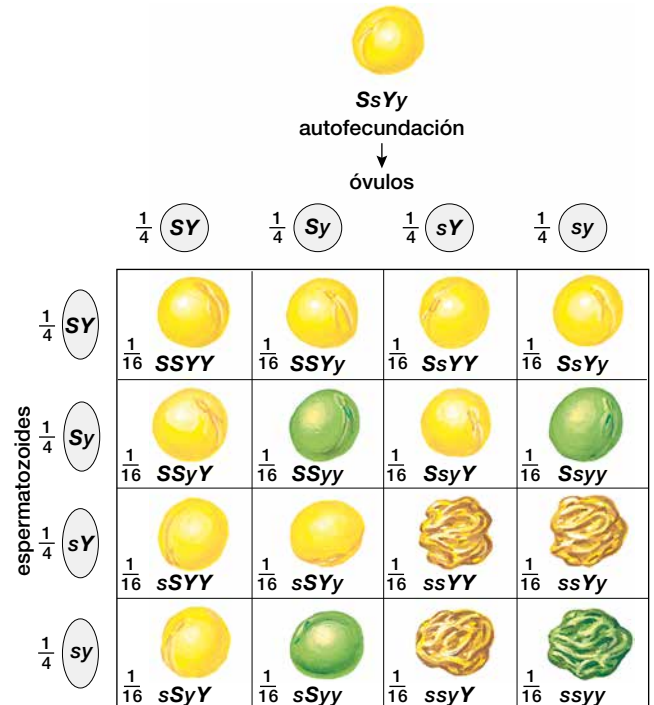
▲ **FIGURA 11-10** Rasgos de plantas de guisante estudiadas por Gregor Mendel

gametos sy . Por tanto, toda la descendencia F_1 era heterocigota: genotípicamente $SsYy$ con el fenotipo de semillas lisas amarillas.

Mendel permitió que estas plantas heterocigotas F_1 se autofecundaran. La generación F_2 constó de 315 plantas con semillas lisas amarillas; 101 con semillas rugosas amarillas; 108 con semillas lisas verdes, y 32 con semillas rugosas verdes: una razón de aproximadamente 9:3:3:1. La descendencia que se produjo a partir de otras cruza de plantas que eran heterocigotas para dos rasgos también tuvo razones fenotípicas de alrededor de 9:3:3:1.

Mendel hipotetizó que los rasgos se heredan de manera independiente

Mendel se dio cuenta de que estos resultados podrían explicarse si los genes para el color y la forma de las semillas se heredaran de manera independiente uno de otro y no influyeran mutuamente durante la formación de gametos. Si esta hipótesis es correcta, entonces, para cada rasgo, tres cuartos de la descendencia deberían mostrar el fenotipo dominante y un cuarto, el fenotipo recesivo. Este resultado es justo lo que Mendel observó. Descubrió 423 plantas con semillas lisas (de cualquier color) y 133 con semillas rugosas (de cualquier color), una razón de más o menos 3:1; 416 plantas produjeron semillas amarillas (de cualquier forma) y 140 produjeron semillas verdes (de cualquier forma), también una razón de alrededor de 3:1. La **FIGURA 11-11** muestra cómo puede usarse un cuadrado de Punnett o cálculo de probabilidades para estimar las proporciones de genotipos y fenotipos de la



(a) Cuadrado de Punnett de una cruce de dos rasgos

forma de semilla	color de semilla	razón fenotípica (9:3:3:1)
$\frac{3}{4}$ lisa	$\times \frac{3}{4}$ amarilla	$= \frac{9}{16}$ lisa amarilla
$\frac{3}{4}$ lisa	$\times \frac{1}{4}$ verde	$= \frac{3}{16}$ lisa verde
$\frac{1}{4}$ rugosa	$\times \frac{3}{4}$ amarilla	$= \frac{3}{16}$ rugosa amarilla
$\frac{1}{4}$ rugosa	$\times \frac{1}{4}$ verde	$= \frac{1}{16}$ rugosa verde

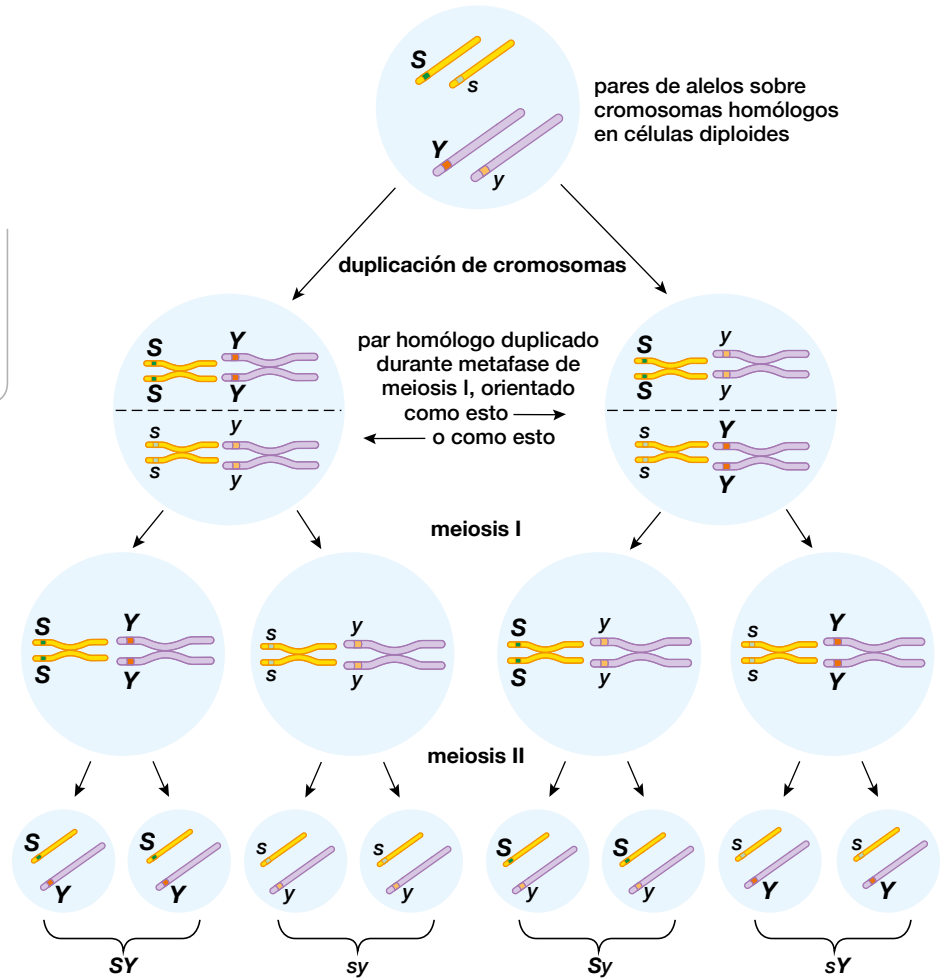
(b) Uso de probabilidades para determinar la descendencia de una cruce de dos rasgos

▲ **FIGURA 11-11** Predicción de genotipos y fenotipos para una cruce entre progenitores que son heterocigotos para dos rasgos En semillas de guisantes, el color amarillo (Y) es dominante sobre el verde (y), y la forma lisa (S) es dominante sobre rugosa (s). (a) En esta cruce, un individuo heterocigoto para ambos rasgos ($SsYy$) se autofecunda. En una cruce que involucre dos genes independientes, habrá igual número de gametos con todas las posibles combinaciones de alelos de los dos genes: SY , Sy , sY y sy . Coloca estas combinaciones de gametos como las etiquetas para las filas y columnas en el cuadrado de Punnett y luego calcula la descendencia como se explicó en la Figura 11-8. Observa cómo el cuadrado de Punnett predice tanto las frecuencias de las combinaciones de rasgos ($\frac{9}{16}$ lisa, amarilla; $\frac{3}{16}$ lisa, verde; $\frac{3}{16}$ rugosa, amarilla, y $\frac{1}{16}$ rugosa, verde) como las frecuencias de rasgos individuales ($\frac{3}{4}$ amarillo, $\frac{1}{4}$ verde, $\frac{3}{4}$ lisa y $\frac{1}{4}$ rugosa). (b) La probabilidad de dos eventos independientes es el producto (multiplicación) de sus probabilidades individuales. Por ejemplo, para encontrar la probabilidad de lanzar dos monedas y obtener dos caras, multiplica las probabilidades de que en cada moneda aparezca cara ($\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$). La forma de la semilla es independiente de su color. Por tanto, multiplicar las probabilidades individuales de los genotipos o fenotipos para cada rasgo produce las frecuencias predichas para los genotipos o fenotipos combinados de la descendencia. Estas frecuencias son idénticas a las generadas por el cuadrado de Punnett.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿El genotipo de una planta que porta semillas lisas amarillas puede revelarse mediante una cruce de prueba con una planta que porte semillas rugosas verdes?

► **FIGURA 11-12 Distribución independiente de alelos** El movimiento de cromosomas durante la meiosis produce distribución independiente de alelos, que aquí se muestra para dos genes. Cada combinación de alelos tiene igual probabilidad de ocurrencia, lo que produce gametos en las proporciones predichas $\frac{1}{4}$ SY, $\frac{1}{4}$ sy, $\frac{1}{4}$ Sy y $\frac{1}{4}$ sY.

PENSAMIENTO CRÍTICO Si los genes para color de semilla y forma de semilla estuvieran en el mismo cromosoma en lugar de sobre diferentes cromosomas, ¿sus alelos se distribuirían de manera independiente? ¿Por qué sí o por qué no?



la distribución independiente produce cuatro combinaciones alélicas igualmente probables durante la meiosis

descendencia de una cruce entre organismos que son heterocigotos para dos rasgos.

La herencia independiente de dos o más rasgos se llama **ley de distribución independiente**. Rasgos múltiples se heredan de manera independiente si los alelos del gen que controla algún rasgo dado se distribuyen hacia gametos independientemente de los alelos para los genes que controlan todos los demás rasgos. La distribución independiente ocurrirá cuando los rasgos a estudiar están controlados por genes en diferentes pares de cromosomas homólogos. ¿Por qué? Durante la meiosis, cromosomas homólogos pareados se alinean en la metafase I. Cuál homólogo da frente a cuál polo de la célula es aleatorio, y la orientación de un par homólogo no influye en los otros pares (véase el Capítulo 10). En consecuencia, cuando los homólogos se separan durante la anafase I, cuál homólogo del par 1 se mueve al “norte” no afecta cuál homólogo del par 2 se mueve al “norte”, y así por el estilo. El resultado es que los alelos de genes en diferentes cromosomas se distribuyen independientemente de los demás (FIG. 11-12).

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir el patrón de herencia simultánea de dos rasgos, si cada uno de los rasgos está controlado por un gen separado sólo con dos alelos, uno dominante y uno recesivo?
- explicar la ley de distribución independiente?
- calcular las frecuencias de los genotipos y fenotipos de la descendencia que se produciría mediante el apareamiento de organismos con varias combinaciones de los dos alelos de cada gen, si supones distribución independiente de los dos genes?

11.5 ¿LAS REGLAS MENDELIANAS DE LA HERENCIA SE APLICAN A TODOS LOS RASGOS?

En la discusión hasta el momento, se ha supuesto que cada rasgo está completamente controlado por un solo gen, que sólo existen dos posibles alelos de cada gen y que un alelo es del todo dominante sobre el otro. Sin embargo, la mayoría de los rasgos están influidos en formas más variadas y sutiles.

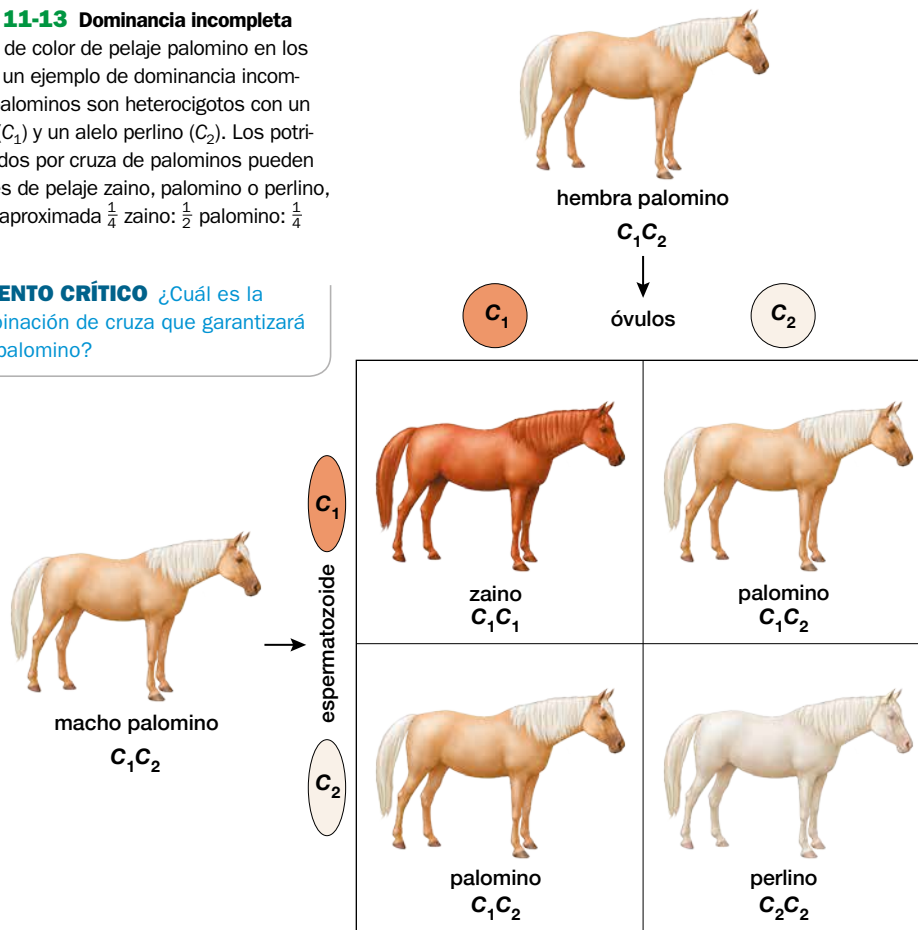
En la dominancia incompleta, el fenotipo de los heterocigotos es intermedio entre los fenotipos de los homocigotos

Cuando un alelo es completamente dominante sobre un segundo alelo, los heterocigotos con un alelo dominante tienen el mismo fenotipo que los homocigotos con dos alelos dominantes (véanse las Figuras 11-8 y 11-9). Sin embargo, en algunos casos el fenotipo heterocigoto es intermedio entre los dos fenotipos homocigotos, un patrón de herencia llamado **dominancia incompleta**. Por ejemplo, el palomino dorado se considera como uno de

FIGURA 11-13 Dominancia incompleta

La herencia de color de pelaje palomino en los caballos es un ejemplo de dominancia incompleta. Los palominos son heterocigotos con un alelo zaino (C_1) y un alelo perlino (C_2). Los potrillos producidos por cruce de palominos pueden tener colores de pelaje zaino, palomino o perlino, en la razón aproximada $\frac{1}{4}$ zaino: $\frac{1}{2}$ palomino: $\frac{1}{4}$ perlino.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cuál es la única combinación de cruce que garantizará un potrito palomino?



los caballos más hermosamente coloreado. Los palominos son heterocigotos para dos alelos con dominancia incompleta que en este texto se llamarán zaino (C_1) y perlino (C_2). Los caballos con pelajes castaño rojizo-marrón son homocigotos para el alelo C_1 , y los perlinos, con pelajes cremoso pálido, son homocigotos para el alelo C_2 . Puesto que los palominos son heterocigotos (C_1C_2), no son raza pura; una cruce entre palominos puede producir potrillos zainos, palominos o perlinos, con probabilidades de un cuarto zaino (C_1C_1), un medio palomino (C_1C_2) y un cuarto perlino (C_2C_2 ; FIG. 11-13).

Un solo gen puede tener alelos múltiples

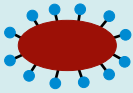
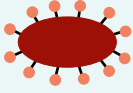
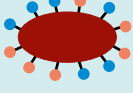
Recuerda que los alelos se originan como mutaciones, que entonces pueden heredarse de generación en generación. A lo largo de miles de generaciones y millones de organismos de una especie dada, muchas mutaciones diferentes pueden ocurrir en el mismo gen, lo que resulta en múltiples alelos del gen. Aunque un organismo individual puede tener cuando mucho dos alelos diferentes de un gen (uno en cada uno de dos cromosomas homólogos), si se examinan los genes de todos los miembros de una especie, se pueden encontrar docenas, incluso cientos, de diferentes alelos para algunos genes. Desde luego, cuál de estos alelos hereda un descendiente depende de cuáles alelos estén presentes en sus progenitores.

Los tipos de sangre humana son un ejemplo familiar de alelos múltiples de un solo gen. Los tipos sanguíneos A, B, AB y O surgen como resultado de tres alelos diferentes de un gen (que se designarán A, B y o). Este gen codifica una enzima que agrega moléculas de azúcar a los extremos de glicoproteínas que se extienden desde las superficies de los eritrocitos. Los alelos A y B codifican enzimas que agregan diferentes azúcares a las glicoproteínas (las moléculas resultantes se llamarán glicoproteínas tipo A y tipo B, respectivamente). El alelo o codifica una enzima no funcional que no agrega moléculas de azúcar.

Una persona puede tener uno de seis genotipos: AA, BB, AB, Ao, Bo u oo. Los alelos A y B son dominantes sobre o. Por tanto, las personas con genotipos AA o Ao elaboran sólo glicoproteínas tipo A y tienen sangre tipo A. Quienes tienen genotipos BB o Bo sintetizan sólo glicoproteínas

tipo B y tienen tipo de sangre B. Los individuos oo homocigotos recesivos carecen de ambos tipos de glicoproteínas y tienen sangre tipo O. En las personas con sangre tipo AB están presentes ambas enzimas, de modo que sus eritrocitos tienen glicoproteínas A y B. Cuando un heterocigoto expresa los fenotipos de dos de los homocigotos (en este caso, glicoproteínas A y B), el patrón de herencia se llama **codominancia**, y se dice que los alelos son mutuamente codominantes.

El hecho de que las personas tengan diferentes tipos de sangre afecta la seguridad de las transfusiones sanguíneas. El sistema inmunitario humano produce proteínas llamadas anticuerpos, que se enlazan a moléculas complejas que no se producen en el propio cuerpo de una persona (si se enlazaran a moléculas “propias”, tu sistema inmunitario destruiría las células de tu cuerpo). En su papel usual de defensa contra las enfermedades, los anticuerpos se enlazan a moléculas sobre la superficie de bacterias o virus invasores y ayudan a destruirlos. Sin embargo, ciertos anticuerpos complican las transfusiones sanguíneas. Estos anticuerpos se enlazarán a glicoproteínas “extranjeras” sobre los eritrocitos; esto es: glicoproteínas que portan azúcares que son diferentes de los azúcares en los eritrocitos propios de una persona. Si a las personas se les dan transfusiones del tipo de sangre equivocado, sus anticuerpos se enlazan a las glicoproteínas extranjeras, lo que hace que los eritrocitos en la sangre transfundida se agrupen y rompan. Los cúmulos y fragmentos resultantes

TABLA 11-1 Características de grupos sanguíneos humanos						
Tipo de sangre	Genotipo	Eritrocitos	Tiene anticuerpos plasmáticos para:	Puede recibir sangre de:	Puede donar sangre a:	Frecuencia en EUA
A	AA o Ao	 Glicoproteína A	Glicoproteína B	A u O (no sangre con glicoproteína B)	A o AB	42%
B	BB o Bo	 Glicoproteína B	Glicoproteína A	B u O (no sangre con glicoproteína A)	B o AB	10%
AB	AB	 Glicoproteínas A y B	Ninguna glicoproteína	AB, A, B, O (receptor universal)	AB	4%
O	oo	 Ninguna glicoproteína A o B	Ambas glicoproteínas	O (no sangre con glicoproteínas A o B)	O, AB, A, B (donador universal)	44%

pueden taponar pequeños vasos sanguíneos y dañar órganos vitales como cerebro, corazón, pulmones o riñones. Por tanto, el tipo de sangre debe coincidir cuidadosamente antes de una transfusión sanguínea.

La **TABLA 11-1** resume los tipos de sangre humanos y las transfusiones seguras. Obviamente, una persona puede donar sangre a cualquiera con el mismo tipo de sangre. Además, la sangre tipo O, con eritrocitos que carecen de azúcares, puede transfundirse con seguridad a todos los otros tipos sanguíneos, porque los eritrocitos tipo O no son atacados por los anticuerpos que se encuentran en la sangre A, B o AB. (Los anticuerpos en la sangre del donador se diluyen demasiado por el volumen mucho mayor de la sangre del receptor como para causar problemas.) Las personas con sangre tipo O se llaman “donadores universales”. Pero la sangre tipo O contiene anticuerpos para las glicoproteínas A y B, de modo que los individuos tipo O pueden recibir transfusiones sólo de sangre tipo O. La sangre tipo AB no contiene anticuerpos contra algún tipo de eritrocito, de modo que una persona con sangre tipo AB puede recibir sangre de personas con cualquier otro tipo de sangre; por ende, se les llama “receptores universales”.

Los genes individuales por lo general tienen efectos múltiples sobre el fenotipo

Los genes individuales con frecuencia tienen efectos fenotípicos múltiples, un fenómeno llamado **pleiotropía**. Por ejemplo, una mutación en un solo gen en un ratón de laboratorio produjo un ratón desnudo (**FIG. 11-14**). Los investigadores rápidamente descubrieron que los ratones desnudos no sólo no tienen pelo, sino que también carecen de timo y virtualmente no tienen respuesta inmunitaria, y las hembras no desarrollan glándulas mamarias funcionales, de modo que no pueden nutrir a sus crías.



▲ **FIGURA 11-14** Ratones desnudos

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Muerte súbita en la cancha

En el síndrome de Marfan, un solo alelo de fibrina defectuoso produce el aumento de estatura, extremidades largas, manos y pies grandes, paredes débiles en la aorta, y con frecuencia cristalino dislocado en uno o ambos ojos, un sorprendente ejemplo de **pleiotropía** en seres humanos. Sin embargo, los tipos y severidad de los síntomas varían, incluso entre miembros de la familia que portan el mismo alelo defectuoso de fibrilina. Esta variabilidad sugiere que factores ambientales o las acciones de otros genes pueden afectar el fenotipo de Marfan. ¿La mayoría de los rasgos son influidos por el ambiente y por los alelos de otros genes que hereda un individuo?



▲ **FIGURA 11-15 Color de piel en los seres humanos** La herencia poligénica y cantidades variables de bronceado producen una gradación continua de colores de piel.

Muchos rasgos están influenciados por varios genes

Probablemente en tu clase haya personas de varias estaturas, colores de piel y constituciones corporales, variaciones que no pueden dividirse en fenotipos definidos conveniente y fácilmente. Los rasgos como éstos están influenciados por interacciones entre dos o más genes, un proceso llamado **herencia poligénica**. Como podrás imaginar, mientras más genes contribuyan a un solo rasgo, mayor será el número de posibles fenotipos y más finas las gradaciones entre ellos.

Por ejemplo, el color de piel humana es afectado por al menos diez genes diferentes (**FIG. 11-15**). Algunos genes tienen efectos extremadamente grandes: las personas que son homocigotas para un alelo recesivo de un gen particular carecen de pigmentación en piel, ojos y cabello (véase la Sección 11.8). Otros genes tienen efectos pequeños, con varios alelos que producen piel ligeramente más oscura o más clara. Al menos 400 genes contribuyen a la estatura humana; no es de sorprender que la variación en estatura sea continua, sin incrementos discretos.

El ambiente influye la expresión de los genes

Un organismo no sólo es la suma de sus genes. Además de su genotipo, el ambiente donde vive un organismo también influye profundamente su fenotipo. El color de piel de los gatos siameses ilustra con claridad los efectos ambientales sobre la acción génica. Todos los gatos siameses nacen con pelaje claro, pero en las primeras semanas, orejas, nariz, garras y cola se vuelven oscuros (**FIG. 11-16**). Uno de los genes de los gatos siameses codifica una

¿TE HAS PREGUNTADO...

Los perros evolucionaron de los lobos. Aunque todos los lobos tienen aproximadamente el

mismo tamaño, los perros varían en tamaño más que cualquier otro mamífero, desde el enorme gran danés y el lobo irlandés, hasta las minúsculas razas *toy*, como el chihuahua y los pomerania. Los investigadores han identificado seis genes que explican la mayoría de la diferencia en tamaño entre las razas. Las razas pequeñas por lo general son homocigotas para alelos “pequeños” de la mayoría de estos genes. Todos los lobos conocidos, junto con la mayoría de los perros grandes como el danés y los lobos, son homocigotos para los alelos “grandes” de los seis. Los perros de talla media tienden a ser heterocigotos para más o menos la mitad de los genes. Estos patrones sugieren que la herencia poligénica con dominancia incompleta entre dos o más alelos de cada gen controla el tamaño en los perros. ¿Por qué sólo los perros, y no los lobos, tienen alelos pequeños? Los alelos pequeños pudieron surgir como mutaciones en perros o lobos. Sin embargo, una vez ocurridas las mutaciones, las personas quienes prefirieron perros pequeños cruzaron selectivamente perros pequeños entre sí, con frecuencia conservando los más pequeños de cada camada, y por tanto sin darse cuenta seleccionaron los alelos pequeños para estos genes. La protección humana evitó que la selección natural descartara los alelos pequeños. En contraste, los alelos pequeños que pudieron surgir en los lobos se eliminaron rápidamente mediante selección natural, ¡sólo imagina el destino de un lobo del tamaño de un chihuahua en la vida silvestre!

por qué los perros varían tanto en tamaño?

◀ **FIGURA 11-16 Influencia ambiental sobre el fenotipo** La distribución del pelaje oscuro en el gato siamés es una interacción entre genotipo y ambiente, lo que produce un fenotipo particular. Los gatitos siameses recién nacidos tienen pelaje claro en todo su cuerpo. En un siamés adulto, el alelo para pelaje oscuro sólo se expresa en las áreas más frías (nariz, orejas, garras y cola).



enzima que produce pelaje oscuro. Esta enzima se sintetiza en células de pigmento en todo el cuerpo del gato. Siendo así, ¿por qué los gatos siameses no son completamente negros? Porque la enzima que produce pigmento oscuro es inactiva a temperaturas por arriba de más o menos 34 °C. Mientras están dentro del útero de su madre, los gatitos nonatos están calientes, de modo que los gatitos siameses recién nacidos tienen pelaje claro en todo su cuerpo. Después de nacer, las orejas, nariz, garras y cola se vuelven más frías que el resto del cuerpo, de modo que en dichas áreas se produce pigmento oscuro.

La mayoría de las influencias ambientales son más complicadas y sutiles que ésta. Por ejemplo, la exposición a la luz solar afecta de manera significativa el color de piel. Cuando se combina con compleja herencia poligénica, el resultado es una variación casi continua en el fenotipo (véase la Fig. 11-15). La estatura de los seres humanos está muy influida por la nutrición, que no sólo contribuye a un fenotipo continuamente variable, sino también ha hecho que las estaturas promedio cambien de manera importante con el tiempo: en muchos países, la estatura promedio aumentó en alrededor de 10 cm durante los últimos 150 años, ya que el mejoramiento en la nutrición permitió que más personas alcanzaran su potencial genético pleno.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los patrones de herencia de rasgos que muestren dominancia incompleta, codominancia y alelos múltiples?
- explicar cómo la herencia poligénica y las influencias ambientales se combinan para producir variación casi continua en muchos fenotipos?

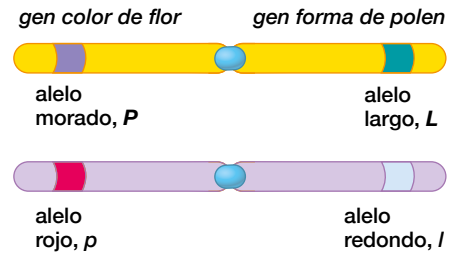
11.6 ¿CÓMO SE HEREDAN LOS GENES UBICADOS EN EL MISMO CROMOSOMA?

Todo cromosoma contiene muchos genes, hasta varios miles en un cromosoma en realidad grande. Este hecho tiene importantes implicaciones para la herencia.

Los genes en el mismo cromosoma tienden a heredarse juntos

Los cromosomas, no los genes individuales, se distribuyen de manera independiente durante la meiosis I. Por tanto, los genes ubicados en *diferentes cromosomas* se distribuyen independientemente en gametos. En contraste, los genes en el *mismo cromosoma* tienden a heredarse juntos, un fenómeno llamado **ligamiento genético**. Uno de los primeros pares de genes ligados en ser descubierto se encontró en el guisante dulce, una especie diferente del guisante comestible de Mendel. En los guisantes dulces, el gen para color de flor (morada frente a roja) y el gen para forma de grano de polen (redondo frente a largo) se portan en el mismo cromosoma (**FIG. 11-17**). Por ende, los alelos para dichos genes por lo general se distribuyen juntos en los gametos durante la meiosis y se heredan juntos.

Considera una planta heterocigota de guisante dulce con flores moradas y polen largo. Supón que el alelo dominante morado del gen de color de flor y el alelo dominante largo del gen forma de polen se ubican en un cromosoma homólogo



▲ **FIGURA 11-17 Genes unidos en cromosomas homólogos en el guisante dulce** Los genes para el color de la flor y la forma del polen están en el mismo cromosoma, por lo que tienden a heredarse juntos.

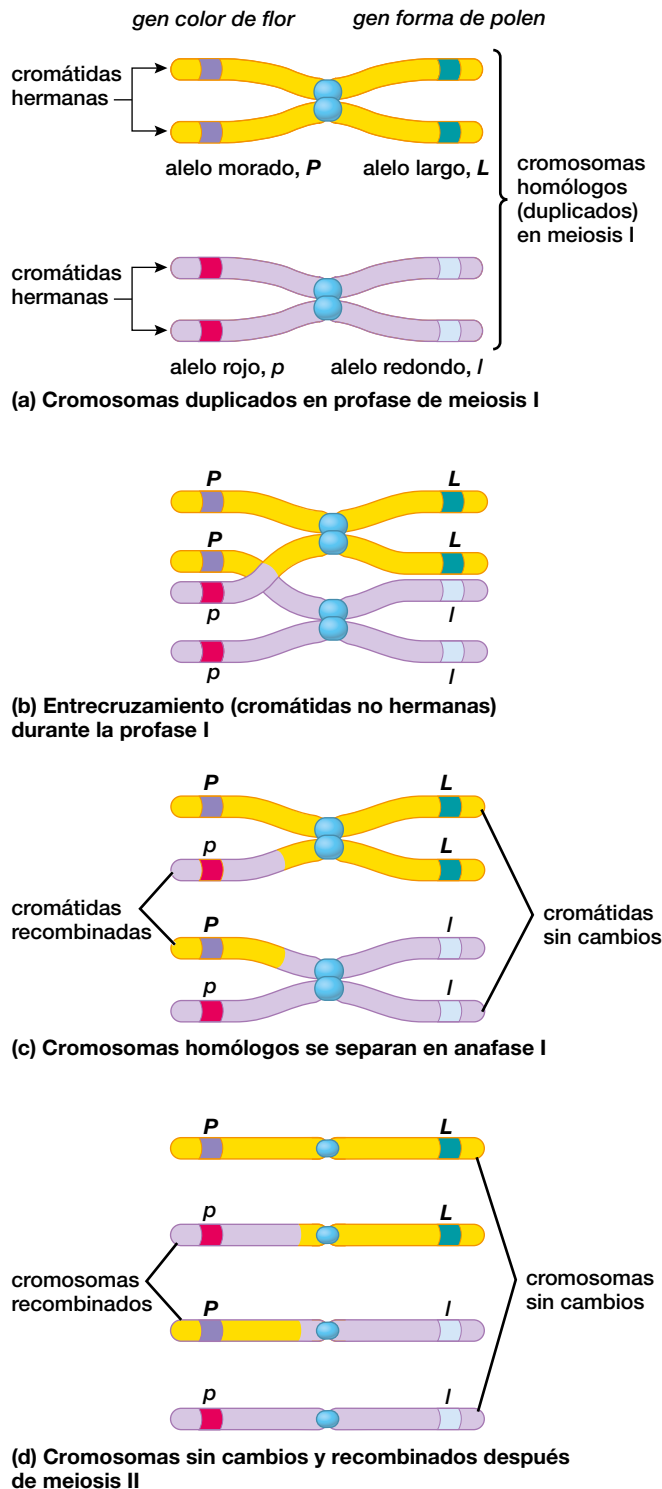
(Fig. 11-17, arriba) y que el alelo rojo recesivo del gen de color de flor y el alelo redondo recesivo del gen de forma de polen se ubican en el otro homólogo (Fig. 11-17, abajo). Por tanto, es probable que los gametos producidos por esta planta tengan o alelos morados y largos o rojos y redondos. Este patrón de herencia no se conforma a la ley de distribución independiente porque los alelos para color de flor y forma de polen no se segregan de manera mutuamente independiente, sino que tienden a permanecer unidos durante la meiosis.

El cruzamiento crea nuevas combinaciones de alelos ligados

Sin embargo, genes en el mismo cromosoma no siempre permanecen juntos. Si realizas fertilización cruzada de dos guisantes dulces con los cromosomas mostrados en la Figura 11-17, podrías esperar que toda la descendencia tuviera o flores moradas con granos de polen largos o flores rojas con granos de polen redondos. (Intenta resolver esto con un cuadrado de Punnett.) En realidad, por lo general encontrarías algunos descendientes con flores moradas y polen redondo y algunos con flores rojas y polen largo, como si, en ocasiones, los genes para color de flor y forma de polen no estuvieran ligados. ¿Cómo puede ocurrir esto?

Durante la profase I de la meiosis, en ocasiones cromosomas homólogos intercambian partes, un proceso llamado **cruzamiento** (véase el Capítulo 10, Fig. 10-8). En la mayoría de los cromosomas, durante la división celular meiótica ocurre al menos un intercambio entre cada par homólogo. El intercambio de segmentos correspondientes de ADN durante el cruzamiento produce **recombinación genética**: nuevas combinaciones de alelos de los genes que se ubican en cromosomas homólogos. Entonces, cuando los homólogos se separan en la anafase I, las células hijas haploides recibirán cromosomas con diferentes conjuntos de alelos que los que tienen los cromosomas de la célula progenitora.

Observa los cromosomas del guisante dulce durante la meiosis. En la profase I, los cromosomas homólogos duplicados se aparean (**FIG. 11-18a**). Cada homólogo tendrá una o más regiones donde ocurre el cruzamiento. Imagina que el cruzamiento intercambia los alelos para color de flor entre cromátidas no hermanas de los dos homólogos (**FIG. 11-18b**). En la anafase I, los homólogos separados ahora tendrán cada uno una cromátida que porta un trozo de ADN de una cromátida del otro homólogo (**FIG. 11-18c**). Durante la meiosis II se distribuirán cuatro tipos de cromosomas, uno hacia cada una de las cuatro células hijas: dos cromosomas sin cambios y dos cromosomas recombinados (**FIG. 11-18d**).



▲ **FIGURA 11-18** El entrecruzamiento recombina alelos en cromosomas homólogos (a) Durante la profase de la meiosis I, se aparean cromosomas homólogos duplicados. (b) Cromátidas no hermanas de los dos homólogos intercambian partes mediante cruzamiento. (c) Cuando los cromosomas homólogos se separan durante la anafase de la meiosis I, una cromátida de cada uno de los homólogos ahora contiene un fragmento de ADN de una cromátida del otro homólogo. (d) Después de la meiosis II, dos de las células hijas haploides reciben cromosomas sin cambios, y dos reciben cromosomas recombinados. Los cromosomas recombinados contienen distribuciones alélicas que no ocurren en los cromosomas parentales originales.

Por tanto, se producirán algunos gametos con cada una de las cuatro configuraciones: PL y pl (las mismas configuraciones que los cromosomas parentales originales) y Pl y pL (nuevas configuraciones en los cromosomas recombinados). Si un espermatozoide con un cromosoma Pl fecunda un óvulo con un cromosoma pl , la planta descendiente tendrá flores moradas (Pp) y polen redondo (ll). Si un espermatozoide con un cromosoma pL fecunda un óvulo con un cromosoma pl , entonces la descendencia tendrá flores rojas (pp) y polen largo (Ll).

Mientras más alejados estén los genes en un cromosoma, más probable es que ocurrirá cruzamiento entre ellos. Piensa en un par de cromosomas homólogos como dos cuerdas largas, cada una con una tira roja en un extremo, una tira azul muy cerca de la roja y una tira amarilla en el extremo opuesto. Si lanzas la cuerda sobre el piso de modo que una aterrice encima de la otra, las cuerdas casi siempre se cruzarán entre las tiras azul y amarilla, pero muy rara vez se cruzarán entre las tiras roja y azul. De igual modo, dos genes juntos en un cromosoma están fuertemente ligados y rara vez se separarán mediante un cruzamiento. Sin embargo, si dos genes están muy separados, el cruzamiento entre los genes ocurrirá con tanta frecuencia que parecerán estar distribuidos de manera independiente, como si estuviesen en diferentes cromosomas. Cuando Gregor Mendel descubrió la distribución independiente, no sólo fue astuto y cuidadoso, también fue afortunado. Los siete rasgos que estudió eran controlados por genes que estaban sólo en cuatro cromosomas diferentes. Él observó distribución independiente porque los genes que estaban en los mismos cromosomas estaban separados.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

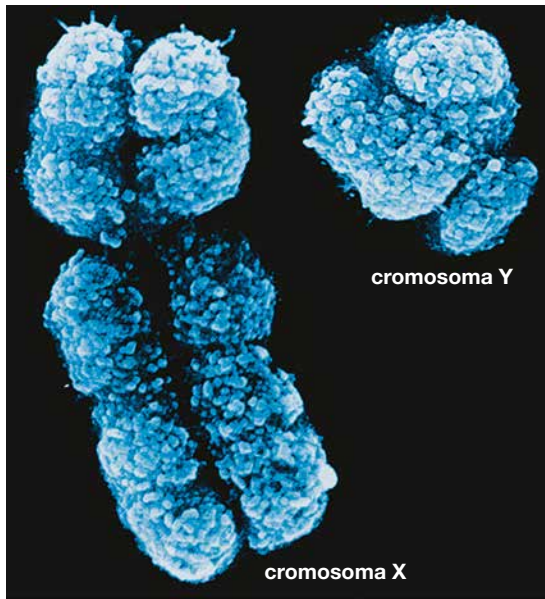
- describir cómo difieren los patrones de herencia entre rasgos controlados por genes en un solo cromosoma y rasgos controlados por genes en diferentes cromosomas?

11.7 ¿CÓMO SE HEREDAN EL SEXO Y LOS RASGOS LIGADOS AL SEXO?

En muchos animales, el sexo de un individuo está determinado por sus **cromosomas sexuales**. En los mamíferos, las hembras tienen dos cromosomas sexuales idénticos, llamados **cromosomas X**, mientras que los machos tienen un cromosoma X y un **cromosoma Y** (FIG. 11-19). A pesar de sus enormes diferencias en tamaño y composición genética, los cromosomas X y Y actúan como homólogos: se aparean durante la profase de la meiosis I y se separan durante la anafase I. Los otros cromosomas, que ocurren en pares homólogos con apariencia idéntica en machos y hembras, se llaman **autosomas**.

En los mamíferos, el sexo de un descendiente está determinado por el cromosoma sexual en el espermatozoide

Durante la formación de espermatozoides, los cromosomas sexuales se segregan, y cada espermatozoide recibe o un cromosoma X o uno Y (más un miembro de cada par de autosomas). Los cromosomas sexuales también se segregan durante la formación de óvulos, pero, dado que las hembras tienen dos cromosomas X,

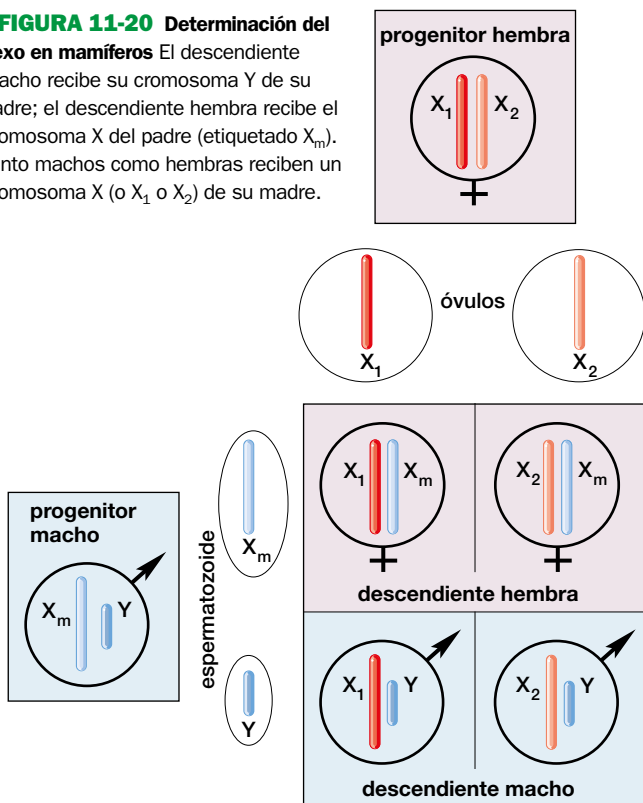


▲ **FIGURA 11-19 Cromosomas sexuales humanos** El cromosoma Y (derecha), que porta relativamente pocos genes, es mucho más pequeño que el cromosoma X (izquierda).

Imagen cortesía de Indigo® Instruments: <http://www.indigo.com>.

todo óvulo recibe un cromosoma X (y un miembro de cada par de autosomas). Por tanto, un descendiente macho se produce si un óvulo es fecundado por un espermatozoide que lleva Y, y un

► **FIGURA 11-20 Determinación del sexo en mamíferos** El descendiente macho recibe su cromosoma Y de su padre; el descendiente hembra recibe el cromosoma X del padre (etiquetado X_m). Tanto machos como hembras reciben un cromosoma X (o X_1 o X_2) de su madre.



descendiente hembra se produce si un óvulo es fecundado por un espermatozoide que lleva X (**FIG. 11-20**).

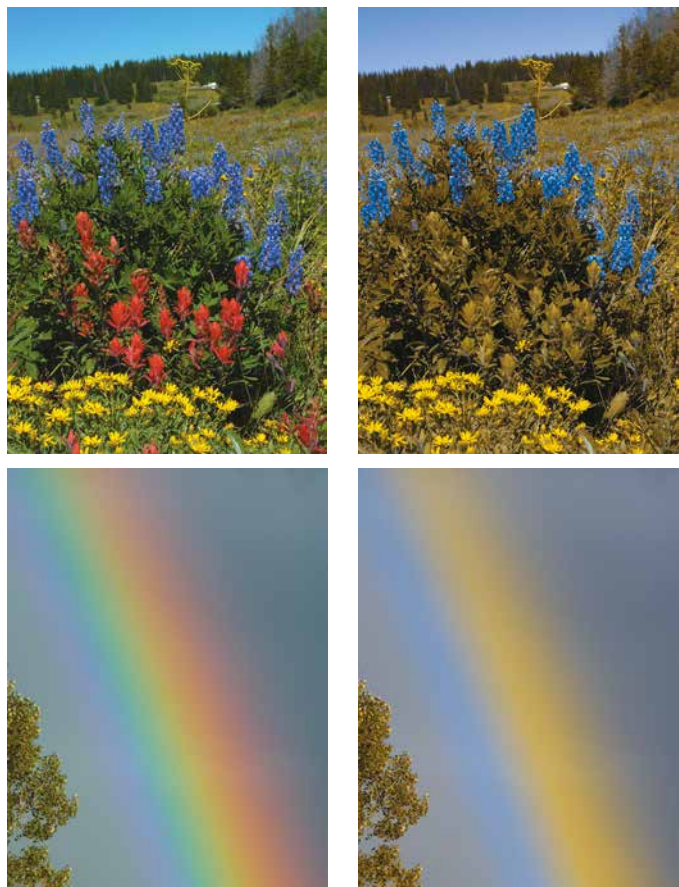
Los genes ligados al sexo se encuentran sólo en el cromosoma X o en el Y

Los genes que se ubican sólo en los cromosomas sexuales se conocen como **ligados al sexo**. En los mamíferos, el cromosoma Y tiene relativamente pocos genes. El cromosoma Y humano contiene varias docenas de genes, muchos de los cuales tienen un papel en la reproducción masculina. El gen ligado a Y mejor conocido es el que determina el sexo, llamado *SRY*. Durante la vida embrionaria, la acción de *SRY* pone en movimiento toda la ruta de desarrollo del macho. Bajo condiciones normales, *SRY* hace que el sexo masculino esté 100% ligado al cromosoma Y.

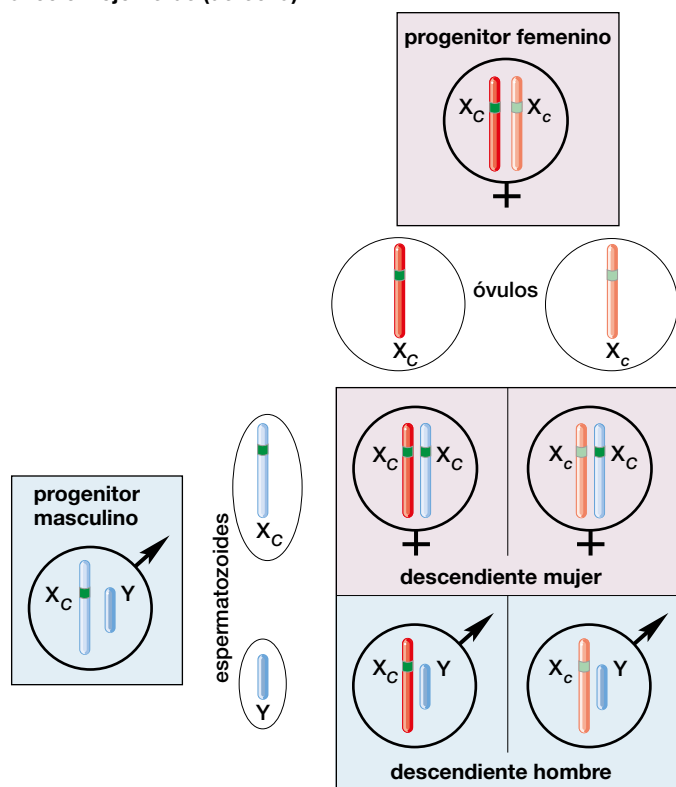
En contraste con el pequeño cromosoma Y, el cromosoma X humano contiene más de mil genes, cuya mayoría no tiene contraparte en el cromosoma Y. La mayoría de los genes en el cromosoma X determina rasgos que son importantes en ambos sexos, como la visión de color, capacidades para coagulación sanguínea y la presencia de proteínas estructurales específicas en los músculos. Puesto que tienen dos cromosomas X, las hembras pueden ser u homocigotas o heterocigotas para genes en el cromosoma X, y en los alelos se expresarán relaciones dominantes frente a recesivas. Los machos, en contraste, expresan por completo todos los alelos que tienen en su único cromosoma X, sin importar si dichos alelos serían dominantes o recesivos en las hembras.

Observa un ejemplo familiar: la deficiencia al color rojo-verde, más comúnmente conocida como ceguera de color, lo que por lo general es una denominación incorrecta (**FIG. 11-21**). La deficiencia de color es causada por alelos recesivos de alguno de dos genes ubicados en el cromosoma X. Los alelos dominantes normales de estos genes (se les llamará *C*) codifican proteínas que permiten que un conjunto de células de visión a color en el ojo, llamadas conos, sean más sensibles a la luz roja y otro conjunto sea más sensible a la luz verde. Existen varios alelos recesivos defectuosos de estos genes (se les llamará *c*). Ciertos alelos en extremo defectuosos codifican proteínas que hacen que ambos conjuntos de conos sean igualmente sensibles a las luces roja y verde. En consecuencia, la persona afectada no puede distinguir el rojo del verde y en verdad es ciega al color rojo-verde. Sin embargo, los alelos más comunes, moderadamente defectuosos, producen conos que responden de manera diferente a las luces roja y verde, de modo no tan diferente como hacen los conos normales rojo y verde. Los hombres con estos alelos moderadamente defectuosos son deficientes de color: los camiones de bomberos todavía se ven rojos y el césped todavía parece verde, pero muchos colores “rojizos” y “verdosos” no pueden distinguirse unos de otros (**FIG. 11-21a**).

¿Cómo se hereda la deficiencia al color? Un hombre puede tener el genotipo *CY* o *cY*, lo que significa que tiene un alelo de visión de color *C* o *c* en su cromosoma X y ningún gen de visión de color en su cromosoma Y. Tendrá visión a color normal si su cromosoma X porta el alelo *C* o será deficiente al color si porta el alelo *c*. Una mujer puede ser *CC*, *Cc* o *cc*. Las mujeres con genotipos *CC* o *Cc* tendrán visión a color normal; sólo las mujeres con genotipos *cc* serán deficientes al color. Aproximadamente 7% de los hombres tienen visión a color defectuosa. Entre las mujeres, alrededor de 93% son homocigotas normales *CC*, 7% son heterocigotas normales *Cc* y menos de 0.5% son homocigotas deficientes a color *cc*.



(a) Visión a color normal (izquierda); simulación de deficiencia al color rojo-verde (derecha)



(b) Hijos esperados de un hombre con visión a color normal (CY) y una mujer heterocigota (Cc)

◀ **FIGURA 11-21 Herencia ligada al sexo de deficiencia al color rojo-verde** (a) Estas fotografías muestran a las personas con visión a color normal cómo se ve el mundo a través de los ojos de una persona con deficiencia al color rojo-verde. Para uno de los autores de este libro (GA), las fotografías izquierda y derecha de cada par parecen casi iguales. (b) Un cuadrado de Punnett muestra la herencia de deficiencia de color desde una mujer heterocigota (Cc) hacia sus hijos.

Un hombre con deficiencia al color (cY) puede transmitir su alelo defectuoso c sólo a sus hijas, porque sólo sus hijas heredan su cromosoma X. Sin embargo, por lo general, sus hijas tendrán visión a color normal, porque también heredan un alelo normal C de su madre, quien muy probablemente es homocigota normal CC. Los hijos de una mujer heterocigota (Cc) tienen 50% de posibilidad de heredar su alelo defectuoso (**FIG. 11-21b**). Los hijos que reciben el alelo defectuoso padecen deficiencia al color (cY), mientras que los hijos que heredan el alelo funcional tienen visión a color normal (CY).

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

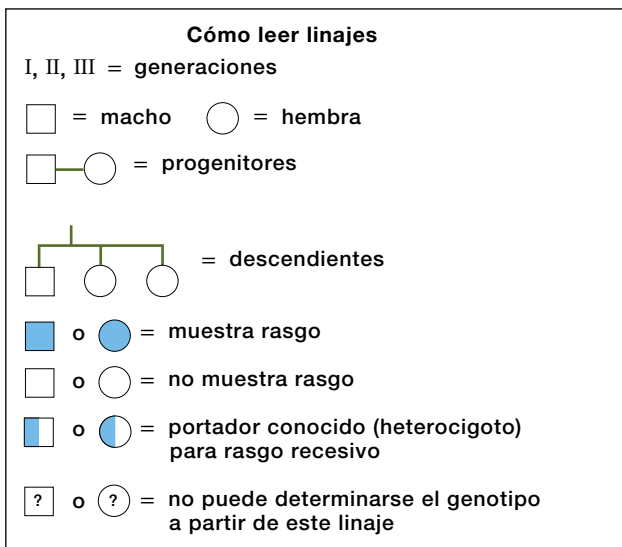
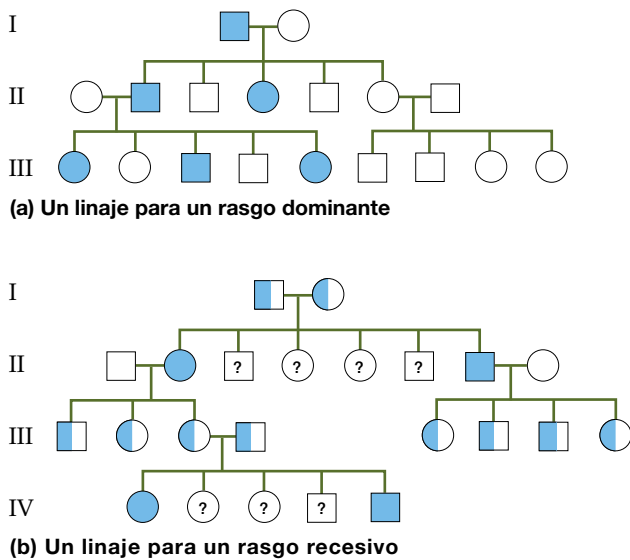
- explicar por qué el espermatozoide determina el sexo de los descendientes en los mamíferos?
- explicar por qué la mayoría de los rasgos ligados al sexo están controlados por genes en el cromosoma X?
- describir el patrón de herencia de los rasgos ligados al sexo?

11.8 ¿CÓMO SE HEREDAN LOS TRASTORNOS GENÉTICOS HUMANOS?

Muchas enfermedades humanas están influidas en mayor o menor grado por la genética. Puesto que las cruza experimentales entre seres humanos están fuera de discusión, los especialistas en genética humana buscan registros médicos, históricos y familiares para estudiar cruza pasadas. Los registros que se extienden a través de varias generaciones pueden ordenarse en forma de **linajes** familiares, diagramas que muestran las relaciones genéticas entre un conjunto de individuos relacionados (**FIG. 11-22**).

El análisis cuidadoso de los linajes de los seres humanos, combinado con tecnología de genética molecular, ha producido grandes avances en la comprensión de las enfermedades genéticas humanas. Por ejemplo, los genetistas ahora conocen los genes responsables para docenas de enfermedades hereditarias, incluidas anemia falciforme, hemofilia, distrofia muscular, síndrome de Marfan y fibrosis quística. La investigación en genética molecular ha aumentado la capacidad para predecir enfermedades genéticas y, en algunos casos, incluso curarlas (véase el Capítulo 14).

En el Capítulo 10 se estudiaron los trastornos que surgen a partir de un número anormal de cromosomas, que son causados por errores en la meiosis. En este capítulo el enfoque estará sobre los trastornos causados por alelos defectuosos de un solo gen. Sin embargo, así como rasgos comunes como la estatura y el color de piel con frecuencia están influidos por varios genes (véase la Sección 11.5), genes múltiples, que interactúan con factores ambientales complejos, pueden predisponer a las personas a desarrollar problemas de salud como enfermedades de Parkinson y Alzheimer, cáncer y esquizofrenia.



▲ **FIGURA 11-22** Linajes familiares (a) Un linaje para un rasgo dominante. Observa que cualquier descendiente que muestra un rasgo dominante debe tener al menos un progenitor con el rasgo. (b) Un linaje para un rasgo recesivo. Cualquier individuo que muestre un rasgo recesivo debe ser homocigoto recesivo. Si los progenitores de dicha persona no muestran el rasgo, entonces ambos progenitores deben ser heterocigotos (portadores). Observa que el genotipo no puede determinarse para algunos descendientes, que pueden ser o portadores u homocigotos dominantes.

Algunos trastornos genéticos humanos son causados por alelos recesivos

El cuerpo humano depende de las acciones de miles de enzimas y otras proteínas. Una mutación en un alelo del gen que codifica una de estas proteínas puede deteriorar o destruir su función. Sin embargo, la presencia de un alelo normal puede generar suficiente proteína funcional como para permitir que el heterocigoto tenga el mismo fenotipo que los homocigotos con dos alelos normales. En estos casos, un alelo mutante que codifica una proteína no funcional es recesivo a un alelo normal que codifica una

proteína funcional, y un fenotipo anormal ocurre sólo en las personas que heredan dos copias del alelo mutante.

Un **portador** de un trastorno genético es una persona que es heterocigota, con un alelo normal dominante y un alelo defectuoso recesivo. Los portadores son fenotípicamente sanos, pero pueden transmitir alelos defectuosos a sus descendientes. De manera muy probable, todas las personas portan algunos alelos recesivos que producirían serios trastornos genéticos en homocigotos. Cada vez que nace un niño, existe una posibilidad de 50:50 de que se le transmita el alelo defectuoso. Por lo general esto es inocuo, porque un hombre y una mujer no relacionados en general tienen alelos defectuosos de genes diferentes, y sus hijos desarrollarán un trastorno genético sólo si son homocigotos para un alelo defectuoso del mismo gen. Sin embargo, las parejas relacionadas (en especial los primos hermanos o cercanos) heredaron algunos de sus genes de ancestros comunes recientes y por tanto tienen más probabilidad de portar un alelo defectuoso del mismo gen. Si un hombre y una mujer son ambos heterocigotos para un alelo recesivo defectuoso del mismo gen, tienen una posibilidad de uno a cuatro de tener un hijo con el trastorno genético (véase la Fig. 11-22).

El albinismo resulta de un defecto en la producción de melanina

Para producir melanina, el pigmento oscuro de la piel, el cabello y el iris del ojo, se necesita una enzima llamada tirosinasa. La producción normal de melanina ocurrirá si una persona tiene o uno o dos alelos funcionales de tirosinasa. Sin embargo, si una persona es homocigota para un alelo que codifica tirosinasa defectuosa, ocurre **albinismo** (FIG. 11-23). El albinismo en seres humanos y otros mamíferos resulta en piel y cabello muy pálidos.

La anemia falciforme es causada por un alelo defectuoso para síntesis de hemoglobina

Los eritrocitos están empaquetados con proteínas hemoglobina, que transportan oxígeno y dan a las células su color rojo. Anemia



(a) Seres humanos

(b) Wallaby

▲ **FIGURA 11-23** Albinismo (a) El albinismo ocurre en la mayoría de los vertebrados, incluidos los seres humanos. Los iris de este niño son extremadamente pálidos, de modo que sus ojos son muy sensibles a la luz brillante. (b) El wallaby albino en primer plano está seguro en un zoológico, pero en un ambiente silvestre, su pelaje blanco brillante lo volvería muy notorio para los depredadores.



(a) Eritrocitos normales



(b) Eritrocitos falciformes

◀ **FIGURA 11-24 Anemia falciforme** (a) Los eritrocitos normales tienen forma de disco con centros “abollados”. (b) Cuando el oxígeno sanguíneo es bajo, los eritrocitos en una persona con anemia falciforme se alargan, adelgazan y curvan, y parecen una hoz.

es un término genérico dado a algunas enfermedades, todas caracterizadas por un conteo bajo de eritrocitos o hemoglobina en sangre por abajo de lo normal. La **anemia falciforme** es una forma hereditaria de anemia que resulta de una mutación en el gen de hemoglobina. Un cambio en un solo nucleótido coloca un aminoácido incorrecto en una posición crucial en la proteína hemoglobina (véase la Sección 13.4 del Capítulo 13). Cuando las personas con anemia falciforme se ejercitan o mueven hacia grandes alturas, las concentraciones de oxígeno en su sangre caen, y las proteínas de hemoglobina falciforme dentro de sus eritrocitos se pegan. Los cúmulos resultantes de hemoglobina sacan a los eritrocitos de sus usuales formas flexibles de disco (**FIG. 11-24a**) y les dan formas largas de hoz rígida (**FIG. 11-24b**). Las células falciformes son frágiles y se dañan con facilidad. La anemia ocurre porque los eritrocitos falciformes se destruyen antes de completar su ciclo de vida usual.

La forma de hoz también produce otras complicaciones. Las células falciformes se atascan en los capilares, lo que causa coágulos sanguíneos. Los tejidos abajo del coágulo no reciben suficiente oxígeno. Si los bloqueos ocurren en vasos sanguíneos en el cerebro pueden producir ictus paralizantes.

Las personas homocigotas para el alelo de célula falciforme sólo sintetizan hemoglobina defectuosa. En consecuencia, muchos de sus eritrocitos adquieren forma de hoz y sufren de anemia falciforme. Aunque los heterocigotos producen más o menos la mitad de hemoglobina normal y la mitad de hemoglobina anormal, tienen mucho menos eritrocitos falciformes y rara vez muestran síntoma alguno. Dado que sólo las personas que son homocigotas para el alelo de célula falciforme muestran síntomas, la anemia falciforme por lo general es considerada un trastorno recesivo. Sin embargo, durante ejercicio en especial extenuante, algunos heterocigotos pueden experimentar complicaciones que amenacen su vida, como se explora en el “Guardián de la salud: Alelos falciformes y atletismo”.

Entre 5 y 25% de los africanos subsaharianos y 8% de los afroamericanos son heterocigotos para anemia falciforme, pero el alelo es muy raro en los caucásicos. ¿Por qué? ¿La selección natural no debía operar para eliminar el alelo de célula falciforme tanto en poblaciones de africanos como de caucásicos? La diferencia surge porque los heterocigotos tienen cierta resistencia al parásito que causa malaria, que es común en África y otros lugares con climas cálidos y húmedos, mas no en regiones más frías como la mayor parte de Europa. Esta “ventaja heterocigota”

explica la mayor prevalencia del alelo de célula falciforme en personas con origen africano.

Algunos trastornos genéticos humanos son causados por alelos incompletamente dominantes

En algunos casos, la cantidad de proteína funcional producida por un alelo normal no es suficiente para compensar un alelo defectuoso, de modo que el alelo defectuoso es incompletamente dominante sobre el alelo normal. Por ejemplo, la dominancia incompleta explica la severidad variable de la hipercolesterolemia familiar, una enfermedad en la que una persona afectada no puede limpiar lipoproteína de baja densidad (LDL, el colesterol “malo”) del torrente sanguíneo. Los resultantes altos niveles de colesterol producen endurecimiento de las arterias. Las personas que son homocigotas para el alelo defectuoso tienen niveles de colesterol extremadamente elevados y desarrollan cardiopatías a edades muy jóvenes, y con frecuencia sufren serios ataques cardíacos en la niñez. Los hombres heterocigotos por lo general tienen ataques cardíacos en sus 40 o 50 años de edad, y las mujeres heterocigotas aproximadamente una década más tarde.

Algunos trastornos genéticos humanos son causados por alelos dominantes

Algunos trastornos genéticos serios, como la enfermedad de Huntington, son causados por alelos dominantes. Así como una planta de guisante sólo necesita un alelo dominante de color morado para tener flores moradas (véanse las figuras 11-7 y 11-8), una persona sólo necesita tener un alelo dominante defectuoso para sufrir de estos trastornos. Por tanto, quienes heredan un trastorno genético dominante deben tener al menos un progenitor con la enfermedad (véase la Fig. 11-22a). En raros casos, un alelo dominante que causa un trastorno genético puede resultar no a partir de un alelo transmitido de generación en generación, sino de una mutación en el óvulo o espermatozoide de un progenitor que de otro modo no es afectado. En este caso, ningún progenitor tendrá la enfermedad.

¿Cómo un alelo defectuoso puede ser dominante al alelo funcional normal? Algunos alelos dominantes defectuosos codifican una proteína anormal que interfiere con la función del



Alelos falciformes y atletismo

La anemia falciforme es considerada un rasgo recesivo porque, por lo general, sólo las personas homocigotas recesivas muestran síntomas. Sin embargo, a nivel molecular, la mitad de las proteínas hemoglobina en un heterocigoto son defectuosas. ¿Esto realmente no afecta en absoluto?

Para la gran mayoría de los heterocigotos (con frecuencia descritos como poseedores de “rasgo falciforme”) de hecho no hay efectos para la salud. No obstante, un número muy pequeño de heterocigotos puede experimentar serios problemas médicos durante ejercicio extremo. Considera a Devard y Devaughn Darling, gemelos idénticos, que comparten todos sus genes, incluida una copia del alelo falciforme.

Los hermanos Darling destacaron en múltiples deportes durante el bachillerato. Ambos eran probables iniciadores del equipo de fútbol de Florida State University cuando lo impensable ocurrió un día durante la práctica: Devaughn colapsó y murió. Nadie podía probar que la muerte de Devaughn fue causada por la combinación de entrenamiento extenuante y el rasgo falciforme, pero las sospechas eran grandes. La universidad decidió que no quería arriesgar a Devard a sufrir el mismo destino y le prohibió jugar fútbol. Sin embargo, Devard fue transferido a la Washington State University y jugó fútbol para los Cougars durante dos años. Después jugó cinco temporadas en la Liga Nacional de Fútbol (NFL; **FIG. E11-1**).

Los hermanos Darling ejemplifican el raro, pero real, dilema que enfrentan los atletas con rasgo falciforme. La carrera futbolística de Devard y los logros de muchos otros heterocigotos muestran que tener el rasgo falciforme no descarta el deporte extenuante. Aunque la National Collegiate Athletic Association (NCAA: Asociación Nacional de Deporte Universitario) requiere el tamizado de células falciformes de todos los atletas de las divisiones I y II, la Asociación está de acuerdo en que “los estudiantes atletas no deben ser excluidos de la participación atlética”. Sin embargo, la trágica muerte de Devaughn subraya la necesidad de tomar precauciones adecuadas. La deshidratación durante el ejercicio extremo, en especial en climas calurosos, tal vez es el riesgo más importante para los heterocigotos, de modo que la NCAA recomienda que los atletas “estén bien hidratados en todo momento”. Esta y otras precauciones sencillas han ayudado al ejército estadounidense a eliminar las muertes en exceso causadas por el rasgo falciforme durante



▲ **FIGURA E11-1** Devard Darling corre hacia la luz para los Jefes de Kansas City El gemelo idéntico de Devard, Devaughn, murió durante la práctica de fútbol en la universidad, probablemente a partir de complicaciones de rasgo falciforme.

el entrenamiento básico. De hecho, el ejército incluso ya no realiza tamizados para rasgo falciforme. Procedimientos médicamente adecuados y entrenamientos en seres humanos (por ejemplo, darse cuenta de que fracasar para “hacerse el fuerte” ante sería tensión física no es un signo de debilidad mental) ayudan a todos los atletas, no sólo a quienes tienen rasgo falciforme.

EVALÚA LO SIGUIENTE En enero de 2012, el equipo de fútbol de los Acereros de Pittsburgh jugó contra los Broncos de Denver en el “Mile-High City” (la altitud de Denver está a una milla sobre el nivel del mar). El entrenador en jefe de los Acereros, Mike Tomlin, no permitió que jugara el profundo Ryan Clark, porque Clark tenía rasgo falciforme. ¿Qué podría pasar cuando alguien con rasgo falciforme se ejercita a grandes alturas? ¿Crees que Tomlin hizo lo correcto al poner en la banca a Clark? Explica tu razonamiento.

normal. Otros alelos dominantes pueden codificar proteínas que realizan nuevas reacciones tóxicas. Incluso otros alelos dominantes pueden codificar una proteína que es hiperactiva y realiza su función en momentos y lugares inadecuados en el cuerpo.

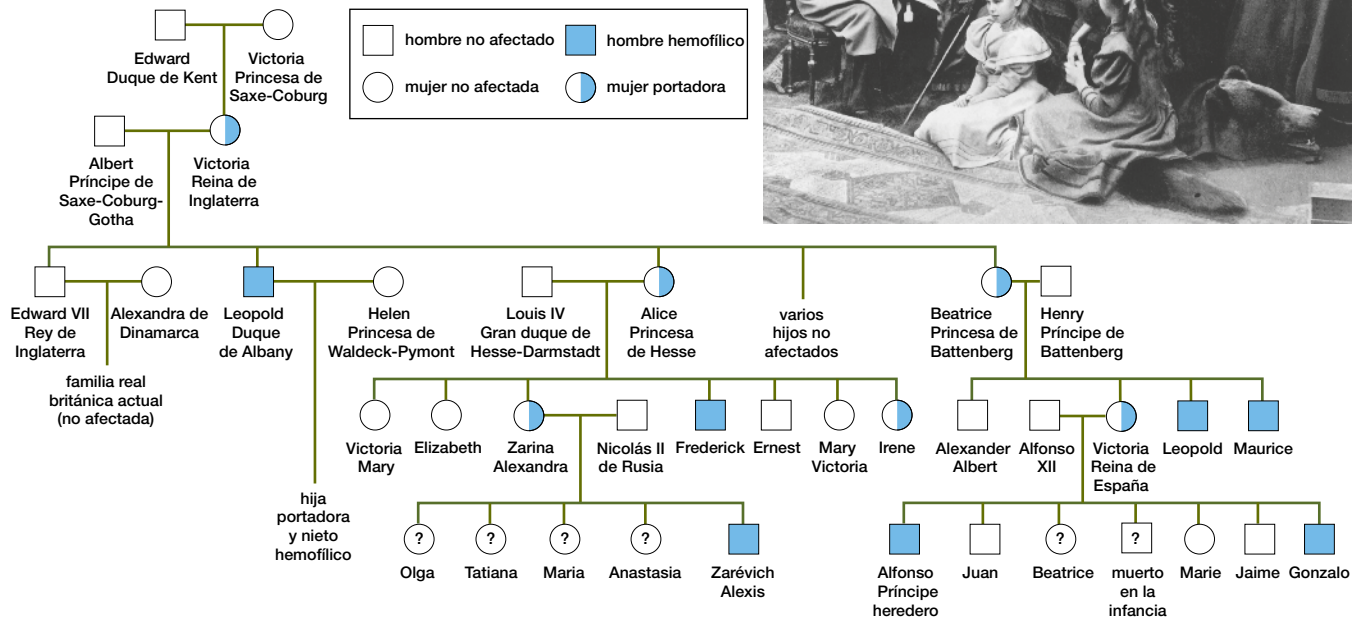
La enfermedad de Huntington es causada por una proteína defectuosa que mata células en regiones específicas del cerebro

La **enfermedad de Huntington** es un trastorno dominante que causa un deterioro lento y progresivo de partes del cerebro, lo que resulta en pérdida de coordinación, movimientos agitados, perturbación de la personalidad y, con el tiempo, la muerte. Los síntomas de la enfermedad de Huntington por lo general no aparecen sino hasta los 30 a 50 años de edad. Por tanto, antes de experimentar sus primeros síntomas, muchas víctimas de Huntington transmiten el alelo a sus hijos. Los genetistas aislaron el

gen de Huntington en 1993 y, pocos años después, identificaron el producto del gen, una proteína que llamaron “huntingtina”. La huntingtina normal afecta la transcripción génica, la función del citoesqueleto y el movimiento de organelos dentro de las células cerebrales. La huntingtina mutante está troceada en fragmentos tóxicos dentro de las células, lo que al final las mata.

Algunos trastornos genéticos humanos están ligados al sexo

Como se describió antes, el cromosoma X contiene muchos genes que no tienen contraparte en el cromosoma Y. Puesto que los hombres tienen un solo cromosoma X, sólo tienen un alelo para cada uno de estos genes. Por tanto, los hombres muestran los fenotipos producidos por estos alelos solos, incluso si los alelos son recesivos y estuvieran enmascarados por alelos dominantes en las mujeres.



▲ **FIGURA 11-25 Hemofilia entre las familias reales de Europa** Un famoso linaje genético muestra la transmisión de la hemofilia ligada al sexo desde la reina Victoria de Inglaterra (sentada al frente, en el centro, con bastón, en 1885) a sus descendientes y a final de cuentas casi a toda la casa real europea, debido a los extensos matrimonios de sus hijos con la realeza de otras naciones europeas. Puesto que los ancestros de Victoria estaban libres de hemofilia, el alelo de la hemofilia debió surgir como una mutación o en la misma Victoria o en uno de sus progenitores (o como resultado de infidelidad matrimonial).

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué no es posible que una mutación en el esposo de Victoria, Albert, fuera la fuente original de hemofilia en este linaje familiar?

Un hijo recibe su cromosoma X de su madre y lo transmite sólo a sus hijas. Por ende, los trastornos ligados a X causados por alelos recesivos tienen un patrón único de herencia. Dichos trastornos aparecen con mucha más frecuencia en hombres y por lo general saltan generaciones: un hombre afectado transmite el rasgo a una hija portadora con fenotipo normal, quien a su vez tiene algunos hijos afectados. Los defectos genéticos más familiares debidos a alelos recesivos de los genes del cromosoma X son la deficiencia en la visión a color rojo-verde (véase la Fig. 11-21), la hemofilia y la distrofia muscular.

La **hemofilia** es causada por un alelo recesivo en el cromosoma X que resulta en una deficiencia en una de las proteínas necesarias para la coagulación sanguínea. Las personas con hemofilia tienen moretones con facilidad y pueden sangrar mucho en lesiones menores. Con frecuencia tienen anemia debido a pérdida de sangre. No obstante, incluso antes del tratamiento

moderno con factores de coagulación, algunos hombres hemofílicos sobrevivieron para transmitir su alelo defectuoso a sus hijas, quienes a su vez podrían transmitirlo a sus hijos (**FIG. 11-25**). En el “Guardián de la salud: Distrofia muscular” se describe esta enfermedad, una degeneración mortal de los músculos en los niños jóvenes.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- usar linajes para determinar el patrón de herencia de un rasgo?
- describir por qué algunos trastornos genéticos pueden ser dominantes, incompletamente dominantes o recesivos, y dar ejemplos de cada uno?

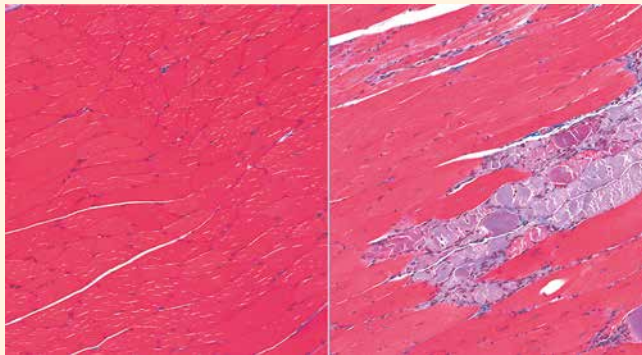


Distrofia muscular

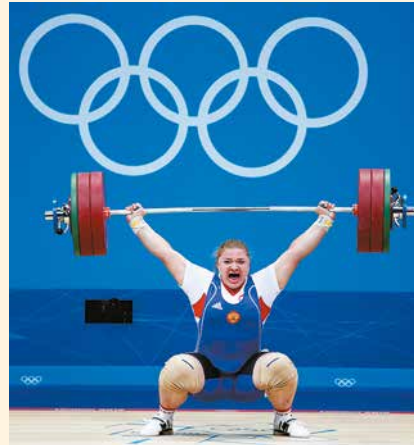
Cuando la halterófila Tatiana Kashirina, de Rusia, estableció un nuevo récord mundial en el “envión” en la Olimpiada de Londres 2012, levantó 151 kilogramos, aproximadamente 50% más que su propio peso corporal (**FIG. E11-2**). ¿Cómo sus músculos podrían soportar el estrés? Las células musculares están firmemente enlazadas mediante una proteína muy larga llamada distrofina. Los casi 3 700 aminoácidos de la distrofina forman una barra flexible aunque fuerte que conecta el citoesqueleto dentro de una célula muscular con proteínas en su membrana plasmática, que a su vez se une a proteínas de soporte en la matriz extracelular que rodea cada célula muscular. Cuando un músculo se contrae, sus células permanecen intactas porque las fuerzas se distribuyen equitativamente a lo largo de cada célula y a la matriz extracelular.

Por desgracia, alrededor de 1 en 3 500 niños tienen proteínas distrofina defectuosas y sufren de **distrofia muscular**, que literalmente significa “degeneración de los músculos”. La distrofia muscular de Duchenne es la forma más devastadora de la enfermedad; la distrofia muscular de Becker es una forma menos severa. La distrofia muscular puede ser causada por más de mil alelos defectuosos diferentes del gen distrofina. La falta de distrofina funcional significa que la contracción muscular ordinaria rasga las células musculares, que mueren y son sustituidas por grasa y tejido conectivo (**FIG. E11-3**). Hacia los siete u ocho años de edad, los niños con distrofia muscular de Duchenne ya no pueden caminar. La muerte por lo general se presenta a comienzos de sus 20, por problemas cardíacos y respiratorios.

Las niñas casi nunca tienen distrofia muscular de Duchenne porque el gen distrofina está en el cromosoma X, y los alelos de la distrofia muscular son recesivos. Por tanto, un niño sufrirá distrofia muscular si tiene un alelo distrofina defectuoso en su único cromosoma X, pero una niña, con dos cromosomas X, necesitaría dos copias defectuosas para padecer el trastorno. Esto casi nunca ocurre, porque una niña tendría que heredar un alelo distrofina defectuoso de su madre, en uno de sus cromosomas X, y uno de su padre, en su cromosoma X. Puesto que ellos sufren discapacidad temprana y mueren, los niños con distrofia muscular de Duchenne casi nunca tienen hijos.



▲ **FIGURA E11-3** Los efectos de la distrofia muscular La micrografía de la izquierda muestra un músculo normal, con poco espacio entre las células. Un músculo distrófico (derecha) tiene menos células musculares y más irregulares, con espacios entre las células que se llenan con grasa y tejido conectivo.



◀ **FIGURA E11-2** Tatiana Kashirina establece un récord mundial en el envión.

Si los niños afectados casi nunca se reproducen, ¿la selección natural no debería erradicar por completo los alelos de distrofina defectuosos? En realidad, la selección natural sí elimina rápidamente estos alelos. Sin embargo, el gen distrofina es enorme: aproximadamente 2.4 millones de nucleótidos de largo, comparado con alrededor de 28 mil nucleótidos para el gen humano promedio. ¿Por qué importa esto? Recuerda: los alelos surgen como mutaciones en el ADN. Mientras más largo sea el gen, mayores son las posibilidades de que ocurra una mutación: dado que el gen distrofina es casi cien veces más largo que el gen promedio, su tasa de mutación es más o menos cien veces mayor. Como resultado, casi un tercio de los niños con distrofia muscular reciben una nueva mutación que ocurrió en una célula reproductiva de su madre, y dos tercios heredan una mutación preexistente. Las nuevas mutaciones contrarrestan la selección natural, lo que resulta en la incidencia estable de aproximadamente 1 en 3 500 niños.

En la actualidad no existe cura, aunque hay tratamientos disponibles que lentifican la degeneración muscular, prolongan la vida y hacen sentir más cómodos a los niños afectados. Sin embargo, ensayos clínicos han mostrado que una novedosa técnica molecular puede engañar a los músculos de alrededor de 13% de los niños con distrofia muscular para elaborar distrofina parcialmente funcional a partir de un alelo de distrofina defectuoso. Todavía más prometedores son los estudios en ratones que han descubierto que la utrofina, una proteína muscular diferente, que se presenta de manera natural, puede ser capaz de sustituir parcialmente la distrofina. En 2014, un pequeño ensayo clínico mostró que los niños tratados con un medicamento experimental que aumenta la síntesis de utrofina tuvieron menos daño muscular que los niños no tratados. Si más ensayos confirman estos resultados, este nuevo medicamento puede mejorar enormemente la salud y la esperanza de vida de todos los niños con distrofia muscular.

EVALÚA LO SIGUIENTE La madre de un niño pequeño está devastada por descubrir que su hijo tiene distrofia muscular de Duchenne. Ella se realiza una prueba de ADN y descubre que es portadora de un alelo de distrofina defectuoso. Si ella decide tener otro hijo, ¿cuál es la probabilidad de que el segundo hijo tendrá el trastorno? La mujer tiene dos hermanas. ¿Cuál es la probabilidad de que ellas también sean portadoras?

ESTUDIO DE CASO / OTRO VISTAZO

Muerte súbita en la cancha

El síndrome de Marfan provocó la muerte de Flo Hyman, pero no necesariamente es mortal si se detecta a tiempo. En 2014, la estrella de baloncesto de la universidad de Baylor, Isaiah Austin (FIG. 11-26) decidió jugar de manera profesional después de su primer año en la universidad. Por fortuna para Austin, la Asociación Nacional de Baloncesto (NBA) tamiza de manera extensiva a todos los jugadores en busca de problemas de salud antes de que sean elegibles para la selección. Los médicos de la NBA diagnosticaron a Austin con síndrome de Marfan, y descubrieron que tenía una aorta agrandada, tal vez con paredes débiles. Si Austin hubiese continuado en el baloncesto universitario en lugar de probar suerte como profesional, acaso hubiera tenido el destino que sufrió Flo Hyman. Austin no puede practicar deportes competitivos; de hecho, no debe ejercitarse en absoluto de forma extenuante, ya que el ejercicio aumenta la presión arterial, que puede imponer demasiado estrés sobre su aorta y causarle una ruptura. Sin embargo, con monitorización cuidadosa, y acaso medicamentos que mantengan baja su presión arterial, tendría que ser capaz de vivir una vida normal.

CONSIDERA ESTO En algunos trastornos genéticos, incluidos distrofia muscular de Duchenne, fibrosis quística, anemia falciforme y la mayoría de los casos de síndrome de Marfan, pueden detectarse los alelos defectuosos tanto en adultos como en embriones. Si tú y tu cónyuge supieran que portan alelos para un grave trastorno genético, ¿buscarían el diagnóstico prenatal de un embrión? ¿Qué harían si su embrión estuviese destinado a nacer con síndrome de Marfan? ¿Con distrofia muscular de Duchenne?

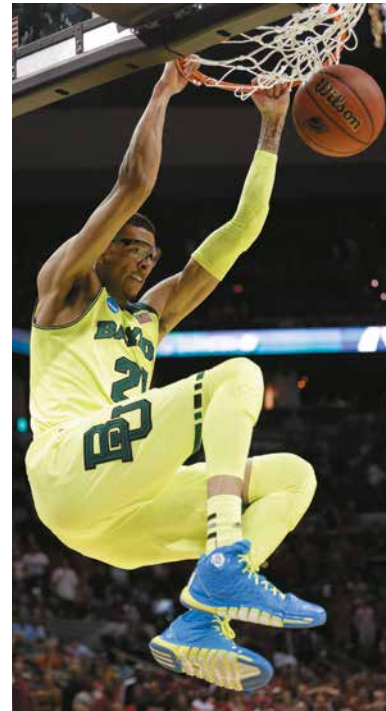


FIGURA 11-26

Isaiah Austin
Debido a que tiene síndrome de Marfan, el esfuerzo y el aumento en presión arterial de un salto podrían romper la aorta de Austin.

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

11.1 ¿Cuál es la base física de la herencia?

Las unidades de la herencia son los genes, que son segmentos de ADN que se encuentran en ubicaciones específicas (loci) en los cromosomas. Los genes pueden existir en dos o más formas alternativas, llamadas alelos. Cuando ambos cromosomas homólogos portan el mismo alelo en un locus dado, el organismo es homocigoto para dicho gen. Cuando los dos cromosomas homólogos tienen alelos diferentes en un locus dado, el organismo es heterocigoto para dicho gen.

11.2 ¿Cómo se descubrieron los principios de la herencia?

Gregor Mendel dedujo muchos principios de la herencia a mediados del siglo XIX, antes del descubrimiento del ADN, los genes, los cromosomas o la meiosis. Él hizo esto al elegir un sujeto experimental adecuado, diseñar sus experimentos cuidadosamente, seguir la progeñie durante varias generaciones y analizar de manera estadística sus datos.

11.3 ¿Cómo se heredan rasgos individuales?

Un rasgo es una característica observable o mensurable del fenotipo de un organismo, como el color de una flor o el tipo de sangre. Cada progenitor proporciona a sus descendientes un alelo de cada gen, de modo que los descendientes heredan un par de alelos por cada gen. La combinación de alelos en la descendencia determina su fenotipo. Los alelos dominantes enmascaran la expresión de los alelos recesivos, lo cual puede resultar en organismos con el mismo fenotipo pero diferentes genotipos. Los organismos con dos alelos dominantes (homocigoto dominante) tienen el mismo fenotipo que los organismos con un alelo dominante y uno recesivo (heterocigoto). Puesto que cada alelo se segrega al azar durante la meiosis, es posible predecir las proporciones relativas de la descendencia con un rasgo particular, usando cuadrados de Punnett o probabilidad.

11.4 ¿Cómo se heredan los rasgos múltiples?

Si los genes para dos rasgos se ubican en cromosomas separados, sus alelos se distribuyen de manera independiente entre sí dentro del óvulo o el espermatozoide; esto es: la distribución de alelos de un gen en los gametos no afecta la distribución de los alelos del otro gen. Por ende, la cruce de dos organismos que son heterocigotos en dos loci de cromosomas separados produce descendencia con nueve genotipos diferentes. Para alelos dominantes y recesivos típicos, la descendencia mostrará sólo cuatro fenotipos diferentes.

11.5 ¿Las reglas mendelianas de la herencia se aplican a todos los rasgos?

No toda la herencia sigue el patrón simple dominante-recesivo. En la dominancia incompleta, los heterocigotos tienen un fenotipo que es intermedio entre los dos fenotipos homocigotos. Si se examinan los genes de muchos miembros de una especie dada, se puede encontrar que muchos genes tienen más de dos alelos. La codominancia resulta cuando dos alelos de un solo gen contribuyen de manera independiente al fenotipo observado. La pleiotropía ocurre cuando un solo gen tiene efectos sobre varios aspectos, en apariencia no relacionados, del fenotipo de un organismo. En la herencia poligénica, varios genes diferentes contribuyen al fenotipo. El ambiente influye sobre la expresión fenotípica de casi todos los rasgos.

11.6 ¿Cómo se heredan los genes ubicados en el mismo cromosoma?

Los genes en el mismo cromosoma tienden a heredarse juntos. Sin embargo, el cruzamiento resultará en cierta recombinación de alelos en cada cromosoma. El cruzamiento ocurrirá con más frecuencia mientras más separados estén los genes dentro del cromosoma.

11.7 ¿Cómo se heredan el sexo y los rasgos ligados al sexo?

En muchos animales, el sexo está determinado por cromosomas sexuales, con frecuencia designados X y Y. En los mamíferos, las hembras tienen dos cromosomas X; los machos tienen un cromosoma X y uno Y. Los espermatozoides del macho contienen o un cromosoma X o uno Y, mientras que los óvulos de las hembras siempre tienen un cromosoma X. Por tanto, el sexo está determinado por el cromosoma sexual en el espermatozoide que fecunda un óvulo.

Los genes ligados al sexo se encuentran en el cromosoma X o Y. En los mamíferos, el cromosoma Y tiene menos genes que el cromosoma X, de modo que la mayoría de los genes ligados al sexo se encuentran en el cromosoma X. Puesto que los machos tienen sólo una copia de los genes del cromosoma X, los rasgos recesivos en el cromosoma X tienen más probabilidad de expresarse fenotípicamente en los machos.

11.8 ¿Cómo se heredan los trastornos genéticos humanos?

Para determinar el modo de herencia de los rasgos en seres humanos se usan técnicas de genética molecular y el análisis de linajes familiares. Algunos trastornos genéticos se heredan como rasgos recesivos; en consecuencia, sólo las personas homocigotas recesivas muestran síntomas de la enfermedad. Los heterocigotos se llaman portadores; ellos portan el alelo recesivo pero no expresan el rasgo. Algunos trastornos se heredan como rasgos incompletamente dominantes. Los heterocigotos, con sólo un alelo defectuoso, muestran algunos síntomas del trastorno, mientras que las personas que son homocigotas para el alelo defectuoso tienen un trastorno más severo. Otros trastornos se heredan como simples rasgos dominantes. En tales casos, sólo se necesita una copia del alelo dominante para producir todos los síntomas de la enfermedad. Algunos trastornos genéticos en los seres humanos están ligados al sexo.

Términos clave

albinismo 190
alelo 175
anemia falciforme 191
autofecundación 176
autosoma 187
codominancia 183
cromosoma sexual 187

cromosoma X 187
cromosoma Y 187
cruza de prueba 180
distrofia muscular 194
dominancia
incompleta 182
dominante 178

enfermedad de
Huntington 192
fenotipo 179
fertilización cruzada 176
gen 175
genotipo 179
hemofilia 193
herencia 175
herencia poligénica 185
heterocigoto 176
híbrido 177
homocigoto 176
ley de distribución
independiente 182

ley de segregación 178
ligado al sexo 188
ligamiento genético 186
linaje 189
línea pura 177
locus (plural, loci) 175
método del cuadrado de
Punnett 179
mutación 175
pleiotropía 184
portador 190
recesivo 178
recombinación genética 186

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- La posición física de un gen en un cromosoma es su _____; formas ligeramente diferentes de un gen se llaman _____.
 - locus; alelos
 - locus; poligénica
 - quiasma; alelos
 - rasgo; híbridos
- Si un organismo tiene dos alelos diferentes (llama a los alelos *a* y *b*) de un gen,
 - su fenotipo será el mismo que el de un organismo con dos alelos idénticos de este gen.
 - todos sus gametos contendrán tanto el alelo *a* como el alelo *b*.
 - es homocigoto para dicho gen.
 - es heterocigoto para dicho gen.
- Distribución independiente significa que
 - dos genes tienden a heredarse juntos.
 - cuál alelo de un gen se incluye en un gameto no tiene efecto sobre cuál alelo de un segundo gen se incluye en el mismo gameto.
 - cuál alelo de un gen se incluye en un gameto determina cuál alelo de un segundo gen se incluye en el mismo gameto.
 - cromosomas homólogos no se separan durante la meiosis.
- Si un gen se ubica en el cromosoma X de un mamífero,
 - sólo se expresa en las hembras.
 - sólo se expresa en los machos.
 - está ligado al sexo, y las hembras tienen más probabilidad de mostrar rasgos recesivos.
 - está ligado al sexo, y los machos tienen más probabilidad de mostrar rasgos recesivos.
- Una cruza de prueba se usa para determinar
 - el genotipo de un organismo con un rasgo fenotípicamente dominante.
 - el genotipo de un organismo con un rasgo fenotípicamente recesivo.
 - el genotipo de un organismo que muestra efectos pleiotrópicos de un gen.
 - si un rasgo se hereda poligénicamente.

Llena los espacios

1. Un organismo se describe como Rr , con coloración roja. Rr es _____ del organismo, mientras que el color rojo es su _____. Este organismo sería (homocigoto/heterocigoto) _____ para este gen de color.
2. La herencia de múltiples rasgos depende de las ubicaciones de los genes que controlan los rasgos. Si los genes están en diferentes cromosomas, entonces los rasgos se heredan (como grupo/de manera independiente) _____. Si los genes se ubican unos cerca de otros en un solo cromosoma, entonces los rasgos tienden a heredarse (como grupo/de manera independiente) _____. Se dice que los genes en el mismo cromosoma son _____.
3. En los mamíferos, los machos tienen cromosomas sexuales (XX/XY/YY) _____ y las hembras tienen cromosomas sexuales (XX/XY/YY) _____. El sexo de la descendencia depende de cuál cromosoma está presente en el (espermatozoide/óvulo) _____.
4. Los genes que están presentes en un cromosoma sexual pero no en el otro se llaman _____.
5. Cuando el fenotipo de los heterocigotos es intermedio entre los fenotipos de los dos homocigotos, este patrón de herencia se llama _____. Cuando los heterocigotos expresan fenotipos de ambos homocigotos (no intermedio, pero que muestra ambos rasgos), esto se llama _____. En _____, muchos genes, por lo general con similares efectos sobre el fenotipo, controlan la herencia de un rasgo.

Preguntas de repaso

1. Define los siguientes términos: *gen*, *alelo*, *dominante*, *recesivo*, *línea pura*, *homocigoto*, *heterocigoto*, *fertilización cruzada* y *autofecundación*.
2. Explica por qué se dice que los genes ubicados en el mismo cromosoma están ligados. ¿Por qué los alelos de los genes ligados en ocasiones se separan durante la meiosis?
3. Define *herencia poligénica*. ¿Por qué la herencia poligénica en ocasiones permite que los progenitores produzcan descendencia que es notablemente diferente en color de piel que cualquiera de los progenitores?
4. ¿Qué es ligado al sexo? En los mamíferos, ¿cuál sexo tendría más probabilidad de mostrar rasgos recesivos ligados al sexo?
5. ¿Cuál es la diferencia entre un fenotipo y un genotipo? ¿Conocer el fenotipo de un organismo siempre te permite determinar el genotipo? ¿Qué tipo de experimento realizarías para determinar el genotipo de un individuo fenotípicamente dominante?
6. En el linaje de la parte (a) de la Figura 11-22, ¿crees que los individuos que muestran el rasgo son homocigotos o heterocigotos? ¿Cómo puedes decirlo a partir del linaje?

Aplicación de conceptos

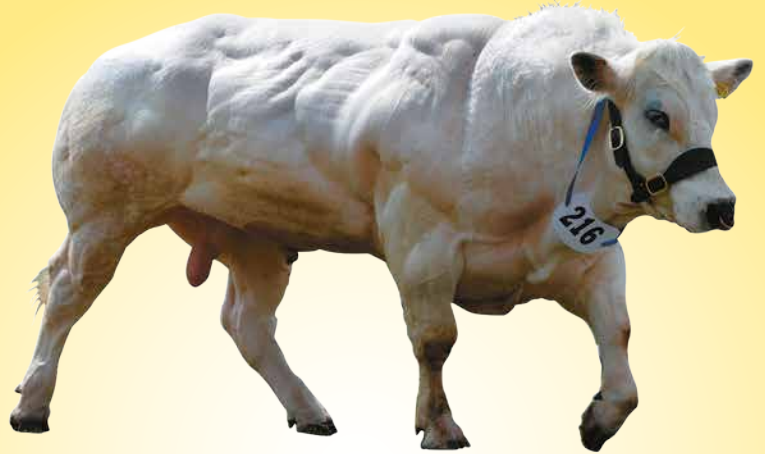
1. En ocasiones, se usa el término *gen* en lugar de casualidad. Compara los términos *alelo* y *gen*.
2. En un universo alternativo, todos los genes en todas las especies sólo tienen dos alelos, uno dominante y uno recesivo. ¿Todo rasgo tiene sólo dos fenotipos? ¿Todos los miembros de una especie que son dominantes para un gen dado tienen exactamente el mismo fenotipo? Explica tu razonamiento.

Problemas genéticos

1. En cierto ganado, el color de pelaje puede ser rojo (homocigoto R_1R_1), blanco (homocigoto R_2R_2) o roano (una mezcla de pelajes rojo y blanco, heterocigoto R_1R_2).
 - a. Cuando un toro rojo se aparea con una vaca blanca, ¿qué genotipos y fenotipos de descendencia podrían obtenerse?
 - b. Si uno de los toros descendientes en la parte (a) se apareara con una vaca blanca, ¿qué genotipos y fenotipos de descendencia podrían producirse? ¿En qué proporción?
2. En el guisante comestible, alto (T) es dominante sobre bajo (t), y las vainas verdes (G) son dominantes sobre las vainas amarillas (g). Elabora una lista con los tipos de gametos y descendientes que se producirían en las siguientes cruza:
 - a. $TtGg \times TtGg$
 - b. $TtGg \times TTGG$
 - c. $TtGg \times Ttgg$
3. En los tomates, el fruto redondo (R) es dominante sobre el fruto largo (r), y la piel lisa (S) es dominante sobre la piel crespada (s). Un tomate liso redondo de línea pura ($RRSS$) se cruza con un tomate crespado largo de línea pura ($rrss$). Todos los descendientes F_1 fueron redondos y lisos ($RrSs$). Cuando estas plantas F_1 se cruzan, se obtiene la siguiente generación F_2 :
 Redondo, liso: 43
 Largo, crespado: 13
 ¿Es probable que los genes para textura de piel y forma de fruto estén en el mismo cromosoma, o en diferentes cromosomas? Explica tu respuesta.
4. En los tomates del problema 3, un descendiente F_1 ($RrSs$) se cruza con un homocigoto recesivo ($rrss$). Se obtiene la siguiente descendencia:
 Redondo, liso: 583 Largo, crespado: 602
 Redondo, crespado: 21 Largo, liso: 16
 ¿Cuál es la explicación más probable para esta distribución de fenotipos?
5. En los seres humanos, el color de cabello está controlado por dos genes que interactúan. El mismo pigmento, melanina, está presente tanto en personas con cabello castaño como en personas con cabello rubio, pero el cabello castaño tiene mucho más pigmento. El cabello castaño (B) es dominante sobre el rubio (b). Si la melanina se puede sintetizar depende de otro gen. La forma dominante de este segundo gen (M) permite la síntesis de melanina; la forma recesiva (m) evita la síntesis de melanina. Los homocigotos recesivos (mm) son albinos. ¿Cuáles serán las proporciones esperadas de los fenotipos en los hijos de los siguientes padres?
 - a. $BBMM \times BbMm$
 - b. $BbMm \times BbMm$
 - c. $BbMm \times bbmm$
6. En los seres humanos, uno de los genes que determinan la visión a color se ubica en el cromosoma X. La forma dominante (C) produce visión a color normal; la deficiencia al color rojo-verde (c) es recesiva. Si un hombre con visión a color normal se casa con una mujer deficiente al color, ¿cuál es la probabilidad de que tengan un hijo deficiente al color? ¿Una hija deficiente al color?
7. En la pareja descrita en el problema 6, la mujer da a luz a una hija con deficiencia al color, pero normal en otros aspectos. Su cónyuge presenta una demanda de divorcio alegando adulterio. ¿Este caso se sostendrá en la corte? Explica tu respuesta.

12

ADN: LA MOLÉCULA DE LA HERENCIA



¿Toro ordinario o increíble gigantón? Un pequeño cambio en el ADN hace toda la diferencia.

ESTUDIO DE CASO

Músculos, mutaciones y miostatina

NO, EL TORO en la fotografía superior no ha levantado pesas: es un Azul Belga, que siempre ha tenido músculos voluminosos. ¿Qué hace que un Azul Belga parezca un fisicoculturista comparado con un toro ordinario, como el Hereford de la fotografía inferior, que sólo parece voluminoso y gordo? Todo está en sus genes.

Cuando un mamífero se desarrolla, sus células se dividen muchas veces, un proceso que es controlado por proteínas sintetizadas a partir de las instrucciones contenidas en sus genes. Con el tiempo, la mayoría de las células dejan de dividirse y se especializan para una función específica. Las células musculares no son la excepción. Cuando tú eres muy joven, las células destinadas para formar tus músculos se multiplican, se fusionan para formar largas células relativamente gruesas, con numerosos núcleos, y sintetizan las proteínas especializadas que permiten la contracción de tus músculos. Una proteína llamada miostatina pone freno al desarrollo muscular. De manera literal, “miostatina” significa

“hacer que los músculos permanezcan iguales”, y eso es lo que hacen. Conforme los músculos se desarrollan, la miostatina frena, y con el tiempo detiene, la multiplicación de las células premusculares. La miostatina también regula el tamaño final de las células musculares.

Los Azul Belga tienen más células musculares, y más grandes, que el ganado ordinario porque no producen miostatina normal. ¿Por qué no? Como sabes, los genes están hechos de ácido desoxirribonucleico (ADN). Un Azul Belga tiene un cambio, o mutación, en el ADN de su gen miostatina, lo que lo hace ligeramente diferente del ADN del gen miostatina de la mayoría del otro ganado. Como resultado, un Azul Belga produce miostatina defectuosa. Sus células premusculares se multiplican más que lo normal, y las células se vuelven extragrandes conforme se diferencian, lo que produce ganado notablemente musculoso.

¿Cómo codifica el ADN las instrucciones para rasgos como el tamaño muscular, el color de flor y el sexo? ¿Cómo estas instrucciones se transmiten de generación en generación? ¿Y por qué en ocasiones cambian las instrucciones?

DE UN VISTAZO

12.1 ¿Cómo descubrieron los científicos que los genes están hechos de ADN?

12.2 ¿Cuál es la estructura del ADN?

12.3 ¿Cómo codifica el ADN información genética?

12.4 ¿Cómo la replicación de ADN asegura la constancia

genética durante la división celular?

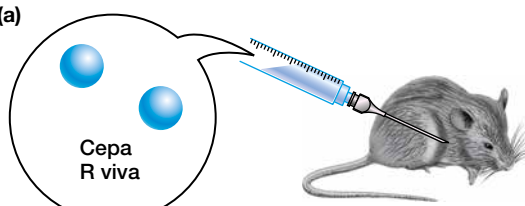
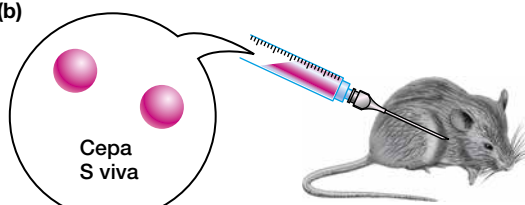
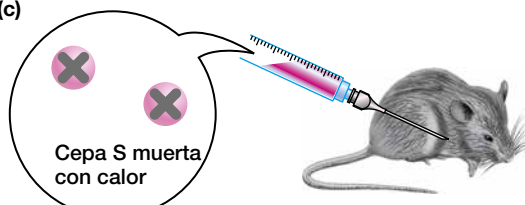
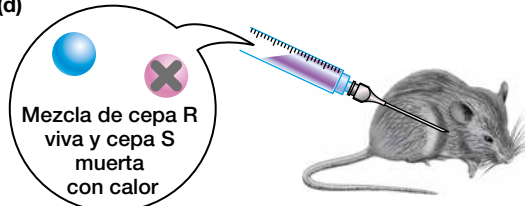
12.5 ¿Qué son las mutaciones y cómo ocurren?

12.1 ¿CÓMO DESCUBRIERON LOS CIENTÍFICOS QUE LOS GENES ESTÁN HECHOS DE ADN?

Hacia comienzos del siglo XX, los científicos habían aprendido que la información genética existe en unidades discretas que llamaron genes, y que los genes son partes de los cromosomas. Los cromosomas están compuestos sólo por proteína y ADN, de modo que uno de éstos debe ser la molécula de la herencia. Pero, ¿cuál?

A finales de la década de 1920, Frederick Griffith, un investigador británico, intentó desarrollar una vacuna para evitar la neumonía bacteriana. Algunas vacunas constaban de una cepa debilitada de bacterias, que no puede causar enfermedad. El inyectar una cepa debilitada, pero todavía viva, en un animal puede estimular la inmunidad contra las cepas causantes de enfermedad (virulentas). Otras vacunas usan bacterias virulentas muertas mediante la exposición a calor o químicos.

Griffith experimentó con dos cepas de la bacteria *Streptococcus pneumoniae*. Una cepa, llamada R, no causó neumonía

Cepa bacteriana inyectada a ratón	Resultado	Conclusión
(a)  Cepa R viva	 El ratón permanece sano.	La cepa R no causa neumonía.
(b)  Cepa S viva	 El ratón contrae neumonía y muere.	La cepa S causa neumonía.
(c)  Cepa S muerta con calor	 El ratón permanece sano.	La cepa S muerta con calor no causa neumonía.
(d)  Mezcla de cepa R viva y cepa S muerta con calor	 El ratón contrae neumonía y muere.	Una sustancia de la cepa S muerta con calor puede transformar la cepa R inocua en una cepa S mortal.

▲ **FIGURA 12-1 Transformación en bacterias** El descubrimiento de Griffith de que las bacterias pueden transformarse de inocuas a mortales tendió el terreno para el descubrimiento de que los genes están compuestos por ADN.

cuando se inyectó en ratones (**FIG. 12-1a**), pero inyectar ratones con otra cepa, llamada S, causó neumonía, y mató los ratones en un día o dos (**FIG. 12-1b**). Como se esperaba, cuando la cepa S se mató con calor antes de inyectarse en los ratones, no causó la enfermedad (**FIG. 12-1c**). Por desgracia, ni la cepa R viva ni la cepa S muerta con calor ofrecieron inmunidad contra las bacterias de la cepa S viva.

Griffith también intentó inyectar una mezcla de bacterias de cepa R viva y bacterias de la cepa S muertas con calor (**FIG. 12-1d**). Puesto que ninguna causó neumonía por cuenta propia, él esperaba que los ratones permanecieran sanos. Para su sorpresa, enfermaron y murieron. Cuando realizó la autopsia a los ratones, recuperó de ellos bacterias de cepa S vivas. ¿Cómo los ratones adquirieron bacterias de la cepa S vivas? Griffith hipotetizó que alguna sustancia en la cepa S muerta con calor cambió a las bacterias vivas de la cepa R inocua en la cepa mortal S, un proceso que él llamó transformación. Estas bacterias transformadas podían causar neumonía.

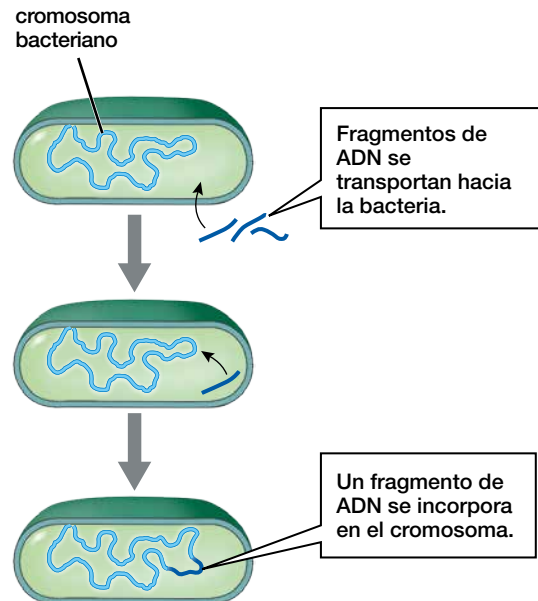
Griffith nunca descubrió una vacuna efectiva contra la neumonía, de modo que, en ese sentido, sus experimentos fueron un fracaso (de hecho, una vacuna efectiva contra *Streptococcus pneumoniae* no se desarrolló sino hasta finales de la década de 1970). Sin embargo, los experimentos de Griffith marcaron un punto de inflexión para comprender la genética, porque otros investigadores sospecharon que la sustancia que causaba la transformación podría ser la tan buscada molécula de la herencia.

La molécula transformadora es ADN

En 1944, Oswald Avery, Colin MacLeod y Maclyn McCarty descubrieron que la molécula transformadora es el ADN. Ellos aislaron ADN de bacterias de cepa S, las mezclaron con bacterias vivas de cepa R y produjeron bacterias vivas de cepa S. Trataron algunas muestras con enzimas destructoras de proteínas y otras muestras con enzimas destructoras de ADN. Las enzimas destructoras de proteína no evitaron la transformación, pero las enzimas destructoras de ADN sí lo hicieron. Por tanto, concluyeron que la transformación debe causarla el ADN, y no proteína que lo contamina.

Este descubrimiento ayudó a interpretar los resultados de los experimentos de Griffith. Calentar las células de la cepa S las mataba mas no destruía por completo su ADN. Cuando las bacterias de la cepa S muertas con calor se mezclaban con bacterias vivas de la cepa R, fragmentos del ADN de las células muertas de la cepa S entraban en algunas de las células de la cepa R y se incorporaban en los cromosomas de las bacterias de la cepa R (**FIG. 12-2**). Algunos de estos fragmentos de ADN contenían los genes necesarios para causar neumonía, lo que transforma una célula inocua de cepa R en una célula virulenta de cepa S. Por tanto, Avery, MacLeod y McCarty concluyeron que el ADN es la molécula de la herencia.

Durante la siguiente década siguió acumulándose evidencia de que el ADN es el material genético. Por ejemplo, antes de dividirse, una célula eucarionte duplica sus cromosomas (véase el Capítulo 9) y duplica exactamente el contenido de su ADN, pero no su contenido de proteína, como se esperaría si los genes estuviesen hechos de ADN y no de proteína. No obstante, no todos estaban convencidos, hasta que Alfred Hershey y Martha Chase mostraron que el ADN es el material genético de los bacteriófagos (virus que infectan bacterias), como



▲ **FIGURA 12-2 El mecanismo molecular de la transformación** La transformación puede ocurrir cuando una bacteria viva toma fragmentos de ADN de su ambiente y los incorpora en sus cromosomas.

se describe en el “¿Cómo sabes eso? El ADN es la molécula de la herencia” de la página 202.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

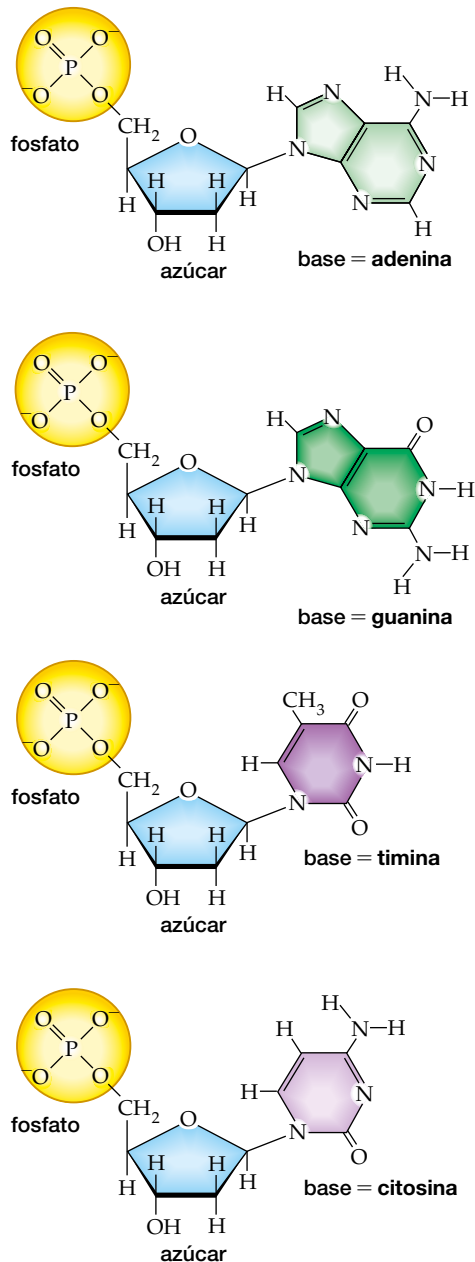
- describir los experimentos de Griffith; Avery, MacLeod y McCarty; y Hershey y Chase?
- explicar por qué estos experimentos mostraron que el ADN es la molécula de la herencia?

12.2 ¿CUÁL ES LA ESTRUCTURA DEL ADN?

Saber que los genes están hechos de ADN todavía no responde las preguntas cruciales acerca de la herencia: ¿cómo ADN codifica el ADN la información genética? ¿Cómo se duplica el ADN de modo que una célula pueda transmitir su información hereditaria a sus células hijas? Los secretos de la función y duplicación del ADN se encuentran en la estructura tridimensional de la molécula de ADN.

El ADN está compuesto por cuatro nucleótidos

El ADN consta de largas cadenas hechas de subunidades llamadas **nucleótidos**. Cada nucleótido tiene tres partes: un grupo fosfato, una azúcar llamada desoxirribosa y una de cuatro **bases** nitrogenadas. Las bases en el ADN son **adenina (A)**, **guanina (G)**, **timina (T)** y **citocina (C)** (**FIG. 12-3**). La adenina y la guanina constan de anillos de cinco y seis miembros fusionados de átomos de carbono



▲ **FIGURA 12-3** Nucleótidos de ADN

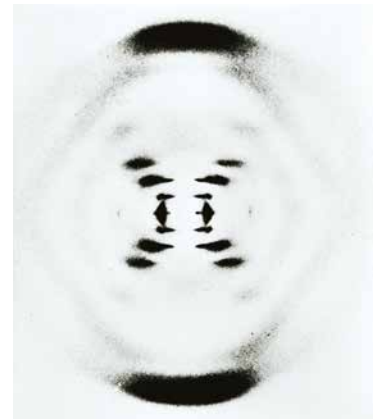
y nitrógeno, con diferentes grupos funcionales unidos al anillo de seis miembros. La timina y la citosina constan de un solo anillo de seis miembros de átomos de carbono y nitrógeno, de nuevo con diferentes grupos funcionales unidos al anillo.

En la década de 1940, el bioquímico Erwin Chargaff analizó las cantidades de las cuatro bases en el ADN de organismos tan diversos como bacterias, erizos de mar, peces y seres humanos. Descubrió una curiosa consistencia: aunque las proporciones de cada base difieren de especie en especie, para cualquier especie dada, siempre hay cantidades iguales de adenina y timina, e iguales cantidades de guanina y citosina. Sin embargo, sería casi una década después cuando alguien sospechó a qué se debía que esta consistencia, llamada “regla de Chargaff”, fuera cierta.

El ADN es una doble hélice de dos cadenas de nucleótidos

A finales de la década de 1940, muchos científicos comenzaron a investigar la estructura del ADN. Los investigadores británicos Maurice Wilkins y Rosalind Franklin usaron una técnica llamada difracción de rayos X para estudiar la molécula de ADN (**FIG. 12-4**). Aunque los patrones de difracción de rayos X no ofrecen una imagen directa de las moléculas, sí proporcionan considerable información acerca de la forma y estructura moleculares. Wilkins y Franklin hicieron varias deducciones a partir de sus experimentos. Primera: una molécula de ADN es larga y delgada, con un ancho uniforme de dos nanómetros (dos mil millonésimas de metro). Segunda: el ADN es helicoidal, y gira como una escalera de caracol. Tercera: el ADN es una hélice doble; esto es: dos cadenas de nucleótidos se enrollan entre sí. Cuarta: el ADN consta de subunidades repetidas. Y quinta: probablemente los fosfatos están en el exterior de la hélice.

De haber tenido tiempo, Franklin y Wilkins tal vez habrían deducido la estructura correcta del ADN. Sin embargo, dos jóvenes científicos, James Watson y Francis Crick (**FIG. 12-5**), ganaron la primicia. Wilkins compartió con ellos datos de difracción de rayos X, de modo que ellos conocían el tamaño y la forma generales de una molécula de ADN. Al comprender cómo se enlazan



▲ **FIGURA 12-4** Difracción de rayos X. Imagen del ADN El patrón cruzado de manchas oscuras es característico de moléculas helicoidales como el ADN. Mediciones de diversos aspectos del patrón indican las dimensiones de la hélice del ADN: por ejemplo, la distancia entre las manchas oscuras corresponde a la distancia entre las vueltas de la hélice.

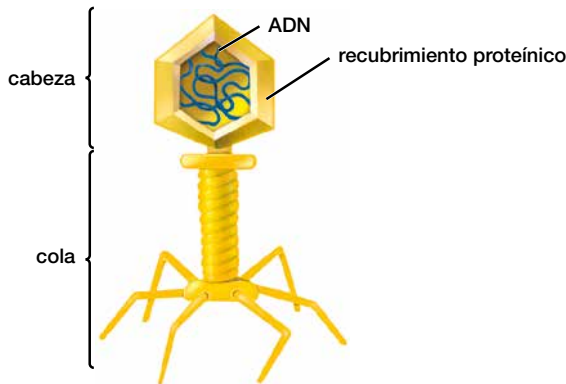


▲ **FIGURA 12-5** James Watson (izquierda) y Francis Crick con su modelo de ADN

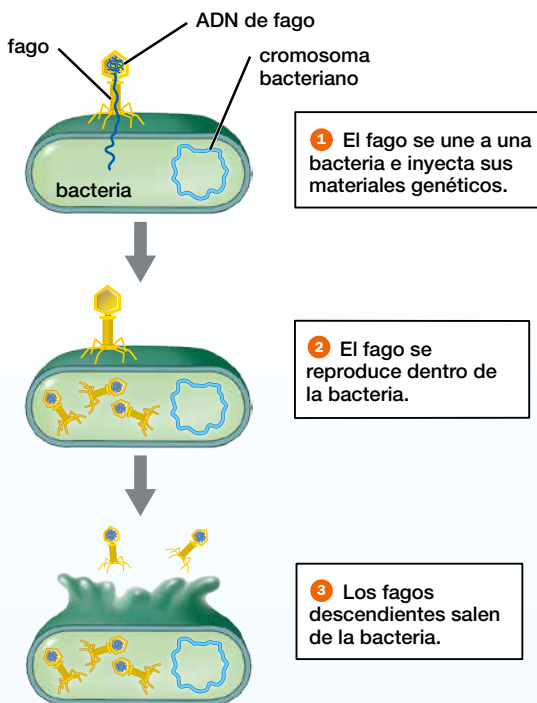
¿CÓMO SABES ESO?

El ADN es la molécula de la herencia

Avery, MacLeod y McCarty mostraron que la molécula transformadora en las bacterias era el ADN. ¿Esto significaba que el ADN era la molécula de la herencia buscada durante tanto tiempo? Algunos no estaban tan seguros, hasta que Alfred Hershey y Martha Chase casi convinieron a todos los escépticos restantes con un maravilloso conjunto de experimentos en 1952.



(a) Estructura de un bacteriófago



(b) Reproducción de bacteriófago

Hershey y Chase estudiaron un tipo de virus, llamado **bacteriófago** (“fago”, para abreviar), que infecta bacterias (**FIG. E12-1**). Cuando un fago encuentra una bacteria, se une a la pared celular bacteriana e inyecta su material genético en la bacteria **1**. El recubrimiento exterior del fago permanece en el exterior. La bacteria no puede distinguir los genes del fago de los suyos propios, de modo que “lee” los genes del fago y usa dicha información para producir más fagos **2**. Al final, la bacteria se lisa y libera los nuevos fagos **3**.

La mayoría de los fagos son químicamente muy simples, y constan sólo de ADN y proteína. Por tanto, una de estas dos moléculas debe ser el material genético del fago. Tanto el ADN como proteína contienen carbono, oxígeno, hidrógeno y nitrógeno. El ADN también contiene fósforo, pero no azufre, mientras que las proteínas contienen azufre, mas no fósforo. Hershey y Chase usaron estas diferencias en la composición del ADN y la proteína para deducir que el ADN es la molécula de la herencia de los bacteriófagos. (**FIG. E12-2**).

Hershey y Chase forzaron a un cultivo de fagos para sintetizar ADN usando fósforo radiactivo, lo cual marcó el ADN del fago. También forzaron a otro cultivo de fagos para sintetizar proteína usando azufre radiactivo, lo que marcó la proteína del fago **1**. Bacterias fueron infectadas por uno de estos dos cultivos de fagos marcados **2**. Luego las bacterias se pusieron a girar en una mezcladora para desprender de ellas los recubrimientos de los fagos **3**, y después se centrifugaron para separar las bacterias de los recubrimientos de fago **4**.

Hershey y Chase descubrieron que, si las bacterias eran infectadas por fagos que contenían proteína marcada radiactivamente, los recubrimientos de fago resultantes eran radiactivos, pero la bacteria no lo estaba. Si las bacterias eran infectadas por fagos que contenían ADN radiactivo, las bacterias se volvían radiactivas pero los recubrimientos de fago no lo eran **5**. Por tanto, la sustancia inyectada por los fagos en las bacterias era ADN, no proteína. Más aún: las bacterias infectadas produjeron nuevos fagos, incluso después de remover los recubrimientos protéicos, lo que demuestra que el material genético era el ADN inyectado, no la proteína en el recubrimiento. En palabras de James Watson, este experimento proporcionó “poderosas nuevas pruebas de que el ADN es el material genético primario”.

PENSAMIENTO CRÍTICO Algunos virus, como el de mosaico del tabaco (VMT), constan de un recubrimiento protéico que rodea al ácido ribonucleico (ARN) en lugar de al ADN. Algunos años después de los experimentos Hershey-Chase, Heinz Fraenkel-Conrat y varios colegas separaron VMT de dos cepas diferentes (normal y HR) en sus componentes protéico y ARN. Entonces mezclaron la proteína de la cepa HR con el ARN de la cepa normal, y viceversa. Virus híbridos (o recubrimientos protéicos HR con ARN normal o recubrimientos protéicos normales con ARN HR) se ensamblaron de manera espontánea en estas mezclas. Después permitieron que los virus híbridos infectaran plantas de tabaco y produjeran nuevos virus. Si el ARN es el material genético del VMT, predice el tipo de recubrimientos protéicos formados por la descendencia de los virus híbridos.

▲ **FIGURA E12-1 Bacteriófagos** (a) Muchos bacteriófagos tienen estructuras complejas, incluidas una cabeza que contiene material genético, fibras de cola que se unen a la superficie de una bacteria y un elaborado aparato para inyectar su material genético en la bacteria. (b) Un bacteriófago se reproduce dentro de una bacteria.

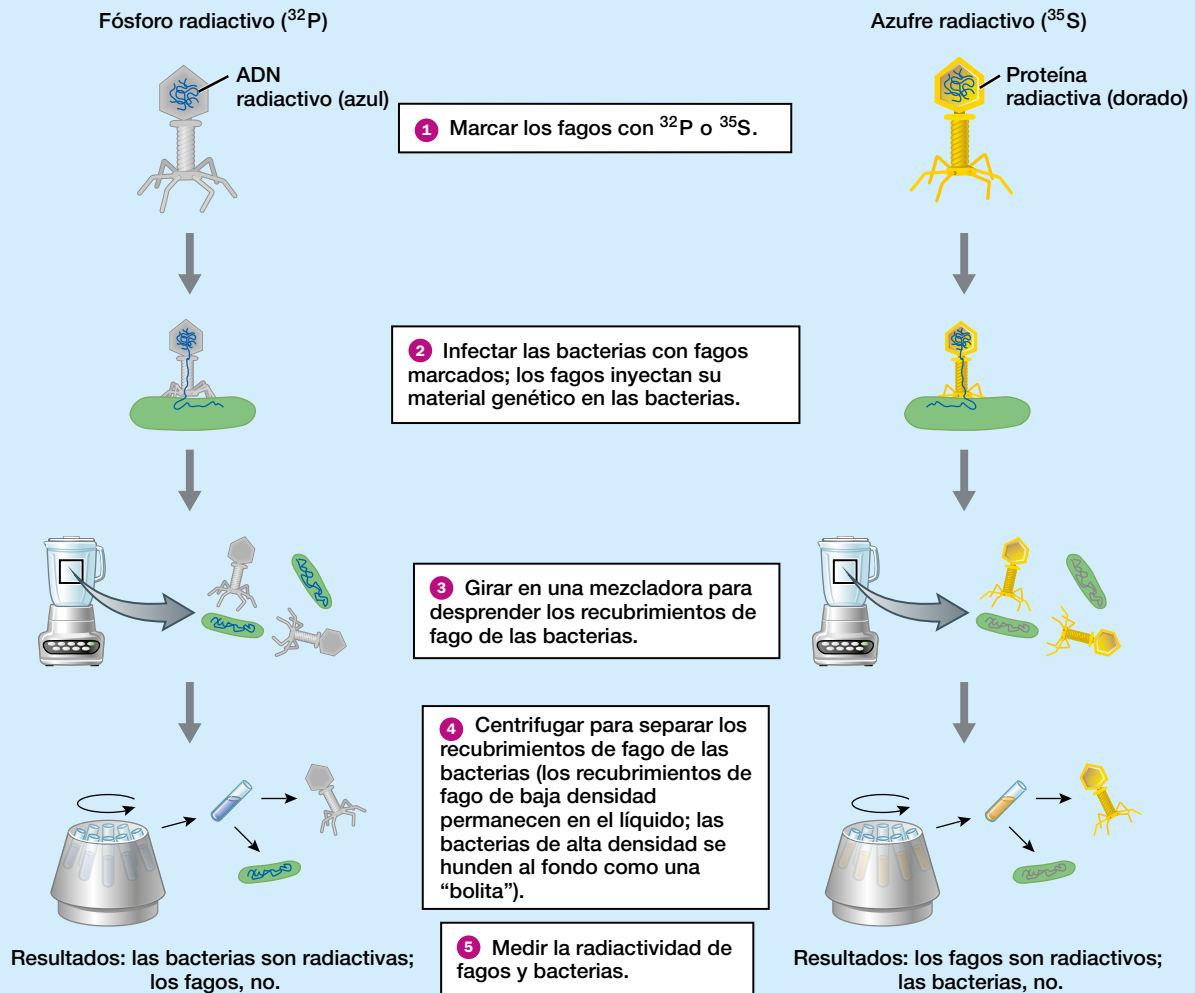
- Observaciones:**
1. Los virus bacteriófagos están formados sólo de ADN y proteína.
 2. Los bacteriófagos inyectan su material genético en las bacterias, y las fuerzan a sintetizar más fagos.
 3. El recubrimiento exterior de los bacteriófagos permanece afuera de las bacterias.
 4. El ADN contiene fósforo, mas no azufre.
 - El ADN puede “marcarse” con fósforo radiactivo.
 5. La proteína contiene azufre, mas no fósforo.
 - La proteína puede “marcarse” con azufre radiactivo.

Pregunta: ¿Cuál es el material genético de los bacteriófagos, el ADN o la proteína?

Hipótesis: El ADN es el material genético.

- Predicción:**
1. Si las bacterias son infectadas con bacteriófagos que contienen ADN marcado radiactivamente, las bacterias serán radiactivas.
 2. Si las bacterias son infectadas con bacteriófagos que contienen proteína marcada radiactivamente, las bacterias no serán radiactivas.

Experimento:



Conclusión: Las bacterias infectadas contienen fósforo radiactivo mas no azufre radiactivo, lo que apoya la hipótesis de que el material genético de los bacteriófagos es ADN, no proteína.

▲ **FIGURA E12-2 El experimento Hershey-Chase** Al marcar radiactivamente o el ADN o la proteína de bacteriófagos, Hershey y Chase pusieron a prueba si el material genético de los fagos es ADN (lado izquierdo del experimento) o proteína (lado derecho).

las moléculas orgánicas y la intuición de que “los objetos biológicos importantes vienen en pares”, como dijo Watson, Crick y Watson ofrecieron un modelo molecular detallado para la estructura del ADN.

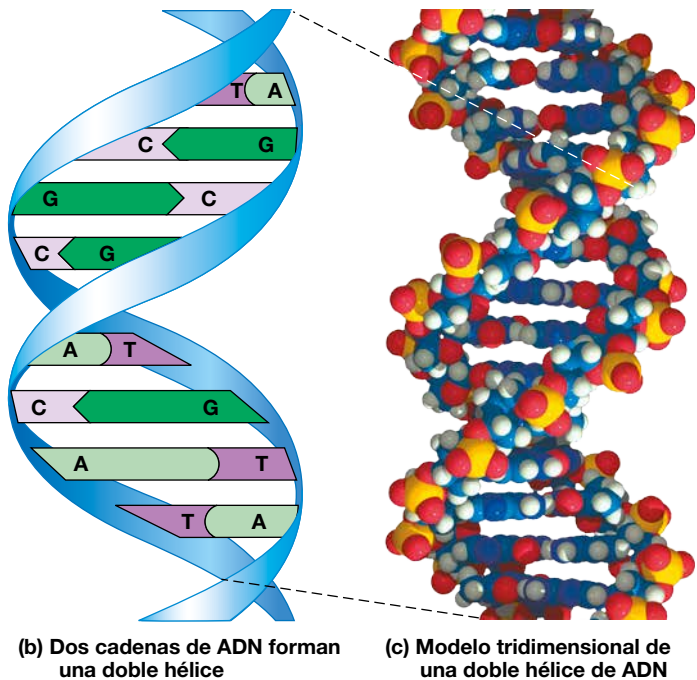
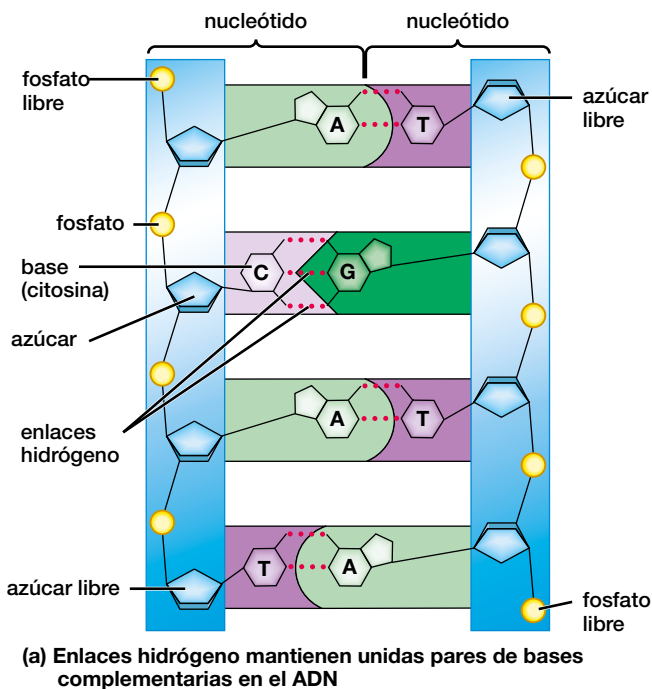
Watson y Crick propusieron que una sola cadena de ADN es un polímero que consta de muchas subunidades nucleótido. El grupo fosfato de un nucleótido está enlazado al azúcar del siguiente nucleótido en la cadena, lo que en consecuencia produce un **esqueleto de azúcar-fosfato** de azúcares y fosfatos alternados, enlazados de manera covalente (**FIG. 12-6**). Las bases de los nucleótidos se pegan a partir de este esqueleto de azúcar-fosfato.

Todos los nucleótidos en una sola cadena de ADN están orientados en la misma dirección. Por tanto, los dos extremos de una cadena de ADN difieren; un extremo tiene un azúcar “libre” o no enlazado, y el otro extremo tiene un fosfato “libre” o no enlazado (**FIG. 12-6a**). Imagina una larga fila de automóviles detenidos en una congestionada calle de un solo carril y sentido durante la noche; los faros de los automóviles (fosfatos libres) siempre apuntan hacia adelante y sus luces traseras (azúcares libres) siempre apuntan hacia atrás. Si los automóviles están atascados muy juntos, un peatón que esté frente a la

línea de automóviles sólo verá los faros del primer automóvil; un peatón en la parte trasera de la línea sólo verá las luces traseras del último automóvil.

Enlaces de hidrógeno entre bases complementarias mantienen unidas dos cadenas de ADN en una doble hélice

La importante visión de Watson y Crick fue que el ADN en un cromosoma de un organismo vivo consta de dos cadenas, ensambladas como una escalera hecha de módulos nucleótidos similares, mas no idénticos. Los esqueletos de azúcar-fosfato de las dos cadenas forman los dos “soportes” de la escalera de ADN. Las bases que sobresalen de cada cadena se unen entre sí con enlaces de hidrógeno y forman los “peldaños” de la escalera (véase Fig. 12-6a). Ahora observa el tamaño de las bases: adenina y guanina contienen cada una dos anillos fusionados, de modo que son grandes. Timina y citosina, cada una sólo con un anillo sencillo, son pequeñas. Recuerda: los datos de rayos X mostraron que una molécula de ADN tiene un ancho



▲ **FIGURA 12-6 El modelo de Watson-Crick para la estructura ADN** (a) Enlaces de hidrógeno entre pares de bases complementarias mantienen unidas las dos cadenas de ADN. Tres enlaces de hidrógeno unen guanina con citosina, y dos enlaces de hidrógeno unen adenina con timina. Observa que cada cadena tiene un fosfato libre en un extremo y un azúcar libre en el extremo opuesto, pero las dos cadenas corren en direcciones opuestas. (b) Las cadenas de ADN se enrollan una alrededor de la otra en una doble hélice, como una escalera de caracol, con el esqueleto de azúcar-fosfato que forma los soportes y los pares de bases complementarias que forman los peldaños. (c) Modelo “tridimensional” de estructura de ADN.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cuál consideras sería más difícil de romper: un par de bases A-T o un par de bases C-G?

uniforme. La escalera de ADN tendrá un ancho uniforme sólo si cada peldaño consta de una base pequeña y una grande. ¿Cuáles pares de base encajan para formar un peldaño?

Echa un vistazo cercano a los pares de bases en los peldaños de la Figura 12-6a. La adenina puede formar enlaces sólo con timina, y la guanina puede formar enlaces hidrógeno sólo con citosina. Estos pares A-T y G-C se llaman **pares de bases complementarias**. Cada peldaño de la escalera de ADN está formado por pares de bases complementarias. Por tanto, la secuencia de bases de una cadena de ADN te indica la secuencia de bases de la otra cadena. Por ejemplo, si en una cadena se lee A-T-T-C-C-, la otra cadena debe leerse T-A-A-G-G.

Los pares de bases complementarias explican la “regla de Chargaff”, que el ADN de una especie dada contiene igual cantidad de adenina y timina e igual cantidad de citosina y guanina. Puesto que una A en una cadena de ADN siempre se aparea con una T en la otra cadena, la cantidad de A siempre es igual a la cantidad de T. De igual modo, puesto que una G en una cadena siempre se aparea con una C en la otra cadena de ADN, la cantidad de G siempre es igual a la cantidad de C.

Por último, como mostraron los datos de rayos X, la escalera de ADN no es recta: las dos cadenas están enrolladas una alrededor de la otra para formar una **doble hélice**, como una escalera que gira sobre su longitud para formar una escalera de caracol (**FIG. 12-6b**). Más aún: las dos cadenas en una doble hélice de ADN son antiparalelas entre sí; esto es: están orientadas en direcciones opuestas. En la Figura 12-6a, observa que la cadena izquierda de ADN tiene un grupo fosfato libre en la parte superior y una azúcar libre en la parte inferior; los extremos se invierten en la cadena derecha de ADN. Imagina de nuevo un atasco de tráfico vespertino, esta vez en una autopista de dos carriles y dos sentidos. Un peatón en un paso peatonal vería sólo los faros de los automóviles en un carril y sólo las luces traseras de los automóviles en el otro carril.

La estructura del ADN estaba resuelta. El 7 de marzo de 1953, en el Eagle Pub en Cambridge, Inglaterra, Francis Crick proclamó a la multitud reunida: “hemos descubierto el secreto de la vida”. Esta afirmación no estaba lejos de la verdad. Aunque se necesitarían más datos para confirmar los detalles, en pocos años el descubrimiento de la doble hélice revolucionó gran parte de la biología, incluidas la genética, la biología evolutiva y la medicina. La revolución continúa en la actualidad.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los cuatro nucleótidos que se encuentran en el ADN, cómo se construyen cadenas individuales de ADN y la estructura tridimensional del ADN?

12.3 ¿CÓMO CODIFICA EL ADN INFORMACIÓN GENÉTICA?

Observa de nuevo la estructura de ADN que se muestra en la Figura 12-6. ¿Puedes ver por qué muchos científicos tuvieron problemas para creer que el ADN podía ser el portador de la información genética? Considera las múltiples características de sólo un organismo. ¿Cómo es que características como el color

de las plumas de una ave, el tamaño y forma de su pico, y su capacidad para cantar, pueden estar determinados por una molécula elaborada a partir de sólo cuatro nucleótidos diferentes?

La información genética está codificada en la secuencia de nucleótidos

La respuesta es que no es importante el *número* de diferentes nucleótidos, sino su *secuencia*. Dentro de una cadena de ADN, los cuatro nucleótidos pueden acomodarse en cualquier orden, y cada secuencia única de nucleótidos representa un conjunto único de instrucciones genéticas. Una analogía puede ayudar: tú no necesitas muchas letras diferentes para construir un lenguaje. El inglés tiene 26 letras, pero el hawaiano sólo tiene 12, y el lenguaje binario de las computadoras usa sólo dos “letras” (0 y 1, o “apagado” y “encendido”). No obstante, los tres lenguajes pueden construir millones de oraciones diferentes. Un tramo de ADN que tenga sólo 10 nucleótidos de largo puede formar más de un millón de secuencias diferentes de los cuatro nucleótidos. Puesto que un organismo tiene de millones (bacterias) a miles de millones (en plantas o animales) de nucleótidos, el ADN puede codificar una sorprendente cantidad de información. Como se describirá en el Capítulo 13, la secuencia de ADN de la mayoría de los genes codifica la información necesaria para sintetizar una proteína.

Para tener sentido, las letras de un lenguaje deben estar en el orden correcto. De igual modo, un gen debe tener los nucleótidos correctos en la secuencia correcta. Así como, en castellano, “adición” y “adicción” significan diferentes cosas, y “udición” no significa algo, diferentes secuencias de nucleótidos en el ADN pueden codificar trozos de información muy diferentes, o ninguna información. Las proteínas resultantes pueden ser por completo funcionales, parcialmente funcionales o no funcionales.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo codifica el ADN la información hereditaria?

ESTUDIO DE CASO / CONTINUACIÓN

Músculos, mutaciones y miostatina

La secuencia de nucleótidos en un gen determina la función de la proteína que codifica. El gen miostatina de los Herefords y la mayoría de otras razas de ganado tiene una secuencia de nucleótidos que difiere de la secuencia en el gen miostatina del Azul Belga. El gen Hereford codifica una proteína que limita el tamaño muscular; sin embargo, el gen Azul Belga codifica una proteína miostatina por completo no funcional, de modo que sus músculos se vuelven exagerados. Tanto Hereford como Azul Belga son líneas puras: su descendencia tiene la misma secuencia de nucleótidos en sus genes miostatina que sus progenitores, lo que ocurre porque la duplicación del ADN, de célula a célula y de progenitor a descendiente, casi siempre produce exactamente las mismas secuencias de nucleótidos, una y otra vez. ¿Cómo duplican su ADN con tanta precisión las células?

¿TE HAS PREGUNTADO...

es genética? Se sabe que algunos genes realizan significativas contribuciones al desempeño atlético. Por ejemplo, las mutaciones de miostatina pueden aumentar la fuerza y la rapidez. Diferentes alelos de un gen llamado *ACTN3* parecen favorecer los deportes de rapidez y potencia sobre las carreras de fondo y otros deportes de resistencia. Sin embargo, al menos 240 genes contribuyen al desempeño atlético del ser humano, y los efectos de la mayoría de los genes individuales (incluidos *ACTN3*) son pequeños. Con toda probabilidad, los superatletas como Bolt ganaron la “lotería genética” y heredaron montones de alelos que cada uno aumenta su desempeño sólo un poco, pero que se acumulan para un atletismo sin igual.

cuántos genes influyen en las proezas atléticas?

Enfréntalo: tú nunca correrás como Usain Bolt. ¿Cuánta de su fantástica habilidad

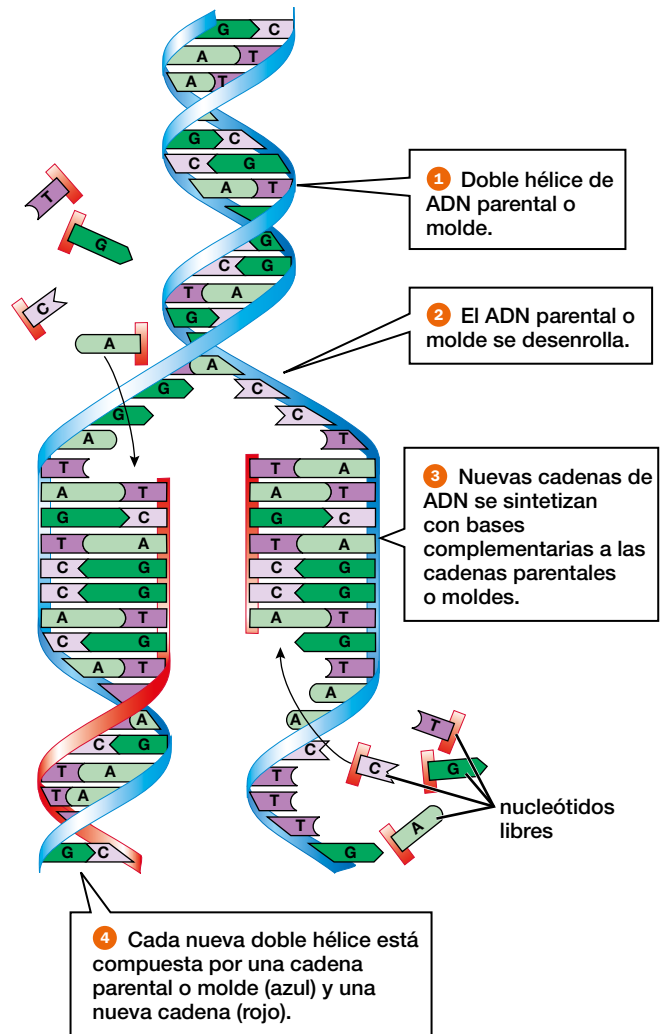
12.4 ¿CÓMO LA REPLICACIÓN DE ADN ASEGURA LA CONSTANCIA GENÉTICA DURANTE LA DIVISIÓN CELULAR?

En la década de 1850, el patólogo austriaco Rudolf Virchow se dio cuenta de que “todas las células provienen de células”. Todos los billones de células de tu cuerpo son la descendencia de otras células, y se remontan a cuando eras un óvulo fecundado. Más aún: casi toda célula de tu cuerpo contiene información genética idéntica, la misma información genética que estaba presente en dicho óvulo fecundado. Cuando las células se reproducen por división celular mitótica, cada célula hija recibe una copia casi perfecta de la información genética de la célula progenitora. Por tanto, antes de la división celular, la célula progenitora debe sintetizar dos copias exactas de su ADN. Un proceso llamado **replicación de ADN** produce estas dos dobles hélices idénticas de ADN.

La replicación de ADN produce dos dobles hélices de ADN, cada una con una cadena original y una nueva cadena

En su artículo que describe la estructura del ADN, Watson y Crick incluyeron uno de los mayores eufemismos en toda la ciencia: “no ha escapado a nosotros que el apareamiento específico [de bases] que hemos postulado sugiere de inmediato un posible mecanismo de copiado para el material genético”. De hecho, el apareamiento de bases es el cimiento de la replicación del ADN. Puesto que una adenina en una cadena debe parearse con una timina en la otra cadena, y una citosina debe parearse con una guanina, la secuencia de bases de cada cadena contiene toda la información necesaria para replicar la otra cadena.

De manera conceptual, la replicación del ADN es bastante simple (**FIG. 12-7**). Los componentes esenciales son las cadenas de ADN parentales o moldes **1**, **nucleótidos libres** (todavía no parte de una cadena de ADN) que se sintetizaron antes en el citoplasma y se importaron en el núcleo, y varias

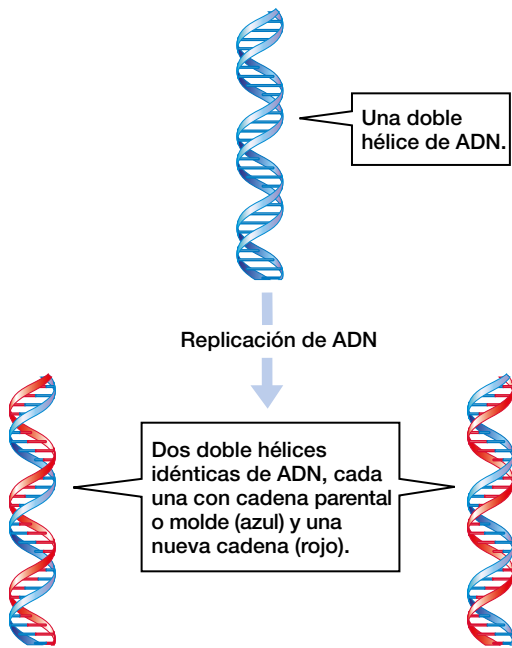


▲ **FIGURA 12-7** Características básicas de la replicación de ADN

Durante la replicación se separan las dos cadenas de la doble hélice de ADN parental o molde. Nucleótidos libres que son complementarios a los que hay en cada cadena se unen para formar nuevas cadenas hijas. Cada cadena parental o molde y su nueva cadena hija forman una nueva doble hélice.

enzimas que desenrollan la doble hélice de ADN parental o molde y sintetizan nuevas cadenas de ADN.

Primero, enzimas llamadas **ADN helicasas** (que significa “enzimas que rompen la hélice de ADN”) separan la doble hélice parental o molde, de modo que las bases de las dos cadenas de ADN ya no están unidas entre sí **2**. En segundo lugar, enzimas llamadas **ADN polimerasas** (“enzimas que sintetizan un polímero de ADN”) se mueven a lo largo de cada cadena de ADN parental separada, y relacionan bases en las cadenas parentales con nucleótidos libres complementarios **3**. Por ejemplo, la ADN polimerasa se aparea en una adenina expuesta en la cadena parental o molde con una timina libre. ADN polimerasa también conecta estos nucleótidos libres entre ellos para formar dos nuevas cadenas de ADN, una nueva cadena complementaria a cada cadena parental o molde. Por ende, si una cadena de ADN parental lee T-A-G, la ADN polimerasa sintetizará



▲ FIGURA 12-8 Replicación semiconservativa de ADN

una nueva cadena con la secuencia complementaria A-T-C-. Para más información acerca de cómo se replica el ADN, consulta el “Con más detalle: Estructura y replicación del ADN” en la página 208.

Cuando la replicación es completa, cada cadena de ADN parental o molde y su recién sintetizada cadena hija complementaria de ADN se enrolla para formar nuevas doble hélices ⁴. Al elaborar cada nueva doble hélice, la replicación del ADN usa, o conserva, una cadena de ADN parental o molde y sintetiza una nueva cadena, de modo que el proceso se llama **replicación semiconservativa** (FIG. 12-8).

Si no ocurren errores, las secuencias de bases de ambas nuevas doble hélices de ADN son idénticas a la secuencia de bases de la doble hélice de ADN parental y, desde luego, entre ellas.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir el proceso de replicación del ADN, incluidas las enzimas involucradas y las acciones que realizan?
- explicar por qué la replicación de ADN se llama “semiconservativa”?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Músculos, mutaciones y miostatina

El ganado “doblemente musculoso” se reportó por primera vez a comienzos del siglo XIX. En algún momento, entre finales del XVIII y principios del XIX, debió ocurrir una mutación en el gen miostatina del ancestro de Azul Belga, lo que cambió la secuencia de nucleótidos del gen. Si la replicación del ADN es tan precisa, ¿cómo ocurren tales mutaciones?

12.5 ¿QUÉ SON LAS MUTACIONES Y CÓMO OCURREN?

La secuencia de nucleótidos de ADN se conserva, con gran precisión, de división celular a división celular, y de generación a generación. Sin embargo, en ocasiones ocurren cambios en la secuencia de nucleótidos: éstas son **mutaciones** y son la fuente de toda la variación genética. Las mutaciones con frecuencia son dañinas, como cambiar al azar las palabras en medio del *Hamlet* de Shakespeare tal vez interrumpiría el flujo de la obra. Si una mutación es en realidad dañina, una célula u organismo que lo herede puede morir rápidamente. Otras mutaciones no tienen efecto sobre el organismo o, en casos muy raros, son incluso benéficas. Las mutaciones que son ventajosas, al menos en ciertos ambientes, serán favorecidas por selección natural y son la base para la evolución de la vida sobre la Tierra (véase la Unidad 3).

Replicación precisa, revisión y reparación de ADN producen ADN casi libre de errores

La especificidad de los enlaces hidrógeno entre pares de bases complementarias hacen muy precisa la replicación del ADN. El ADN polimerasa incorpora bases incorrectas aproximadamente una vez en cada 10 mil a un millón de pares de bases. Sin embargo, las cadenas de ADN completadas contienen sólo alrededor de un error en cada 100 millones a 10 mil millones de pares de bases (en los seres humanos, por lo general menos de uno por cromosoma por replicación). Esta tasa de error tan baja es el resultado de enzimas reparadoras del ADN que revisan cada cadena hija durante y después de su síntesis. Por ejemplo, algunas formas de ADN polimerasa reconocen un error en el apareado de bases mientras ocurre. Estos tipos de ADN polimerasa pausan, corrigen el error y luego siguen sintetizando más ADN. Otros cambios en la secuencia de bases del ADN que pueden ocurrir durante la vida de una célula por lo general también son corregidos por enzimas que reparan el ADN.

Químicos tóxicos, radiación o errores ocasionales durante la replicación de ADN pueden causar mutaciones

A pesar de la sorprendente precisión de la replicación de ADN, ningún organismo tiene ADN libre de errores. En ocasiones, los errores cometidos durante la replicación normal del ADN no se reparan. El ADN también puede dañarse por químicos tóxicos (como los radicales libres formados durante el metabolismo celular normal, algunos componentes del humo del cigarrillo y toxinas producidas por algunos mohos) y ciertos tipos de radiación (como los rayos ultravioleta en la luz solar). Los químicos tóxicos y la radiación aumentan la probabilidad de errores en el apareado de bases durante la replicación. Parte del ADN se daña entre replicaciones. Aunque la mayoría de los cambios en la secuencia del ADN se corrigen mediante enzimas reparadoras, las que permanecen son mutaciones.

CON MÁS DETALLE Estructura y replicación del ADN

Estructura del ADN

Para entender por completo la replicación del ADN, debes regresar a la estructura del ADN. Los bioquímicos siguen la pista de los átomos en una molécula compleja al numerarlos. En los nucleótidos (**FIG. E12-3**), los átomos que forman las “esquinas” de la base se numeran del 1 al 6 para los anillos sencillos de citosina y timina, o de 1 a 9 para los anillos dobles de adenina y guanina. Los átomos de carbono del azúcar se numeran del 1' (1 prima) al 5' (5 prima). El símbolo prima (') se usa para distinguir los átomos en el azúcar de los átomos en la base.

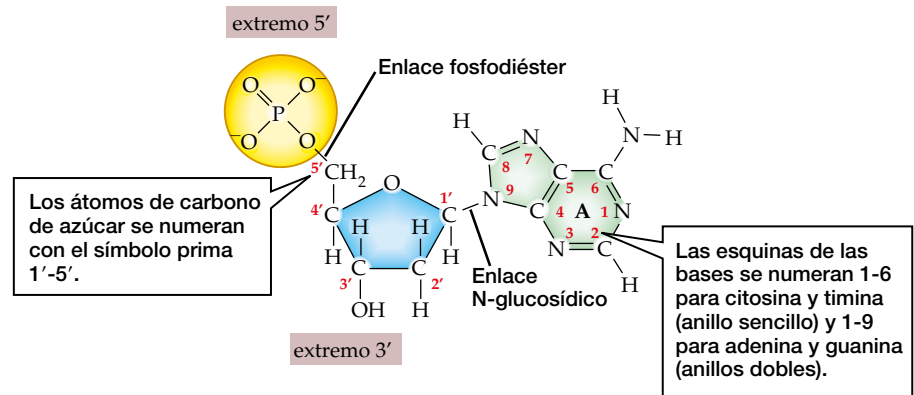
El azúcar de un nucleótido tiene dos “extremos” que pueden involucrarse en la síntesis del esqueleto de azúcar-fosfato de una cadena de ADN: un extremo 3', que tiene un grupo -OH (hidroxilo) libre unido al carbono 3' del azúcar, y un extremo 5', que tiene un grupo fosfato unido al carbono 5'. Cuando se sintetiza una cadena de ADN, el fosfato de un nucleótido se enlaza con el grupo hidroxilo en el azúcar del siguiente nucleótido (**FIG. E12-4**).

Esto todavía deja un grupo hidroxilo libre en el extremo 3' de un nucleótido y un grupo fosfato libre en el extremo 5' del otro nucleótido. Sin importar cuántos nucleótidos se unan, siempre hay un hidroxilo libre en el extremo 3' de la cadena y un fosfato libre en el extremo 5'.

Los esqueletos de azúcar-fosfato de las dos cadenas de una doble hélice son antiparalelos: corren en direcciones opuestas. Por tanto, en un extremo de la doble hélice, una cadena tiene un azúcar con un hidroxilo libre (el extremo 3') y la otra cadena tiene un fosfato libre (el extremo 5'). En el otro extremo de la doble hélice, se invierten las posiciones del azúcar libre y los fosfatos (**FIG. E12-5**).

Replicación de ADN

La replicación de ADN involucra tres eventos principales (**FIG. E12-6** en la página 210). Primero: la doble hélice de ADN está desenrollada y las dos cadenas están separadas, lo que permite leer la secuencia de nucleótidos. Entonces se sintetizan las nuevas cadenas de ADN con secuencias de nucleótidos complementarias a las dos cadenas originales. En las células eucariotes, se sintetizan dos cadenas una de forma continua (hebra líder) y la otra en pequeñas secuencias de nucleótidos llamados fragmentos de Okazaki (hebra rezagada), de modo que el tercer paso de la replicación de



▲ **FIGURA E12-3** Numeración de átomos de carbono en un nucleótido

ADN es unir los fragmentos de okazaki para que la hebra sea de manera continua de ADN. Cada paso lo realiza un conjunto distinto de enzimas.

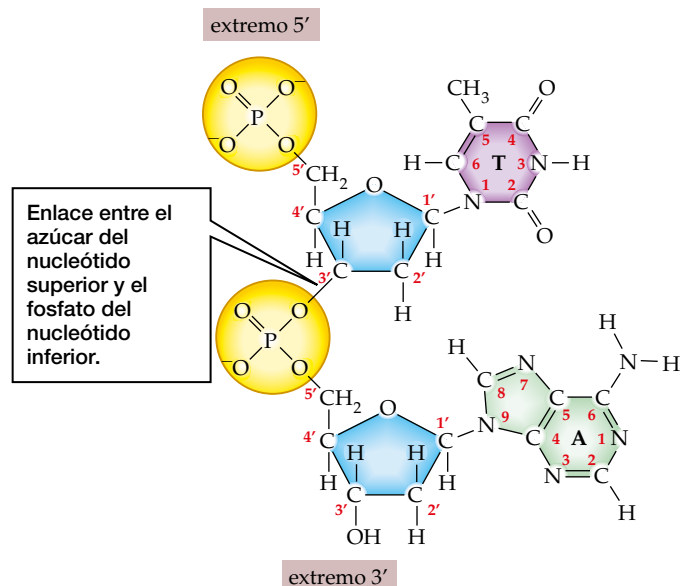
La ADN helicasa desenrolla y separa las cadenas de ADN parentales o moldes

Al actuar en conjunto con muchas otras enzimas, la ADN helicasa rompe los enlaces hidrógeno entre pares de bases complementarias que mantienen juntas las dos cadenas de ADN parental o molde. Esto desenrolla un segmento de la doble hélice parental o molde y separa las dos cadenas, lo que forma una burbuja de replicación ①, ②. Cada burbuja de replicación contiene una horquilla de

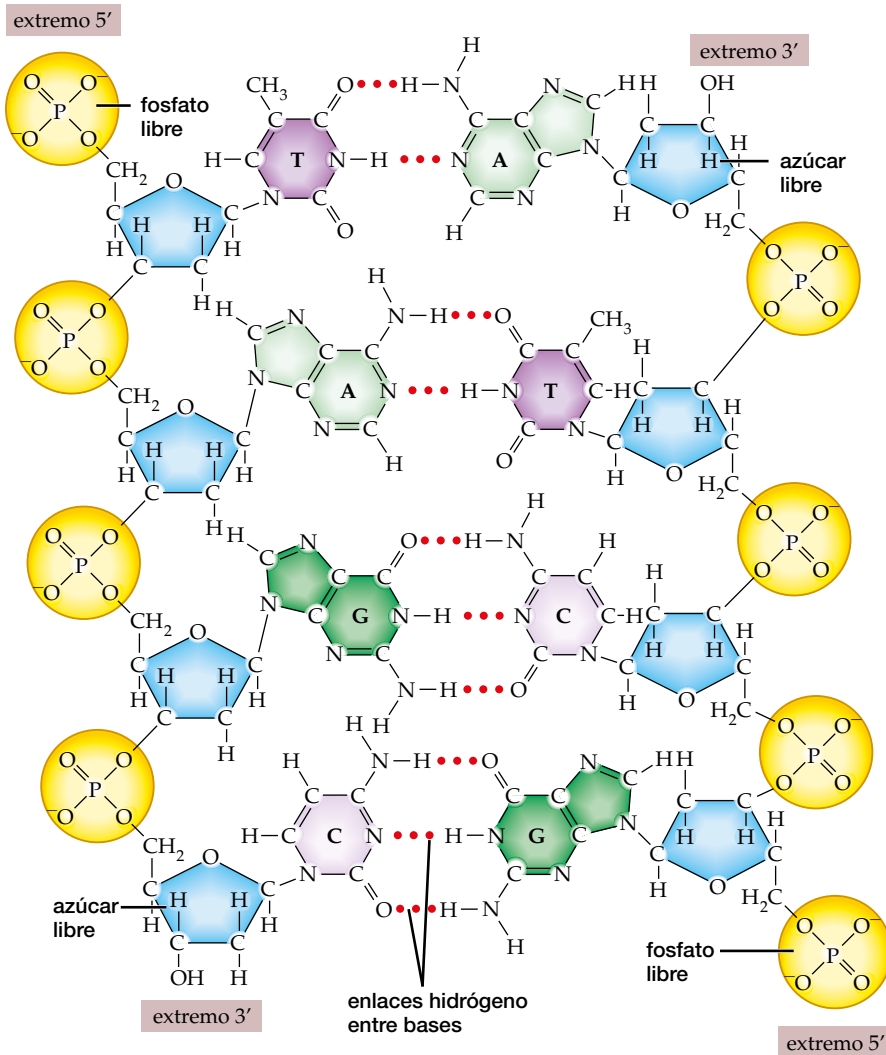
replicación en cada extremo, donde las dos cadenas de ADN parental o molde apenas comienzan a separarse. Dentro de la burbuja de replicación, las bases de las cadenas de ADN parental o molde ya no se enlazan una con otra.

La ADN polimerasa sintetiza nuevas cadenas de ADN

Las burbujas de replicación son esenciales porque permiten que una segunda enzima, ADN polimerasa, enlace a las cadenas de ADN separadas. En cada horquilla de replicación, un complejo de ADN polimerasa y otras proteínas se enlaza a cada cadena parental o molde ③. La ADN polimerasa



▲ **FIGURA E12-4** Numeración de átomos de carbono en un dinucleótido



▲ **FIGURA E12-5** Las dos cadenas de una doble hélice de ADN son antiparalelas

sa reconoce una base no pareada en la cadena parental y la relaciona con una base complementaria en un nucleótido libre. Entonces ADN polimerasa enlaza el fosfato del nucleótido libre incompleto (el extremo 5') con el azúcar del nucleótido más recientemente añadido (el extremo 3') de la creciente cadena hija. De esta forma, ADN polimerasa sintetiza el esqueleto de azúcar-fosfato de la cadena hija.

¿Por qué elaborar burbujas de replicación en lugar de sólo comenzar en un extremo de una doble hélice y copiar el ADN en un trozo continuo todo el camino hasta el otro extremo? Recuerda que los cromosomas eucariontes son muy largos: los cromosomas humanos varían desde unos 50 millones de nucleótidos en el relativamente pequeño cromosoma Y, hasta alrededor de 250 millones de nucleótidos en el cromosoma 1. El ADN

eucarionte se copia a una tasa de más o menos 50 nucleótidos por segundo, de modo que tardaría alrededor de 12 a 58 días en copiar un cromosoma humano en un trozo continuo. Para replicar un cromosoma completo en un tiempo razonable, muchas enzimas ADN helicasa abren muchas burbujas de replicación de manera simultánea, lo que permite que muchas enzimas ADN polimerasa copien las cadenas en trozos bastante pequeños todos al mismo tiempo. Cada burbuja individual se agranda conforme avanza la replicación del ADN, y las burbujas se fusionan cuando entran en contacto entre ellas.

La ADN polimerasa siempre se aleja del extremo 3' de una cadena de ADN parental o molde (el extremo con el grupo hidroxilo libre del azúcar) hacia el extremo 5' (con un grupo fosfato libre). Los nucleótidos nuevos siempre se

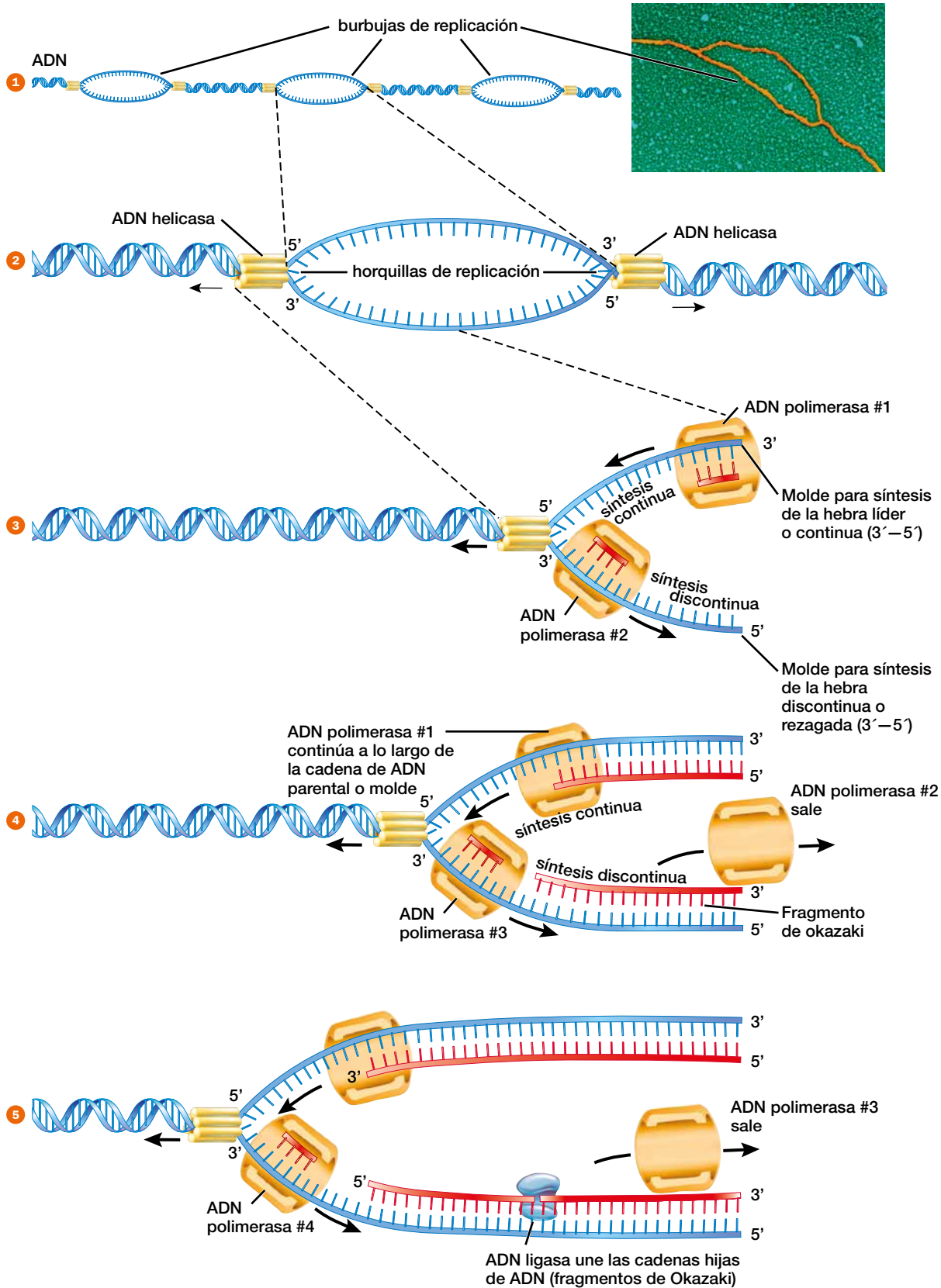
agregan al extremo 3' de la cadena hija. Puesto que las dos cadenas de la doble hélice de ADN parental o molde están orientadas en direcciones opuestas, las moléculas de ADN polimerasa se mueven en direcciones opuestas sobre las dos cadenas parental o molde (véase el paso 3).

ADN helicasa y ADN polimerasa trabajan en conjunto 4. Una ADN helicasa se enlaza a la doble hélice y se mueve en ella, lo que desenrolla la doble hélice y separa las cadenas. Puesto que las dos cadenas de ADN corren en direcciones opuestas, conforme una enzima ADN helicasa se mueve hacia el extremo 5' de una cadena parental, simultáneamente se mueve hacia el extremo 3' de la otra cadena parental o molde. Ahora visualiza dos ADN polimerasa que caen en las cadenas separadas de ADN. Una ADN polimerasa (llámala polimerasa #1) puede seguir detrás de la helicasa hacia el extremo 5' de la cadena parental y puede sintetizar una cadena hija continua de ADN hasta que llega a otra burbuja de replicación. Esta cadena hija continua de ADN se llama cadena adelantada. Sin embargo, en la otra cadena parental o molde, ADN polimerasa #2 se aleja de la helicasa: en el paso 3, observa que la helicasa se mueve hacia la izquierda, mientras que la ADN polimerasa #2 se mueve hacia la derecha. Por tanto, la síntesis de ADN en esta cadena será discontinua: la ADN polimerasa #2 sintetizará una nueva cadena corta de ADN, llamada cadena atrasada, pero, mientras tanto, la helicasa sigue moviéndose hacia la izquierda, desenrollando más de la doble hélice 4, 5. ADN polimerasas adicionales (#3, #4, etc.) aterrizan en esta cadena y sintetizan más cadenas atrasadas cortas.

La ADN ligasa une segmentos de ADN

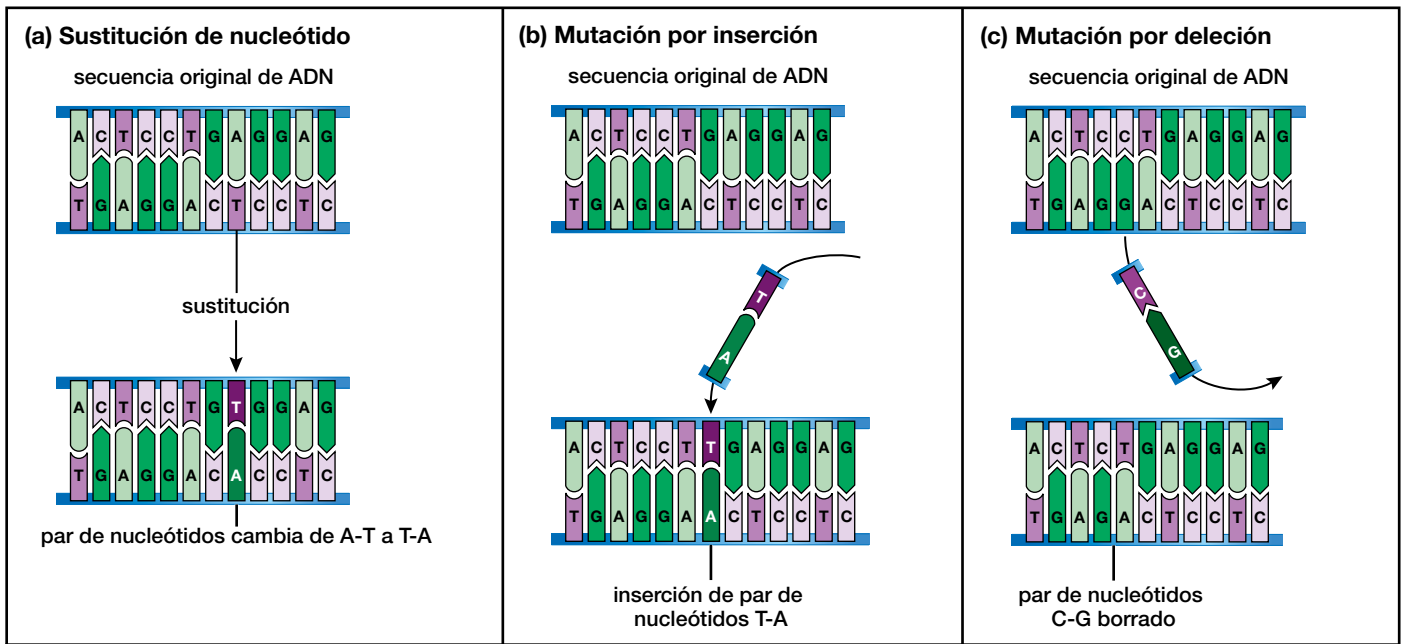
Múltiples ADN polimerasas sintetizan trozos de ADN de diversas longitudes. Cada cromosoma puede formar cientos de burbujas de replicación. Dentro de cada burbuja habrá una cadena adelantada y docenas a miles de cadenas atrasadas. Por tanto, una célula puede sintetizar millones de piezas de ADN mientras replica un solo cromosoma. ¿Cómo se unen todas estas piezas? Ésta es la labor de la tercera enzima principal, *ADN ligasa* ("una enzima que amarra ADN"; véase el paso 5). Muchas enzimas ADN ligasa unen los fragmentos de ADN (fragmentos de Okazaki), la ADN polimerasa forma enlace fosfodiéster entre ellos hasta que cada cadena hija consta de un largo polímero continuo de ADN.

(continúa)



▲ **FIGURA E12-6** Replicación de ADN

PENSAMIENTO CRÍTICO Durante la replicación del ADN, ¿por qué la ADN polimerasa no se aleja de la horquilla de replicación en ambas cadenas?



▲ **FIGURA 12-9** Mutaciones que involucran sólo uno o algunos pares de nucleótidos

(a) Sustitución de nucleótido. (b) Mutación por inserción. (c) Mutación por delección. Las bases originales de ADN están en colores claros con letras oscuras; las mutaciones están en colores oscuros con letras blancas.

Las mutaciones varían desde cambios en pares individuales de nucleótidos hasta movimientos de grandes trozos de cromosomas

Si un par de bases se relaciona de manera incorrecta durante la replicación, enzimas de reparación por lo general reconocen el equívoco, cortan el nucleótido incorrecto y lo sustituyen con un nucleótido que contiene la base complementaria. Sin embargo, en ocasiones las enzimas sustituyen el nucleótido parental o molde en lugar del nucleótido hija incorrecto. Aunque el par de bases resultante es complementario, es diferente del par original; se produjo una **mutación por sustitución de nucleótido** (FIG. 12-9a). Puesto que el par de bases incorrecto es complementario, la replicación precisa de ADN durante futuras divisiones celulares perpetuará la mutación: se ha convertido en una parte permanente del cromosoma y la heredarán todos los descendientes de la célula. Una **mutación por inserción** ocurren cuando uno o más pares de nucleótidos se insertan en la doble hélice de ADN (FIG. 12-9b). Una **mutación por delección** ocurre cuando uno o más pares de nucleótidos se remueven de la doble hélice (FIG. 12-9c). Las mutaciones por inserción y delección

tienen pareados correctos de bases de ADN, de modo que las mutaciones también serán permanentes.

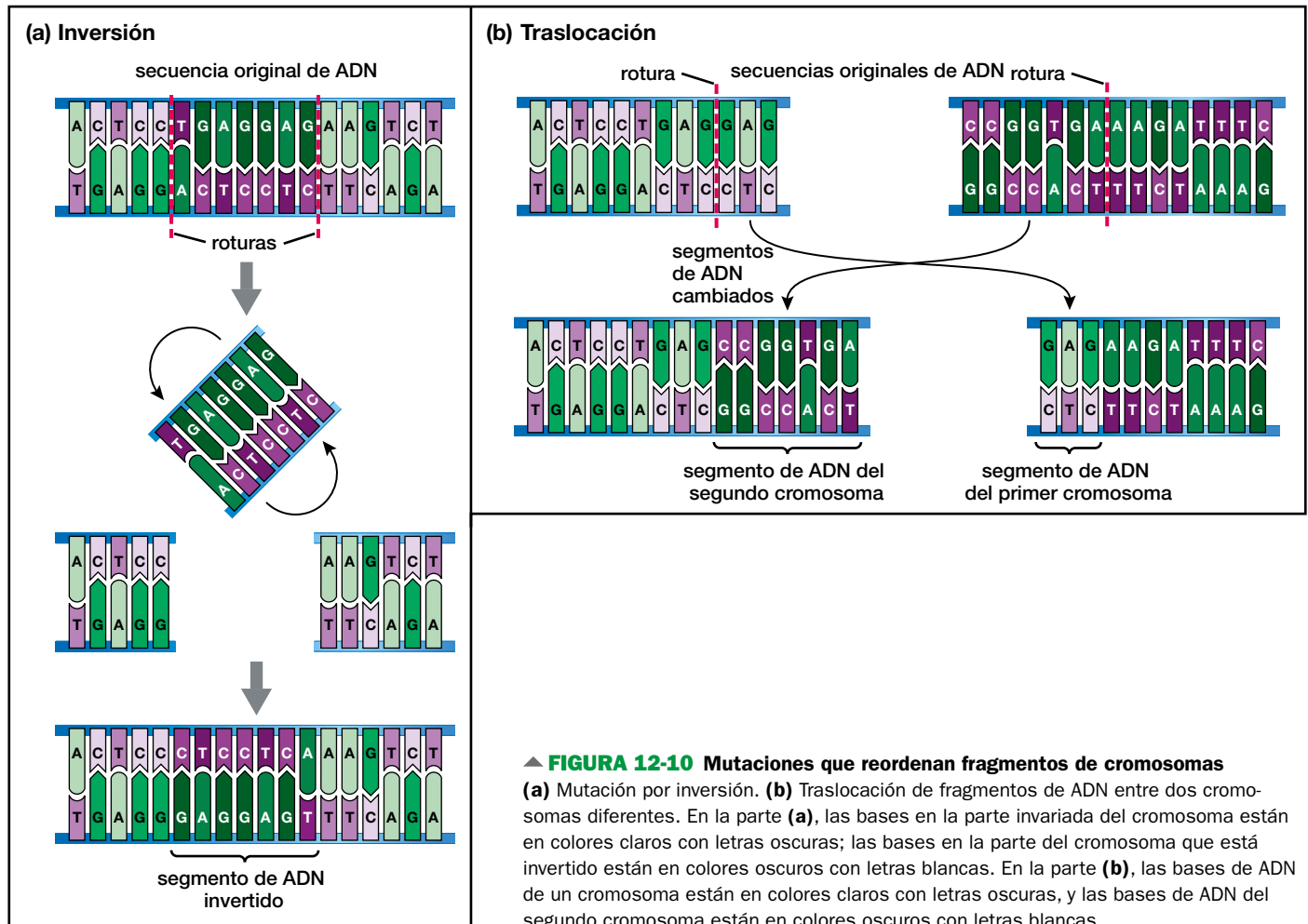
Fragmentos de cromosomas que varían en tamaño desde un par de nucleótidos sencillo hasta fragmentos masivos de ADN en ocasiones se reordenan. Una **inversión** ocurre cuando un fragmento de ADN se corta de un cromosoma, se le da vuelta y reinserta en la brecha (FIG. 12-10a). Una **traslocación** resulta cuando un trozo de ADN, en ocasiones muy grande, se remueve de un cromosoma y se une a uno diferente, ocurre entre cromosomas no homólogos. (FIG. 12-10b). Como con inserciones y delecciones, el ADN resultante de inversiones y traslocaciones tiene pares correctos de bases complementarias.

Como se describirá en el Capítulo 13, diferentes mutaciones pueden tener consecuencias muy distintas para la proteína codificada por el gen mutado, que van desde ningún efecto, a través de función ligeramente alterada, hasta pérdida completa de función.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar qué son las mutaciones y cómo ocurren?
- explicar por qué son raras las mutaciones?
- describir los diferentes tipos de mutaciones?



ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Músculos, mutaciones y miostatina

El ganado Azul Belga es homocigoto para una mutación por delección en su gen miostatina. Como resultado, sus células dejan de sintetizar la proteína miostatina aproximadamente a la mitad del proceso. Otros animales también pueden tener miostatina mutada. Por ejemplo, los galgos “bully” tienen una mutación por delección, diferente de la que tiene el ganado Azul Belga, que también produce miostatina corta no funcional y un enorme aumento en tamaño muscular (**FIG. 12-11**). La piemontesa, otra raza de ganado “doblemente musculoso”, tiene una mutación por sustitución. Aunque se sintetiza una proteína miostatina completa, no se pliega en la estructura tridimensional correcta y es por completo inactiva, de modo que el ganado Piemontés en esencia tiene el mismo fenotipo que el Azul Belga. Algunos caballos pueden heredar una mutación por sustitución diferente, que crea un alelo que codifica miostatina con función ligeramente alterada. Los caballos de carrera pura sangre con esta mutación tienden a ser buenos velocistas; los que tienen la secuencia de nucleótidos original tienden a ser mejores en distancias largas.



▲ **FIGURA 12-11** Mutación de miostatina en galgos Los galgos “bully” tienen miostatina no funcional, lo que resulta en músculos enormes.

Los seres humanos también tienen miostatina. Algunas personas heredan alelos miostatina defectuosos de sus progenitores, lo que resulta en una condición muy rara llamada hipertrofia muscular relacionada con miostatina. En algunos casos, una mutación por inserción produce la síntesis de una proteína corta de miostatina no funcional. Como en los galgos, los alelos de miostatina humana funcionales y defectuosos tienen dominancia incompleta mutua. Los homocigotos para el alelo de miostatina defectuosa tienen mucha mayor masa y fuerza musculares que las personas que son homocigotas para el alelo funcional; los heterocigotos tienen un aumento intermedio en tamaño y fuerza musculares.

Las mutaciones de miostatina revelan una importante característica del lenguaje del ADN: las palabras que forman los nucleótidos deben escribirse de manera correcta, o al menos muy cerca (como en la mutación del caballo), para que funcionen las proteínas resultantes. En contraste, alguno del enorme número de posibles equívocos volverán inútiles las proteínas.

CONSIDERA ESTO Las mutaciones, incluso aquellas que producen proteínas completamente no funcionales, pueden ser neutras, dañinas o benéficas para un organismo. ¿En cuál categoría caen las mutaciones de la miostatina? Parece que depende de la especie. En las personas, al parecer no hay efectos dañinos de la hipertrofia muscular relacionada con miostatina, ya sea en homocigotos o en heterocigotos. Sin embargo, el ganado homocigoto Azul Belga nace tan musculoso, y en consecuencia tan grande, que por lo general deben parirse por cesárea. Los galgos que son homocigotos para el alelo “bully” defectuoso tienen mucho músculo pero con frecuencia sufren de calambres en los hombros y la cadera, y no son corredores rápidos. Los galgos homocigotos normales son delgados y bastante rápidos, en ocasiones lo suficiente rápidos como para participar en carreras. No obstante, la mayoría de los galgos de carrera exitosos son heterocigotos, con musculatura intermedia y rapidez fenomenal. Si los galgos fuesen perros salvajes que persiguieran su presa, ¿cómo crees que podría operar la selección natural sobre la herencia de los alelos de miostatina defectuosos?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

12.1 ¿Cómo descubrieron los científicos que los genes están hechos de ADN?

Los estudios de Griffith demostraron que los genes pueden transferirse de una cepa bacteriana a otra. Esta transferencia podía transformar la cepa bacteria de inocua a mortal. Avery, MacLeod y McCarty demostraron que el ADN era la molécula que podía transformar las bacterias. Hershey y Chase descubrieron que el ADN es el material de herencia de los virus bacteriófagos. Por tanto, los genes deben estar hechos de ADN.

12.2 ¿Cuál es la estructura del ADN?

El ADN consta de nucleótidos que están ligados en largas cadenas. Cada nucleótido tiene un grupo fosfato, el azúcar de cinco carbonos desoxirribosa, y una base nitrogenada. En el ADN hay cuatro tipos de bases: adenina, guanina, timina y citosina. El azúcar de un nucleótido está ligada con el fosfato del siguiente nucleótido, y forma un esqueleto de azúcar-fosfato para cada cadena. Las bases se pegan a este esqueleto. Dos cadenas de nucleótidos se devanan juntas para formar una doble hélice de ADN, que se parece a una escalera de caracol. Los esqueletos de azúcar-fosfato forman los lados de la escalera. Las bases de cada cadena se aparean en el medio de la hélice, se mantienen juntas mediante enlaces de hidrógeno y forman los peldaños de la escalera. Sólo pares de bases complementarias pueden enlazarse juntas en la hélice: adenina enlaza con timina, y guanina enlaza con citosina.

12.3 ¿Cómo el ADN codifica información genética?

La información genética está codificada como la secuencia de nucleótidos en una molécula de ADN. Así como un lenguaje puede formar miles de palabras y oraciones complejas a partir de un pequeño número de letras, el ADN puede codificar grandes cantidades

de información al variar las secuencias y números de nucleótidos en diferentes genes. Puesto que las moléculas de ADN por lo general tienen millones de nucleótidos de largo, el ADN puede codificar enormes cantidades de información en su secuencia de nucleótidos.

12.4 ¿Cómo la replicación de ADN asegura la constancia genética durante la división celular?

Cuando las células se reproducen, deben replicar su ADN de modo que cada célula hija reciba toda la información genética original. Durante la replicación del ADN, las enzimas se desenrollan y separan parte de las dos cadenas de ADN parentales o molde. Entonces enzimas ADN polimerasa se enlazan a cada cadena de ADN parental o molde. Los nucleótidos libres forman enlaces de hidrógeno con bases complementarias sobre las cadenas parentales o molde, y una ADN polimerasa liga los nucleótidos libres para formar nuevas cadenas de ADN. La replicación es semiconservativa porque las dos nuevas dobles hélices de ADN constan de una cadena de ADN progenitora y una cadena hija complementaria recientemente sintetizada. Las dos nuevas dobles hélices de ADN son duplicadas de la doble hélice de ADN parental o molde.

12.5 ¿Qué son las mutaciones y cómo ocurren?

Las mutaciones son cambios en la secuencia de bases en el ADN. La ADN polimerasa y otras enzimas reparadoras “revisan” el ADN, lo que minimiza el número de errores durante la replicación, pero los errores sí ocurren. Otras mutaciones ocurren como resultado de radiación y daño a partir de químicos tóxicos. Las mutaciones incluyen sustituciones, inserciones, deleciones, inversiones y traslocaciones. La mayoría de las mutaciones son dañinas o neutras, pero algunas son benéficas y pueden favorecerse mediante selección natural.

Términos clave

adenina (A)	200	bacteriófago	202
ADN helicasa	206	base	200
ADN ligasa	209	citosina (C)	200
ADN polimerasa	206	doble hélice	205

esqueleto de	nucleótido 200
azúcar-fosfato 204	nucleótido libre 206
guanina (G) 200	par de bases
inversión 211	complementarias 205
mutación 207	replicación de ADN 206
mutación por delección 211	replicación
mutación por inserción 211	semiconservativa 207
mutación por sustitución	timina (T) 200
de nucleótidos 211	traslocación 211

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- Si una cadena de ADN parental o molde tiene la secuencia de bases A-T-T-G-C-A-C-T, ADN polimerasa sintetizaría una nueva cadena con la secuencia
 - A-T-T-G-C-A-C-T.
 - T-A-A-C-G-T-G-A.
 - C-G-G-T-A-C-A-G.
 - La secuencia de la nueva cadena no puede determinarse a partir de la información dada.
- ¿Qué ocurre en la conclusión de la replicación del ADN?
 - Las dobles hélices hijas constan cada una de una cadena original de ADN y una nueva cadena de ADN.
 - Una doble hélice hija consta de dos cadenas originales de ADN y la otra doble hélice hija, de dos nuevas cadenas de ADN.
 - Cada cadena de ADN resultante consta de parte de una de las cadenas de ADN originales y parte de una nueva cadena de ADN.
 - Las cadenas hija de ADN resultantes contienen secuencias de nucleótido que no estaban presentes en las cadenas de ADN parentales o molde.
- Una mutación por inserción ocurre cuando
 - un nucleótido se sustituye con un nucleótido diferente.
 - uno o más pares de nucleótidos se agregan en medio del ADN.
 - uno o más nucleótidos se remueven del medio del ADN.
 - un trozo de ADN se remueve de un cromosoma y se une a un cromosoma diferente.
- Los “peldaños” de la doble hélice de ADN constan de
 - cualquier combinación de bases.
 - cualquier combinación de una base de anillo doble y una base de anillo sencillo.
 - combinaciones específicas de bases de anillo doble.
 - combinaciones específicas de base de anillo sencillo y anillo doble.
- Los “peldaños” de la doble hélice de ADN se mantienen unidas mediante
 - enlaces iónicos.
 - enlaces de hidrógeno.
 - enlaces covalentes.
 - la fuerza de los esqueletos sobre el exterior de la hélice los presiona juntos.

Llena los espacios

- El ADN consta de subunidades llamadas _____. Cada subunidad tiene tres partes: _____, _____ y _____.

- Las subunidades de ADN están ensambladas al ligar _____ de un nucleótido con _____ del siguiente. Como se encuentra en los cromosomas, dos polímeros de ADN se devanan juntos en una estructura llamada _____.
- La “regla de pareado de bases” en el ADN es que adenina se aparea con _____ y guanina se aparea con _____. Las bases que pueden formar pares en el ADN se llaman _____.
- Cuando el ADN se replica, se forman dos nuevas dobles hélices de ADN, y cada una consta de una cadena parental o molde y una nueva cadena hija. Por esta razón, la replicación del ADN se llama _____.
- La doble hélice de ADN se desenrolla mediante una enzima llamada _____. Las cadenas de ADN hijas se sintetizan mediante la enzima _____. En las células eucariontes, las cadenas de ADN hijas se sintetizan en fragmentos; estos fragmentos se unen mediante la enzima _____.
- En ocasiones se cometen errores durante la replicación del ADN. Si no se corrigen, estos errores se llaman _____. Cuando cambia un solo nucleótido, esto se conoce como _____.

Preguntas de repaso

- Describe la evidencia experimental de que el ADN es el material de herencia de los bacteriófagos.
- Dibuja la estructura general de un nucleótido. ¿Cuáles partes son idénticas en todos los nucleótidos y cuáles pueden variar? Menciona los cuatro tipos de bases nitrogenadas que se encuentran en el ADN.
- Describe la estructura del ADN. En la estructura, ¿dónde están las bases, los azúcares y los fosfatos? ¿Cuáles bases son mutuamente complementarias? ¿Cómo se mantienen unidas en la doble hélice de ADN?
- ¿Cómo se codifica la información en la molécula de ADN?
- Describe el proceso de replicación del ADN.
- ¿Cómo ocurren las mutaciones? Describe los principales tipos de mutaciones.

Aplicación de conceptos

- En un universo alternativo, aunque las proteínas todavía se construyen a partir de combinaciones de 20 aminoácidos diferentes, el ADN se construye con seis nucleótidos diferentes, no cuatro como en la Tierra. ¿Esperarías que los organismos en este universo tengan instrucciones genéticas más precisas o genes más diferentes que la vida en la Tierra? ¿Esperarías que la longitud de un gen típico fuera la misma, más corta o más larga que la de un gen típico de la Tierra?
- La información genética está codificada en la secuencia de nucleótidos en el ADN. Supón que la secuencia de nucleótidos en una cadena de una doble hélice codifica la información necesaria para sintetizar una molécula de hemoglobina. ¿Crees que la secuencia de nucleótidos en la otra cadena de la doble hélice también codifica información útil? ¿Por qué sí o por qué no? ¿Por qué crees que el ADN tiene doble cadena?

C is for contemplation



Alice Martineau, aquí en un retrato pintado por su hermano Luke, esperaba que "... las personas se darán cuenta, cuando escuchen la música, que soy una compositora y cantante que resultó estar enferma".

Fibrosis quística

SI TODO LO QUE conocieran fuera su música, pensarían que Alice Martineau logró el éxito: una joven, hermosa cantante-compositora con un contrato con una importante compañía discográfica. Sin embargo, como aproximadamente otras 70 000 personas en todo el mundo, Martineau tenía fibrosis quística. Este trastorno genético recesivo es causado por alelos defectuosos de un gen que codifica una proteína muy importante llamada CFTR (CF en el nombre de la proteína representa "fibrosis quística"). La fibrosis quística ocurre cuando una persona es homocigota para alelos *CFTR* defectuosos. Antes de los modernos cuidados médicos, la mayoría de las personas con fibrosis quística morían entre los 4 y 5 años de edad; incluso

13

EXPRESIÓN Y REGULACIÓN GÉNICA

ESTUDIO DE CASO

ahora su esperanza de vida es de entre 35 y 40 años de edad. Martineau murió cuando tenía 30.

La proteína CFTR se encuentra en muchas partes del cuerpo, incluidos el páncreas, los intestinos y las glándulas sudoríparas, pero su papel más esencial tal vez está en las células que recubren las vías aéreas de los pulmones. Por lo general, debido a la acción de la proteína CFTR, las vías aéreas están cubiertas con una película de fino moco acuoso, que atrapa bacterias y detritus. El moco cargado con bacterias se elimina de los pulmones mediante cilios en las células de las vías aéreas.

La proteína CFTR forma canales que permiten al cloro moverse a través de las membranas plasmáticas por su gradiente de concentración. La CFTR también regula algunos canales que permiten a los iones de sodio moverse a través de las membranas plasmáticas. En los pulmones, el cloro se mueve a través de canales de CFTR fuera las células de las vías aéreas hacia el moco. Al mismo tiempo, la CFTR inhibe el movimiento de los iones de sodio desde el moco de vuelta hacia las células de las vías aéreas. La alta concentración resultante del cloruro de sodio en el moco hace que el agua se mueva hacia el moco por ósmosis, lo que resulta en un delgado líquido que los cilios pueden mover con facilidad. Sin embargo, las personas con fibrosis quística producen proteínas CFTR defectuosas. Como resultado, el cloro no se mueve desde las células hacia el moco, y se reabsorbe sodio adicional desde el moco hacia las células. Con más cloruro de sodio en las células y menos en el moco, el agua se mueve por ósmosis fuera del moco y hacia las células. El moco se vuelve tan grueso que los cilios no pueden moverlo fuera de los pulmones, lo que tapa las vías aéreas. Las bacterias se multiplican en el moco, lo que produce infecciones pulmonares crónicas.

En este capítulo se examinan los procesos mediante los cuales las instrucciones en los genes se traducen en proteínas. ¿Cómo los cambios en dichas instrucciones, mutaciones, alteran la estructura y funcionamiento de proteínas como CFTR?

DE UN VISTAZO

- 13.1** ¿Cómo la célula usa la información del ADN?

13.2 ¿Cómo se transcribe la información de un gen en el ARN?
- 13.3** ¿Cómo la secuencia de bases del ARNm se traduce en proteína?

13.4 ¿Cómo las mutaciones afectan la estructura y el funcionamiento de las proteínas?
- 13.5** ¿Cómo se regula la expresión génica?

13.1 ¿CÓMO LA CÉLULA USA LA INFORMACIÓN DEL ADN?

La información por sí sola no dice nada. Por ejemplo, un plano puede ofrecer toda la información necesaria para construir una casa, pero a menos que esa información se traduzca en acción por parte de los trabajadores de la construcción, no se construirá casa alguna. Del mismo modo, aunque la secuencia de bases de ADN, el plano molecular de toda célula, contenga una cantidad increíble de información, el ADN no puede realizar acción alguna por cuenta propia. De modo que, ¿cómo determina el ADN que tendrás cabello negro, rubio o rojo, o si tendrás funcionamiento pulmonar normal o fibrosis quística?

Aunque el ADN es la molécula hereditaria de todas las células, las proteínas son los “trabajadores celulares” de una célula. Las proteínas forman muchas estructuras celulares, como el citoesqueleto y los canales iónicos en la membrana plasmática. Las enzimas que catalizan reacciones químicas dentro de una célula también son proteínas. Por tanto, para construir y operar una célula, la información debe fluir desde el ADN hacia una proteína.

El ADN da instrucciones para la síntesis de proteínas vía ARN intermediarios

El ADN dirige la síntesis de proteínas a través de moléculas intermediarias de **ácido ribonucleico**, o **ARN**. El ARN es estructuralmente

similar al ADN, pero difiere en tres aspectos: (1) en lugar del azúcar desoxirribosa que se encuentra en el ADN, el esqueleto del ARN contiene el azúcar ribosa (la “R” en ARN); (2) por lo general, el ARN tiene una sola cadena en lugar de dos, y (3) el ARN tiene la base uracilo en lugar de la base timina (**TABLA 13-1**).

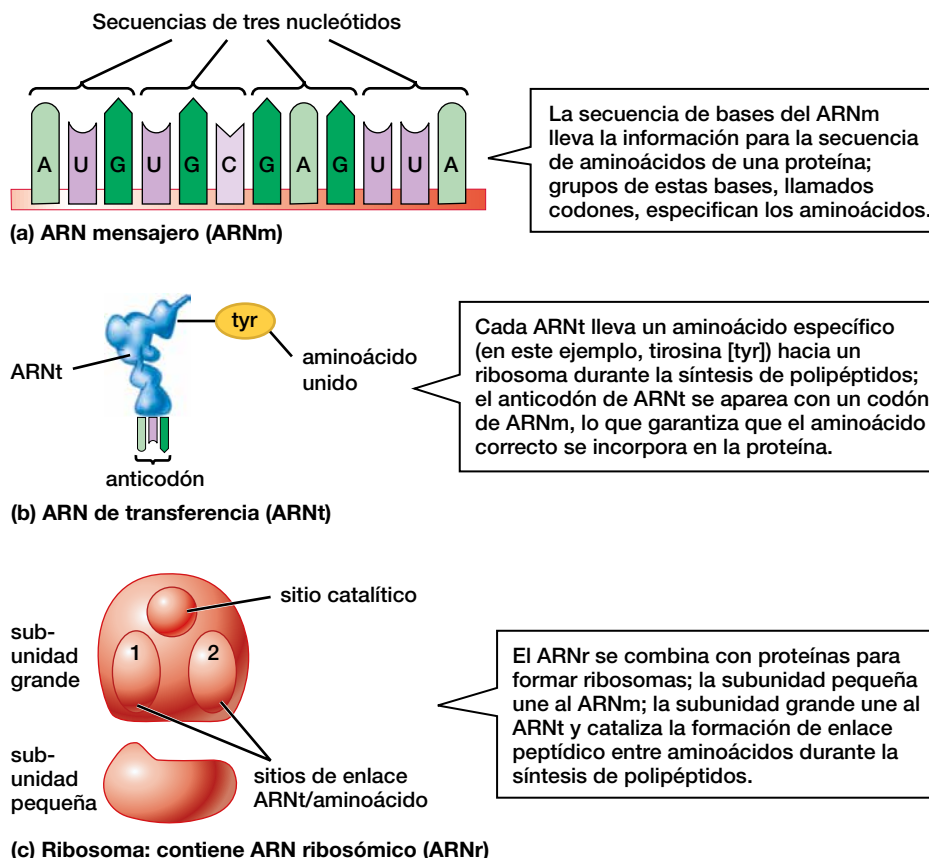
El ADN codifica la síntesis de muchos tipos de ARN, tres de los cuales tienen papeles específicos en la síntesis de proteínas: ARN mensajero, ARN de transferencia y ARN ribosómico (**FIG. 13-1**). Existen muchos otros tipos de ARN, incluido el que se utiliza como material genético en algunos virus, como el VIH; moléculas de ARN enzimáticas, llamadas ribozimas, que catalizan ciertas reacciones químicas, y ARN “regulador”, que se estudiará más adelante en este capítulo. Aquí se introducirán los papeles del ARN mensajero, el ARN de transferencia y el ARN ribosómico.

El ARN mensajero transporta el código para la síntesis de proteínas desde el ADN hacia los ribosomas

El ADN de una célula eucarionte está almacenado en el núcleo, como un documento valioso en una biblioteca, mientras que el **ARN mensajero (ARNm)**, como una fotocopiadora molecular, lleva la información a los ribosomas en el citoplasma, donde se usará para dirigir la síntesis de polipéptidos (**FIG. 13-1a**). Como verás dentro de poco, grupos de tres bases en el ARNm, llamados **codones**, especifican cuáles aminoácidos se incorporarán en una proteína.

TABLA 13-1 Comparación de ADN y ARN			
	ADN	ARN	
Cadenas	Dos	Una	
Azúcar	Desoxirribosa	Ribosa	
Tipos de bases	Adenina (A), Timina (T), Citosina (C), Guanina (G)	Adenina (A), Uracilo (U), Citosina (C), Guanina (G)	
Pares de bases	ADN-ADN	ARN-ADN	ARN-ARN
	A-T	A-T	A-U
	T-A	U-A	U-A
	C-G	C-G	C-G
	G-C	G-C	G-C
Función	Contiene genes; la secuencia de bases en la mayoría de los genes determina la secuencia de aminoácidos de una proteína	ARN mensajero (ARNm): lleva el código de un gen codificador de proteína desde el ADN hasta los ribosomas ARN de transferencia (ARNt): lleva aminoácidos a los ribosomas y contiene el anticodon ARN ribosómico (ARNr): combina con proteínas para formar ribosomas, las estructuras que unen aminoácidos para formar cadenas polipeptídicas que darán origen a las proteínas	

► **FIGURA 13-1** Las células sintetizan tres tipos principales de ARN que se requieren para la síntesis de proteínas



El ARN de transferencia lleva aminoácidos a los ribosomas

El **ARN de transferencia (ARNt)** entrega aminoácidos a un ribosoma, donde se incorporará en una cadena polipeptídica. Toda célula sintetiza al menos un tipo de ARNt para cada uno de los 20 aminoácidos usados en las proteínas. Veinte enzimas en el citoplasma, uno por cada aminoácido, reconocen las diferentes moléculas de ARNt y usan la energía del ATP para unir el aminoácido correcto a un extremo de la molécula de ARNt (**FIG. 13-1b**). Estas moléculas de ARNt “cargadas” llevan sus aminoácidos a un ribosoma. Un grupo de tres bases, llamado **anticodón**, sobresale de cada ARNt. El pareado de bases complementarias entre codones de ARNm y anticodones de ARNt especifica cuáles aminoácidos se utilizan durante la síntesis de proteínas.

ARN ribosómico y proteínas forman ribosomas

Los **ribosomas**, estructuras celulares que sintetizan polipéptidos a partir de las instrucciones en el ARNm, están compuestos por

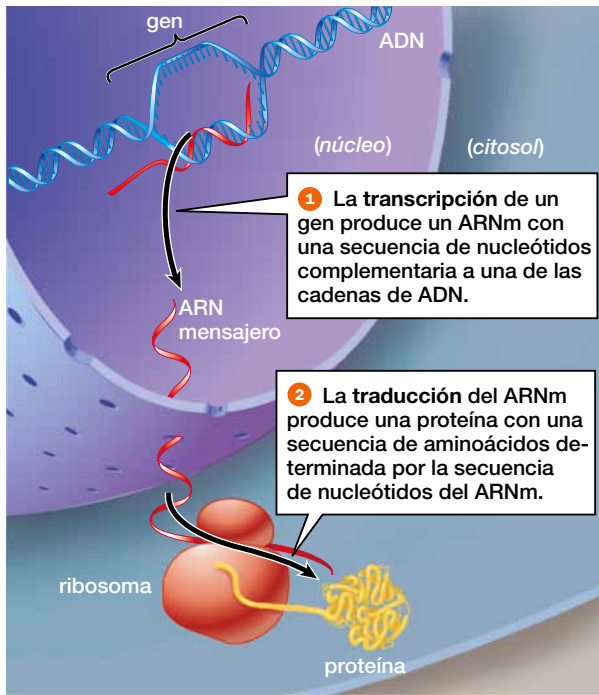
ARN ribosómico (ARNr) y docenas de proteínas. Cada ribosoma consta de dos subunidades, una pequeña y una grande (**FIG. 13-1c**). La subunidad pequeña tiene sitios de unión para ARNm, un ARNt “start” y varias proteínas que son esenciales para el ensamblado del ribosoma y el comienzo de la síntesis de polipéptidos. La subunidad grande tiene sitios de unión para dos moléculas de ARNt y un sitio que cataliza la formación de los enlaces peptídicos que unen aminoácidos en las proteínas. Durante la síntesis de proteínas, las dos subunidades llegan juntas y sujetan una molécula de ARNm entre ellas.

Panorama: La información genética se transcribe en el ARN y luego se traduce en la proteína

La información en el ADN se usa para dirigir la síntesis de proteínas en dos pasos, llamados *transcripción* y *traducción* (**FIG. 13-2** y **TABLA 13-2**).

TABLA 13-2 Transcripción y traducción

Proceso	Información para el proceso	Producto	Principal enzima o estructura involucrada en el proceso	Tipo de pareado de bases requerido
Transcripción (síntesis de ARN)	Un segmento de una cadena de ADN ADN molde (3'—5')	Una molécula de ARN (por ejemplo, ARNm, ARNt o ARNr)	ARN polimerasa	ARN con ADN: bases de ARN se aparean con bases de ADN mientras se sintetiza una molécula de ARN
Traducción (síntesis de una proteína)	ARNm	Una cadena polipeptídica, que formará una proteína.	Ribosoma (también requiere ARNt y ARNm.)	ARNm con ARNt: un codón en el ARNm forma pares de bases con un anticodón en el ARNt



◀ **FIGURA 13-2 Información genética fluye desde el ADN hacia el ARN hasta la proteína** Durante la transcripción, la secuencia de bases en un gen especifica la secuencia de bases de una molécula de ARN complementaria. Para genes que codifican proteínas, el producto es una molécula de ARNm que sale del núcleo y entra al citoplasma. Durante la traducción, la secuencia de bases en una molécula de ARNm especifica la secuencia de aminoácidos de una proteína.

cuencias de bases en el ADN y el ARNm en secuencias de aminoácidos en proteínas. ADN y ARN tienen cada uno cuatro bases diferentes: el ADN contiene adenina (A), guanina (G), citosina (C) y timina (T); el ARN también contiene adenina, guanina y citosina, pero el uracilo (U) reemplaza a la timina (véase la Tabla 13-1). Sin embargo, las proteínas se elaboran con 20 aminoácidos diferentes, de modo que una base no puede traducirse directamente en un aminoácido. Si una secuencia de dos bases codifica un aminoácido, habría 16 posibles combinaciones (cada una de cuatro posibles primeras bases pareada con cada una de cuatro posibles segundas bases, o $4 \times 4 = 16$). Esto todavía no es suficiente para codificar 20 aminoácidos. Sin embargo, una secuencia de tres bases ofrece 64 combinaciones posibles ($4 \times 4 \times 4 = 64$). Con este razonamiento, el físico George Gamow hipotetizó en 1954 que conjuntos de tres bases en el ARNm, llamados *codones*, especificaban los aminoácidos. En 1961, Francis Crick y tres colaboradores demostraron que esta hipótesis era correcta.

Para entender un lenguaje, sus usuarios deben saber qué significan las palabras, dónde comienzan y terminan las palabras, y dónde comienzan y terminan las oraciones. Para descifrar los codones, que son las “palabras” del código genético, Marshall Nirenberg y Heinrich Matthaei rompieron bacterias y produjeron una mezcla citoplasmática que podía sintetizar proteínas si se agregaba ARNm. Para esta mezcla, agregaron ARNm artificial que sintetizaron para tener una secuencia conocida de nucleótidos de modo que pudieran ver cuáles aminoácidos se incorporaban en proteína. Por ejemplo, descubrieron que una cadena de ARNm compuesta completamente de uracilo (UUUUUU...) dirigía la mezcla para sintetizar una proteína compuesta sólo por el aminoácido fenilalanina. Por tanto, la tripleta UUU debe ser el codón que se traduce en fenilalanina. Puesto que el código genético se descifró usando ARNm artificial, por lo general se escribe en términos de los triplete de bases en el ARNm (en lugar de en el ADN) que codifican cada aminoácido (**TABLA 13-3**).

¿Cómo una célula reconoce dónde arrancan y se detienen codones individuales, y dónde inicia y termina el código para una proteína entera? La traducción siempre comienza con el codón AUG, conocido de manera adecuada como **codón de comienzo (start)**. Puesto que AUG también codifica el aminoácido metionina, todas las proteínas originalmente comienzan con metionina, aunque puede removerse después de sintetizada la proteína. Sólo el primer codón AUG en un ARNm actúa como codón de inicio; los codones AUG que ocurren más adelante en el ARNm simplemente codifican metionina. Tres codones (UAG, UAA y UGA) son **codones de terminación (stop)** y no codifican aminoácido alguno. Cuando el ribosoma encuentra un codón de terminación, libera tanto la proteína recién sintetizada como el ARNm. Puesto que todos los codones constan de tres bases, y el comienzo y fin de una proteína se especifican mediante codones de inicio y terminación, respectivamente, entonces son innecesarios los “espacios” entre las “palabras” codón. ¿Por qué? Considera, por ejemplo, lo que ocurriría si el inglés sólo usara palabras de tres letras: una oración como THEDOGSAWTHECAT (el perro vio al gato) sería perfectamente comprensible, incluso sin espacios entre las palabras.

- 1 En la **transcripción**, la información contenida en el ADN de un gen se copia en el ARN. La secuencia de bases del ARNm codifica la secuencia de aminoácidos de una proteína. En las células eucariontes, la transcripción ocurre en el núcleo.
- 2 Durante la síntesis de polipéptidos (proteínas), o **traducción**, se decodifica la secuencia de bases del ARNm. El ARN mensajero se enlaza a un ribosoma, donde el pareado de bases entre ARNm y ARNt (que lleva aminoácidos al ribosoma) convierte la secuencia de bases del ARNm en la secuencia de aminoácidos de la proteína. En las células eucariontes, los ribosomas se encuentran libres en el citoplasma, unidos al retículo endoplasmático rugoso (RER) y en organelas como mitocondrias y cloroplastos, de modo que ahí también ocurre la traducción.

Es fácil confundir los términos “transcripción” y “traducción”. Puede ser útil comparar sus significados comunes con sus significados biológicos. En español, “transcribir” significa hacer una copia escrita de algo, casi siempre en el mismo idioma. Por ejemplo, en un juzgado, el testimonio verbal se transcribe en una copia escrita, y tanto el testimonio como las transcripciones están en español. En biología, transcripción es el proceso de copiar información del ADN hacia el ARN usando el lenguaje común de las bases que se encuentran en sus nucleótidos. En contraste, el significado de “traducir” es convertir las palabras desde un idioma hacia otro. En biología, traducción significa convertir información desde el “lenguaje base” del ARN hacia el “lenguaje aminoácido” de las proteínas.

El código genético usa tres bases para especificar un aminoácido

Antes de examinar con detalle la transcripción y la traducción, observa cómo los genetistas descifraron el **código genético**, el diccionario biológico que establece las reglas para traducir las se-

TABLA 13-3 El código genético (codones de ARNm)

		Segunda base								
Primera base	U	U		C		A		G		
	U	UUU	Fenilalanina (Phe)	UCU	Serina (Ser)	UAU	Tirosina (Tyr)	UGU	Cisteína (Cys)	U
		UUC	Fenilalanina	UCC	Serina	UAC	Tirosina	UGC	Cisteína	C
		UUA	Leucina (Leu)	UCA	Serina	UAA	Stop	UGA	Stop	A
		UUG	Leucina	UCG	Serina	UAG	Stop	UGG	Triptofano (Trp)	G
	C	CUU	Leucina	CCU	Prolina (Pro)	CAU	Histidina (His)	CGU	Arginina (Arg)	U
		CUC	Leucina	CCC	Prolina	CAC	Histidina	CGC	Arginina	C
		CUA	Leucina	CCA	Prolina	CAA	Glutamina (Gln)	CGA	Arginina	A
		CUG	Leucina	CCG	Prolina	CAG	Glutamina	CGG	Arginina	G
	A	AUU	Isoleucina (Ile)	ACU	Treonina (Thr)	AAU	Asparagina (Asp)	AGU	Serina (Ser)	U
		AUC	Isoleucina	ACC	Treonina	AAC	Asparagina	AGC	Serina	C
		AUA	Isoleucina	ACA	Treonina	AAA	Lisina (Lys)	AGA	Arginina (Arg)	A
		AUG	Metionina (Met) Start	ACG	Treonina	AAG	Lisina	AGG	Arginina	G
	G	GUU	Valina (Val)	GCU	Alanina (Ala)	GAU	Ácido aspártico (Asp)	GGU	Glicina (Gly)	U
		GUC	Valina	GCC	Alanina	GAC	Ácido aspártico	GGC	Glicina	C
		GUA	Valina	GCA	Alanina	GAA	Ácido glutámico (Glu)	GGA	Glicina	A
		GUG	Valina	GCG	Alanina	GAG	Ácido glutámico	GGG	Glicina	G
		Tercera base								

Puesto que el código genético tiene tres codones de terminación, quedan 61 tripletas para especificar sólo 20 aminoácidos. Por tanto, muchos codones diferentes pueden codificar el mismo aminoácido. Por ejemplo, seis codones (UUA, UUG, CUU, CUC, CUA y CUG) codifican leucina (véase la Tabla 13-3). Sin embargo, cada codón individual especifica un, y sólo un, aminoácido.

Traducir los codones de ARNm en proteínas es labor del ARNt y los ribosomas. Recuerda que el ARNt transporta aminoácidos a los ribosomas y que distintas moléculas de ARNt llevan cada tipo diferente de aminoácido. Cada uno de estos ARNt únicos tiene tres bases expuestas, llamadas *anticodones*. Las bases de un anticodón son complementarias a las bases de un codón en ARNm. Por ejemplo, el codón de ARNm GUU forma pares de bases con el anticodón CAA de un ARNt que tiene el aminoácido valina unido a él. Entonces un ribosoma incorporará valina en una cadena de proteínas creciente.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir cómo se codifica la información en ADN y ARN y cómo fluye esta información desde el ADN hacia el ARN hasta la proteína?
- explicar la diferencia entre transcripción y traducción y cómo se usa cada proceso para convertir la información en el ADN a la secuencia de aminoácidos de una proteína?

13.2 ¿CÓMO SE TRANSCRIBE LA INFORMACIÓN DE UN GEN EN EL ARN?

La transcripción (FIG. 13-3) consta de tres pasos: (1) iniciación, (2) elongación y (3) terminación. Estos pasos corresponden a las tres partes principales de la mayoría de los genes tanto en

eucariontes como en procariontes: (1) una región promotora al principio del gen, donde comienza la transcripción, o inicia; (2) el “cuerpo” del gen, donde ocurre la elongación de la cadena de ARN, y (3) una señal de terminación al final del gen, donde se detiene, o termina, la síntesis de ARN.

La transcripción comienza cuando el ARN polimerasa se une al promotor de un gen

La enzima **ARN polimerasa** cataliza la síntesis de ARN. Cerca del comienzo de cada gen hay una secuencia de ADN llamada **promotor**. Cuando ARN polimerasa se enlaza al promotor de un gen, la doble hélice de ADN al comienzo del gen se desenrolla e inicia la transcripción (FIG. 13-3 1).

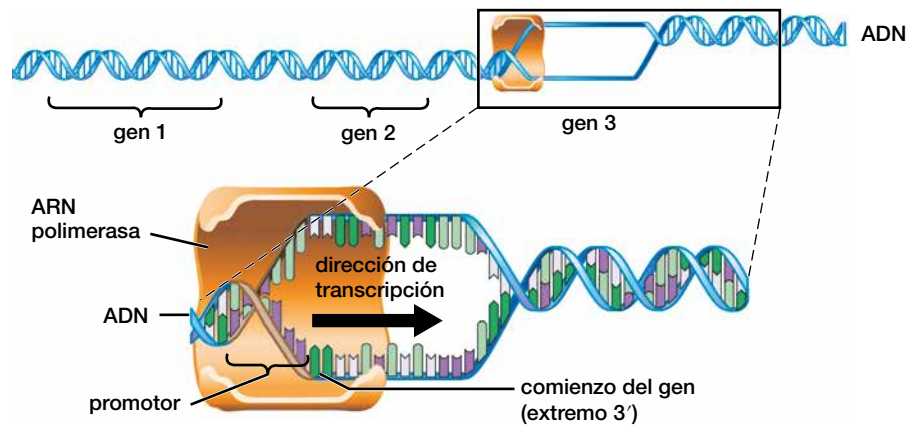
En las células eucariontes, un promotor consta de dos partes principales: (1) una secuencia corta de base, con frecuencia TATAAA, que une ARN polimerasa, y (2) una o más secuencias llamadas *elementos de respuesta*, denominadas así porque permiten que una célula responda a condiciones variables. Proteínas llamadas factores de transcripción, que se activan en una célula en respuesta a cambios en el desarrollo o ambientales, se unen a un elemento de respuesta, lo que aumenta o suprime el enlace de ARN polimerasa con el promotor y, en consecuencia, aumenta o suprime la transcripción del gen. En la Sección 13.5 se regresará al tema de la regulación génica.

La elongación genera una cadena creciente de ARN

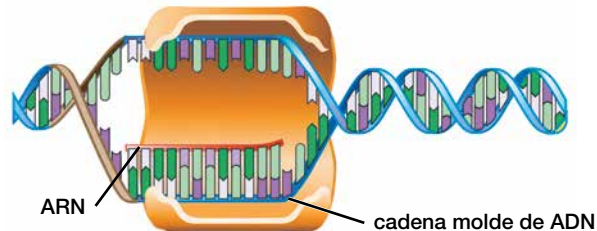
Después de enlazarse al promotor, la ARN polimerasa viaja por una cadena de ADN, llamada **cadena molde (ADN 3'----5')**, y sintetiza una cadena sencilla de ARN con bases complementarias a las del ADN (FIG. 13-3 2). Como la ADN polimerasa, la ARN

► **FIGURA 13-3** Transcripción es la síntesis de ARN a partir de instrucciones en el ADN. Un gen es un segmento del ADN de un cromosoma. Una de las cadenas de ADN que constituye la doble hélice servirá como molde para la síntesis de una molécula de ARN con bases complementarias a las bases en la cadena de ADN.

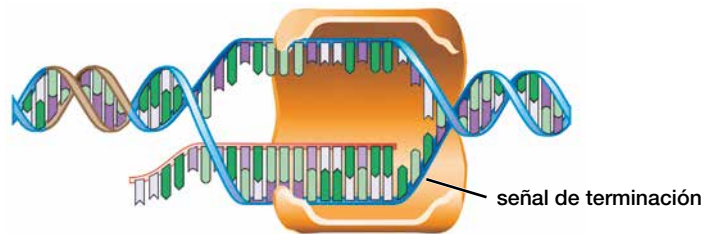
PENSAMIENTO CRÍTICO Si la otra cadena de ADN de esta molécula fuese la cadena molde, ¿en cuál dirección viajaría la ARN polimerasa?



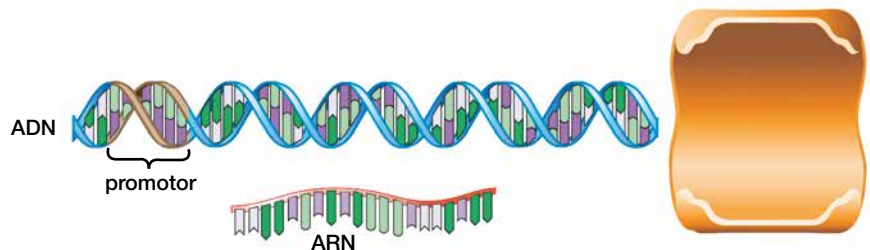
1 **Iniciación:** ARN polimerasa se une a la región promotora del ADN cerca del comienzo de un gen, y separa la doble hélice cerca del promotor.



2 **Elongación:** ARN polimerasa viaja a lo largo de la cadena molde de ADN (azul), desenrolla la doble hélice de ADN y sintetiza ARN al catalizar la adición de nucleótidos ribosa en una molécula de ARN (rojo). Los nucleótidos en el ARN son complementarios a la cadena molde del ADN.



3 **Terminación:** Al final del gen, ARN polimerasa encuentra una secuencia de ADN llamada señal de terminación. ARN polimerasa se desprende del ADN y libera la molécula de ARN.



4 **Conclusión de la transcripción:** Después de la terminación, el ADN vuelve a enrollarse por completo en una doble hélice. La molécula de ARN es libre de moverse desde el núcleo hacia el citoplasma mediante traducción, y ARN polimerasa puede moverse hacia otro gen y comenzar de nuevo la transcripción.

polimerasa siempre viaja a lo largo de la cadena molde de ADN a partir del extremo 3' de un gen y moviéndose hacia el extremo 5'. El pareado de bases entre ARN y ADN es el mismo que entre dos cadenas de ADN, excepto que uracilo en ARN se aparea con adenina en el ADN (véase la Tabla 13-1).

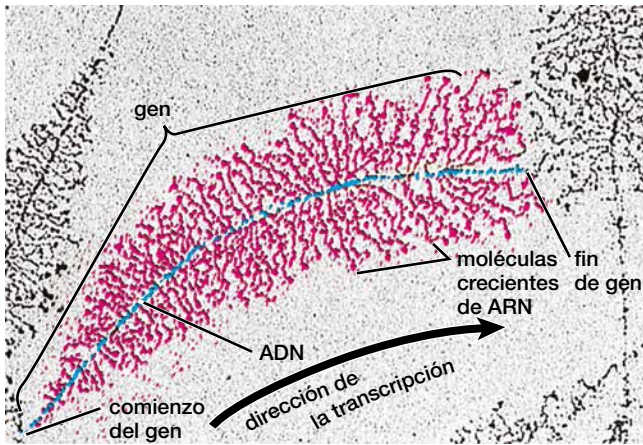
Después de agregar más o menos 10 nucleótidos a la cadena creciente de ARN, los primeros nucleótidos del ARN se separan de la cadena molde de ADN. Esta separación permite que las dos cadenas de ADN vuelvan a enrollarse en una doble hélice (**FIG. 13-3** 3). Como la molécula de ARN continúa alargándose, un extremo se aleja del ADN, mientras que la ARN polimerasa mantiene el otro extremo unido a la cadena molde del ADN. A veces, múltiples ARN polimerasa llegan a la cadena molde de ADN, una tras otra, y transcriben docenas de cadenas de ARN en rápida sucesión (**FIG. 13-4**).

La transcripción se detiene cuando el ARN polimerasa alcanza la señal de terminación

La ARN polimerasa continúa a lo largo de la cadena molde del gen hasta que llega a una secuencia de bases de ADN conocidas como la *señal de terminación*. La señal de terminación hace que la ARN polimerasa libere la molécula de ARN completada y se desprende del ADN (**FIG. 13-3** 3, 4).

En eucariontes se procesa un ARN precursor para formar ARNm

Aunque la terminación es el paso final de la transcripción, la mayoría de los tipos de moléculas de ARN deben modificarse antes de que puedan realizar sus funciones. Aquí se describirá cómo las moléculas de ARN transcritas de un gen se procesan en las células eucariontes para formar ARN mensajeros activos.



▲ **FIGURA 13-4 Transcripción de ARN en acción** Esta micrografía electrónica a color muestra el avance de la transcripción del ARN en el óvulo de una rana africana de uñas. En cada estructura ramificada, el “tronco” central es ADN y las “ramas” son moléculas de ARN. Una serie de enzimas ARN polimerasa (muy pequeñas como para verse aquí) viaja por el ADN y cada una sintetiza una cadena de ARN. El comienzo del gen está a la izquierda. Las moléculas cortas de ARN a la izquierda apenas comienzan a sintetizarse; las moléculas largas de ARN a la derecha casi están terminadas.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué crees que se transcriben tantas moléculas de ARNm a partir del mismo gen?

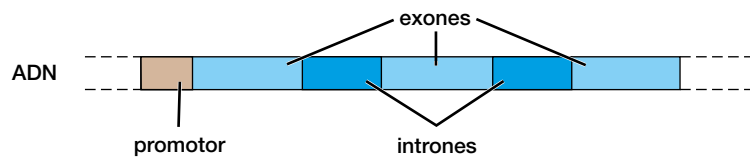
La mayoría de los genes eucariontes constan de dos o más segmentos de ADN con secuencias de nucleótidos que codifican una proteína, interrumpidos por secuencias que no se traducen en proteínas. Los segmentos codificadores se llaman **exones**, porque se *expresan* en la proteína; los segmentos no traducidos se llaman **intrones**, porque son *intragénicos*, que significa “dentro de un gen” (**FIG. 13-5a**). En los seres humanos, el gen promedio contiene ocho o nueve exones.

La transcripción de un gen eucarionte que codifica proteína produce una cadena muy larga de ARN, llamada *ARNm precursor* o *pre-ARNm*, que comienza antes del primer exón y termina después del último (**FIG. 13-5b** ①). Al comienzo y al final de esta molécula pre-ARNm se agregan más

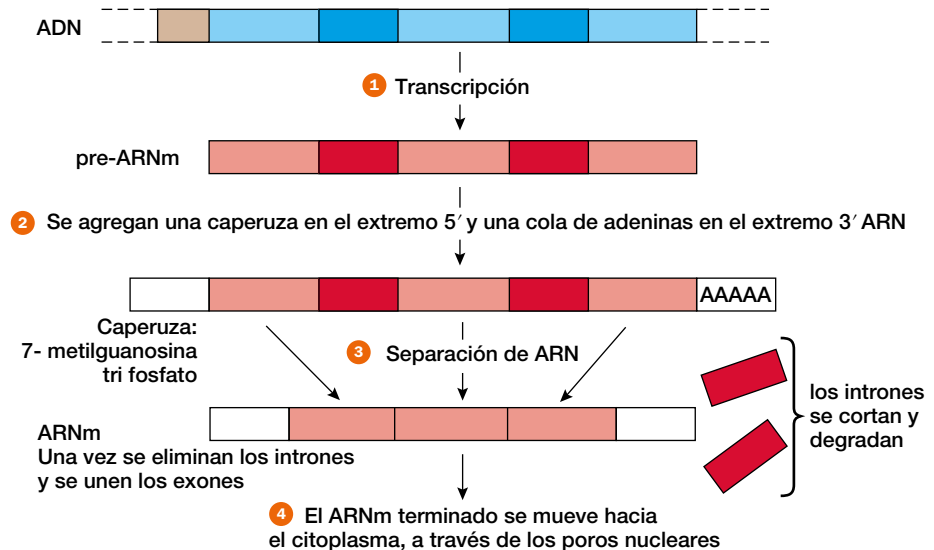
nucleótidos, lo que forma un “top” y una “cola” ②. Estos nucleótidos ayudarán a mover el ARNm terminado a través de poros en la envoltura nuclear hacia el citoplasma, enlazar el ARNm a un ribosoma y proteger la molécula de ARNm de degradación por enzimas celulares. Para producir un ARNm terminado, enzimas en el núcleo cortan esta molécula de ARN en las uniones entre intrones y exones, juntan los exones codificadores de proteína y desechan los intrones ③. La molécula terminada de ARNm deja el núcleo y entra al citoplasma a través de poros en la envoltura nuclear ④. En el citoplasma, el ARNm se enlaza a ribosomas, que sintetizan la proteína especificada por la secuencia de bases del ARNm.

Funciones de la estructura génica intrón-exón

¿Por qué los genes eucariontes contienen intrones y exones? Esta estructura genética parece tener al menos dos funciones. La primera es permitir que una célula produzca varias proteínas diferentes a partir de un solo gen, al juntar los exones en diferentes formas. Por ejemplo, un gen llamado *CT/CGRP* se transcribe en la tiroides y el cerebro. En la tiroides, un arreglo de separación resulta en la síntesis de la hormona calcitonina, que ayuda a regular las concentraciones de calcio en la sangre. En el cerebro, un arreglo de separación diferente resulta en la síntesis de una proteína usada como mensajero para la comunicación entre células nerviosas. La mayoría de los genes de los vertebrados se separan en dos o más moléculas finales de ARNm, aunque no



(a) Estructura génica eucarionte



(b) Síntesis y procesamiento de ARN en eucariontes

► **FIGURA 13-5 Síntesis de ARN mensajero en células eucariontes** (a) Los genes eucariontes constan de exones (azul claro), que codifican la secuencia de aminoácidos de una proteína, e intrones (azul oscuro), que no lo hacen. (b) Las células eucariontes sintetizan ARNm (rojo) en varios pasos.

se sabe cuántos de estos ARNm realmente se traducen en proteínas funcionales.

La segunda ventaja es que los genes fragmentados pueden proporcionar una forma rápida y eficiente para que los eucariontes evolucionen nuevas proteínas con nuevas funciones. En un proceso llamado mezcla o ajuste de exones, éstos pueden moverse intactos desde un gen hasta otro. La mayor parte de la mezcla de exones es dañina. Pero, en ocasiones, la mezcla de exones produce nuevos genes cuyos productos proteínicos mejoran la supervivencia y la reproducción del organismo que los porta. La selección natural favorecería estos genes benéficos.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir el proceso de transcripción, y explicar cómo ADN, ARN y ARN polimerasa interactúan para producir una cadena de ARN?

13.3 ¿CÓMO LA SECUENCIA DE BASES DEL ARNm SE TRADUCE EN PROTEÍNA?

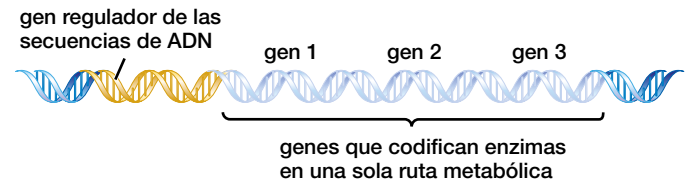
Las células procariontes y eucariontes difieren en la organización de sus genes, cómo producen una molécula funcional de ARNm a partir de las instrucciones en su ADN, y la temporalización y ubicación de la traducción.

En el genoma procarionte, la mayor parte de o todos los genes para una ruta metabólica completa están lado a lado en el cromosoma (**FIG. 13-6a**). La mayoría de los genes procariontes no contienen intrones. Por tanto, todos los nucleótidos en un gen procarionte por lo general codifican los aminoácidos en una proteína. Por último, el ARNm procarionte puede traducirse directamente en la cadena polipeptídica (proteína), sin mayor procesamiento.

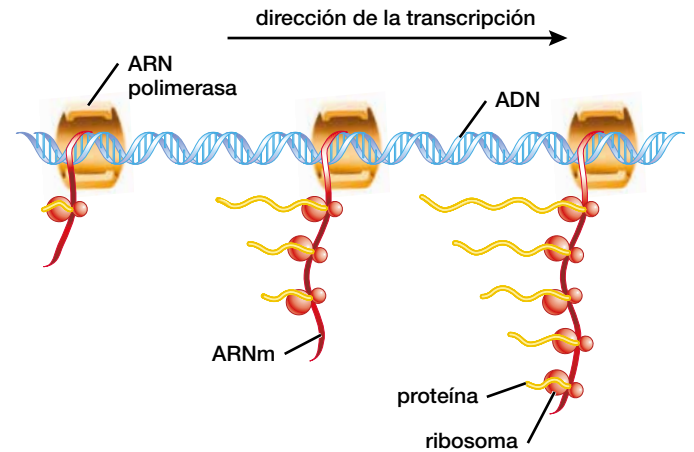
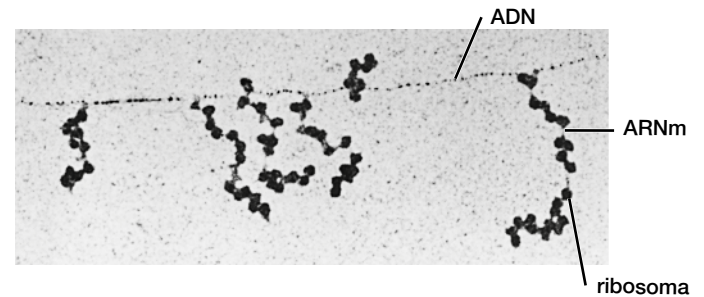
Las células procariontes por lo general transcriben un solo ARNm largo a partir de una serie de genes adyacentes, cada uno de los cuales especifica una proteína diferente en una ruta metabólica. Puesto que las células procariontes no tienen una membrana nuclear que separe su ADN del citoplasma (véase Fig. 4-3), la transcripción y la traducción por lo común ocurren en el mismo lugar y tiempo. En la mayoría de los casos, tan pronto como el comienzo de una molécula de ARNm se separa del ADN durante la transcripción, los ribosomas se unen al ARNm y comienzan a traducir sus codones en proteína (**FIG. 13-6b**).

En los eucariontes es mucho más complejo convertir en proteína la información genética contenida en el ADN. Por ejemplo, el ADN de las células eucariontes está contenido en el núcleo, mientras que los ribosomas residen en el citoplasma. Los genes que codifican las proteínas necesarias para una ruta metabólica en los eucariontes no están agrupados juntos como lo están en los procariontes, pero pueden dispersarse entre varios cromosomas. Y, como has visto, las moléculas de ARN copiadas de genes codificadores de proteína durante la transcripción no pueden traducirse directamente en proteínas, sino que primero deben procesarse para producir ARNm funcional.

Aunque la traducción de ARNm en cadena polipeptídica (proteína) es muy similar en las células procariontes y eucariontes, la discusión se enfocará en las células eucariontes.



(a) Organización génica en un cromosoma procarionte



(b) Transcripción y traducción simultáneas en procariontes

▲ **FIGURA 13-6 Transcripción y traducción están acopladas en las células procariontes** (a) En los procariontes, muchos o todos los genes de una ruta metabólica completa yacen lado a lado en el cromosoma. (b) Transcripción y traducción son simultáneas en los procariontes. En la micrografía electrónica, ARN polimerasa (no visible en esta ampliación) viaja de izquierda a derecha sobre una cadena de ADN. Conforme sintetiza una molécula de ARN, los ribosomas se enlazan al ARNm e inmediatamente comienzan a sintetizar una proteína (no visible). El diagrama bajo la micrografía muestra las moléculas clave involucradas.

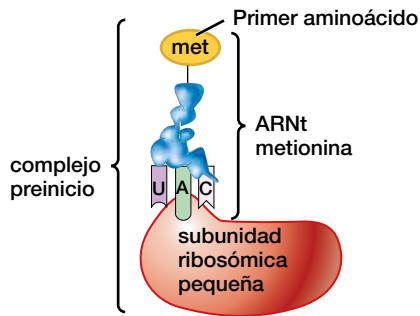
Durante la traducción, ARNm, ARNt y ribosomas cooperan para sintetizar proteínas

Como la transcripción, la traducción tiene tres pasos: (1) inicio, (2) elongación de la cadena polipeptídica y (3) terminación (**FIG. 13-7**).

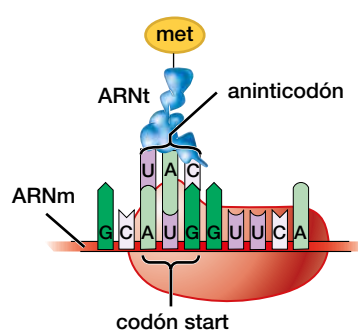
Inicio: ARNt y ARNm se enlazan a un ribosoma

Un “complejo preinicio” (compuesto por una pequeña unidad ribosómica, un ARNt de inicio [metionina] y muchas otras proteínas 1) se unen al comienzo de una molécula de ARNm. El complejo preinicio se mueve a lo largo del ARNm hasta que

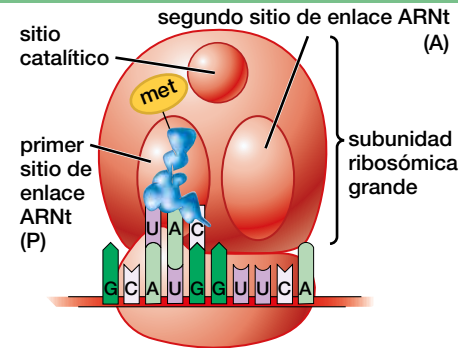
Inicio:



1 Un ARNt con un aminoácido metionina adherido se une a una subunidad ribosómica pequeña y forma un complejo preiniciador.

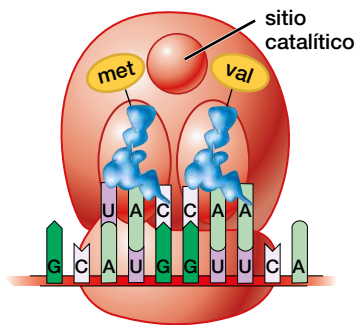


2 El complejo preiniciador se une a una molécula de ARNm. El anticodón ARNt (UAC) metionina (met) empareja bases con el codón start (AUG) del ARNm.

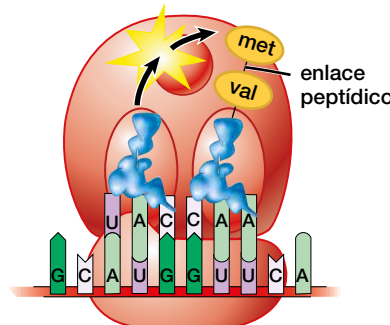


3 La subunidad ribosómica grande se une a la subunidad pequeña. El ARNt metionina se empareja con el primer sitio (P) ARNt en la subunidad grande.

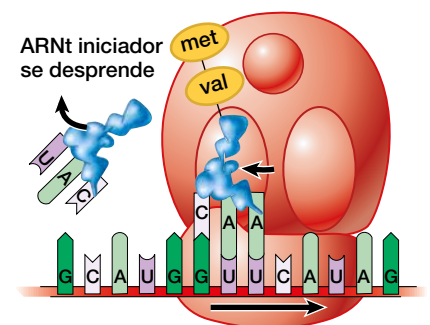
Elongación:



4 El segundo codón de ARNm (GUU) empareja bases con el anticodón (CAA) de un segundo ARNt que porta el aminoácido valina (val). Este ARNt se empareja con el segundo (A) ARNt en la subunidad grande.

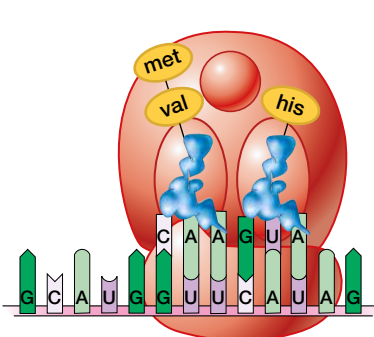


5 El sitio catalítico en la subunidad grande cataliza la formación de un enlace peptídico que une los aminoácidos metionina y valina. Los dos aminoácidos ahora están unidos al ARNt en el segundo sitio de enlace.

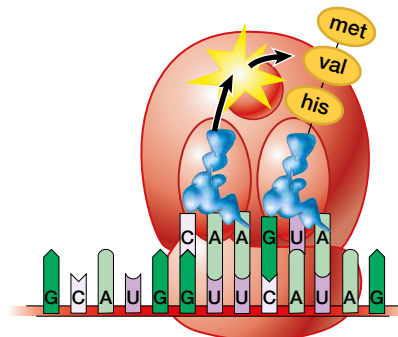


6 El ARNt "vacío" se libera y el ribosoma se mueve por el ARNm, un codón a la derecha. El ARNt que está unido a los dos aminoácidos ahora está en el primer sitio de enlace ARNt y el segundo sitio de enlace ARNt está vacío.

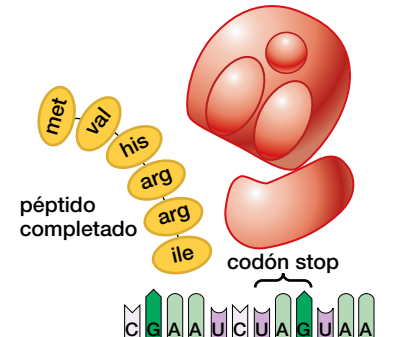
Terminación:



7 El tercer codón del ARNm (CAU) empareja bases con el anticodón (GUA) de un ARNt que porta el aminoácido histidina (his). Este ARNt entra al segundo sitio de enlace ARNt en la subunidad grande.



8 El sitio catalítico forma un enlace peptídico entre valina e histidina, lo que deja al péptido unido al ARNt en el primer sitio de enlace. El ARNt en el primer sitio de enlace parte, y el ribosoma se mueve un codón sobre el ARNm.



9 Este proceso se repite hasta que se alcanza un codón stop; el ARNm y el péptido completado se liberan del ribosoma y las subunidades se separan.

▲ **FIGURA 13-7 La traducción es el proceso de síntesis de proteínas** La traducción decodifica la secuencia de bases de un ARNm en la secuencia de aminoácidos de una proteína.

PENSAMIENTO CRÍTICO Examina el paso 9. Si las mutaciones cambiaran por uracilo todas las moléculas de guanina visibles en la secuencia del ARNm que se muestra aquí, ¿cómo diferiría el péptido traducido del que se muestra?

encuentra un codón start (AUG), que forma pares de bases con el anticodón UAC del ARNt metionina **2**. Después, una subunidad ribosómica grande se une a la subunidad pequeña y entre ellas encierran al ARNm, lo que mantiene al ARNt metionina en el primer sitio (P) de enlace ARNt **3**. Ahora el ribosoma está listo para traducir el ARNm.

Elongación: Los aminoácidos se agregan uno a la vez a la cadena de proteínas creciente

Un ribosoma mantiene dos codones ARNm alineados con los dos sitios de enlace ARNt de la subunidad grande. Un segundo ARNt, con un anticodón complementario al segundo codón del ARNm, se mueve hacia el segundo sitio (A) de enlace ARNt en la subunidad grande **4**. El sitio catalítico de la subunidad grande hidroliza el enlace éster que une al primer aminoácido (metionina) a su ARNt y forma un enlace peptídico entre este aminoácido y el aminoácido unido al segundo ARNt **5**. ARN ribosómico, y no una de las proteínas de la subunidad grande, cataliza la formación del enlace peptídico. Puesto que está hecho de ARN, no de proteína, el sitio catalítico de un ribosoma se llama ribozima.

Después de formarse el enlace peptídico, el primer ARNt ya no está unido a un aminoácido, y el segundo ARNt porta una cadena de dos aminoácidos. El ribosoma libera el ARNt vacío y cambia al siguiente codón en la molécula de ARNm **6**. El ARNt que une la cadena de aminoácidos también cambia y se mueve desde el segundo hacia el primer sitio de enlace del ribosoma. Un nuevo ARNt, con un anticodón complementario al tercer codón del ARNm, se enlaza al segundo sitio vacío **7**. El sitio catalítico ahora une el tercer aminoácido a la creciente cadena de proteínas **8**. El ARNt vacío sale del ribosoma, el ribosoma cambia al siguiente codón en el ARNm y el proceso se repite, un codón a la vez.

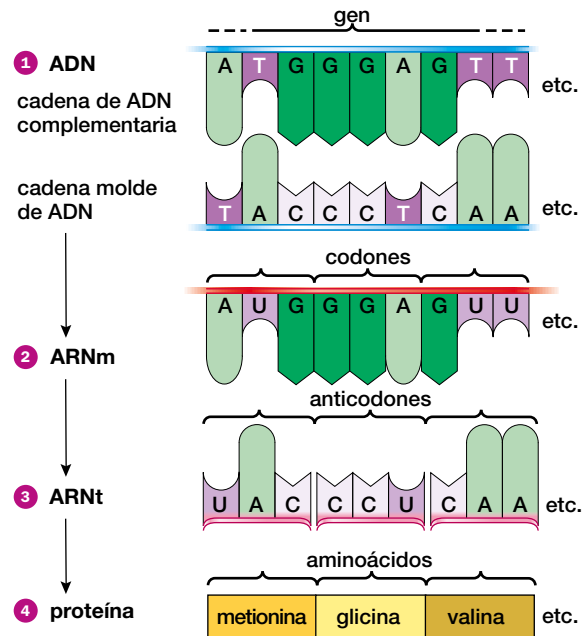
Terminación: Un codón stop señala el fin de la traducción

La síntesis de polipéptidos (proteína) termina cuando el ribosoma llega a un codón stop en el ARNm. Los codones stop no son reconocidos por ARNt, son reconocidos por un factor de liberación **9**. El factor de liberación provoca el desensamblaje del complejo, por lo que se libera la cadena polipeptídica terminada, ARNm, ARNt y las subunidades pequeña y grande del ribosoma.

RESUMEN: Decodificación de la secuencia de bases en el ADN en la secuencia de aminoácidos en la proteína

Ahora se resumirá cómo una célula decodifica la información genética del ADN y sintetiza una proteína (**FIG. 13-8**):

- 1 Con algunas excepciones, como los genes para ARNt y ARNr, cada gen codifica la secuencia de aminoácidos de una proteína. El ADN de un gen consta de la cadena molde, que se transcribe en ARNm (3'→5'), y su cadena complementaria, que no se transcribe (5'→3').
- 2 La transcripción produce una molécula de ARN que es complementaria a la cadena molde. En procariontes, este ARN es el ARN mensajero que se traducirá en proteína. En eucariontes, esta molécula de ARN experimenta modificaciones



▲ **FIGURA 13-8** Para decodificar la información genética se requiere pareado de bases complementarias

para producir el ARNm final que se traducirá. Secuencias de tres bases en el ARNm, llamadas codones, especifican o el comienzo de la traducción (el codón start, AUG), un aminoácido o el fin de la traducción.

- 3 Mientras tanto, enzimas en el citoplasma se unen al aminoácido apropiado para cada ARNt, según determina el anticodón del ARNt.
- 4 El ARNm sale del núcleo hacia un ribosoma en el citoplasma. ARN de transferencia lleva sus aminoácidos unidos hacia el ribosoma. Ahí, las bases en los anticodones ARNt se enlazan a bases complementarias en codones ARNm. El ribosoma cataliza la formación de enlaces peptídicos que unen los aminoácidos para formar una proteína con la secuencia de aminoácidos especificada por la secuencia de bases en el ARNm. Cuando llega a un codón stop, la proteína terminada se libera del ribosoma.

Esta cadena de decodificación, desde las bases de ADN a los codones de ARNm hacia anticodones de ARNt hasta aminoácidos, resulta en la síntesis de una proteína con una secuencia de aminoácidos determinada por la secuencia de bases de un gen.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir el proceso de traducción?
- explicar cómo la producción de ARNm difiere entre células procariontes y eucariontes?
- describir cómo ribosomas, ARNm y ARNt cooperan para producir una proteína?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Fibrosis quística

Algunas mutaciones en el gen *CFTR* resultan en una ausencia total de moléculas de ARNm divididas de manera correcta y causan severa fibrosis quística. Otras mutaciones parecen “confundir” la maquinaria de división de modo que se elaboran moléculas de ARNm correctas e incorrectas. Sin embargo, la mayoría de las mutaciones en el gen *CFTR* cambian codones en los exones del gen. Como sabes, codones individuales o especifican un aminoácido o detienen la traducción. ¿Cómo los codones alterados afectan la estructura y el funcionamiento de la proteína?

13.4 ¿CÓMO LAS MUTACIONES AFECTAN LA ESTRUCTURA Y EL FUNCIONAMIENTO DE LAS PROTEÍNAS?

Errores durante la replicación del ADN, rayos ultravioletas de la luz solar, químicos en el humo del cigarrillo y un cúmulo de otros factores ambientales pueden causar mutaciones: cambios en la secuencia de bases en el ADN. Las consecuencias para la estructura y el funcionamiento de un organismo dependen de cómo la mutación afecta la proteína codificada por el gen mutado.

Los efectos de las mutaciones dependen de cómo alteren los codones del ARNm

Las mutaciones pueden categorizarse como inversiones, traslocaciones, deleciones, inserciones y sustituciones (véanse las figuras 12-9 y 12-10). Estos diferentes tipos de mutaciones difieren enormemente en cómo afectan al ADN y, en consecuencia, su probabilidad de producir alteraciones significativas en la estructura y el funcionamiento de la proteína.

Inversiones y traslocaciones

Las **inversiones** son mutaciones que ocurren cuando un fragmento de ADN se corta de un cromosoma, se le da la vuelta y se reinserta en una orientación invertida. Las **traslocaciones** son mutaciones que ocurren cuando un fragmento de ADN se remueve de un cromosoma y se une a otro (ocurre entre cromosomas no homólogos). Inversiones y traslocaciones pueden ser relativamente benignas si genes enteros, incluidos sus promotores, simplemente se mueven de un lugar a otro. En estos casos, el ARNm transcrito a partir del gen contendrá todos los codones originales. Sin embargo, si un gen se divide en dos, ya no codificará una proteína funcional completa. Por ejemplo, casi la mitad de los casos de hemofilia severa son causados por una inversión en el gen que codifica una proteína requerida para la coagulación sanguínea.

Deleciones e inserciones

En una **mutación por deleción**, uno o más pares de nucleótidos se remueven de un gen. En una **mutación por inserción**, uno o más pares de nucleótidos se insertan en un gen. Si uno o dos pares de nucleótidos se remueven o agregan, el

funcionamiento proteínico por lo general se arruina por completo. ¿Por qué? Piensa de nuevo en el código genético: tres nucleótidos codifican un solo aminoácido. Por tanto, borrar (deleción) o insertar uno o dos nucleótidos, o cualquier número que no sea múltiplo de tres, cambia todos los codones (cambia marco de lectura) que siguen a la deleción o la inserción. Considera la siguiente oración en inglés, compuesta toda con palabras de tres letras: THE DOG SAW THE CAT SIT AND THE FOX RUN. Borrar o insertar una letra (borrar la primera E, por ejemplo), cambia todas las palabras siguientes: THD OGS AWT HEC ATS ITA NDT HEF OXR UN. La mayoría de los aminoácidos de una proteína sintetizados a partir de un ARNm que contenga dicha mutación serán incorrectos, de modo que la proteína no será funcional.

Borrar o insertar tres pares de nucleótidos en ocasiones sólo tiene efectos menores sobre la proteína, sin importar si los tres pares de nucleótidos que se borraron o insertaron constituyen un solo codón o traslapan en dos codones. Regresa a la oración modelo y supón que se borra OGS. Ahora la oración se lee: THE DAW THE CAT SIT AND THE FOX RUN, cuya mayor parte todavía tiene sentido. Si se agrega una nueva palabra de tres letras, como FAT, incluso en medio de una de las palabras originales, la mayor parte de la oración todavía tendrá sentido, como THE DOG SAF ATW THE CAT SIT AND THE FOX RUN.

Sustituciones

En una **mutación por sustitución de nucleótidos**, cambia un solo par de bases en el ADN. Una sustitución dentro de un gen codificador de proteína puede producir uno de cuatro resultados posibles. Considera las sustituciones que ocurren en el gen que codifica beta-globina, una de las subunidades de la hemoglobina, la proteína portadora de oxígeno en los eritrocitos (**TABLA 13-4**). El otro tipo de subunidad en la hemoglobina se llama alfa-globina; una molécula de hemoglobina normal consta de dos subunidades alfa y dos beta. En los tres primeros ejemplos se considerarán los resultados de mutaciones que ocurren en el sexto codón del gen beta-globina (CTC en ADN, GAG en ARNm), que especifican ácido glutámico, un aminoácido con carga, hidrosoluble e hidrofílico (véase el Capítulo 3). El cuarto ejemplo es una mutación que cambia el decimoséptimo codón a un codón stop.

- **La secuencia de aminoácidos de la proteína puede no haber cambiado.** Recuerda que muchos aminoácidos pueden codificarse mediante varios codones diferentes. Si una mutación por sustitución cambia la secuencia de base de ADN de la beta-globina de CTC a CTT, esta secuencia todavía codifica ácido glutámico. Por tanto, la proteína sintetizada a partir del gen mutado permanece sin cambios.
- **La secuencia de aminoácidos puede estar alterada, pero la función de la proteína en esencia puede no haber cambiado.** Muchas proteínas tienen regiones donde la secuencia exacta de aminoácidos casi no tiene importancia. En la beta-globina, los aminoácidos en el exterior de la proteína deben ser hidrofílicos para disolver la proteína en el citoplasma de los eritrocitos. ¿Cuáles aminoácidos hidrofílicos están en el exterior no importa mucho. Las sustituciones en las cuales el aminoácido resultante es el mismo que, o funcionalmente equivalente a, el aminoácido original se llaman **mutaciones neutras** porque no cambian de manera detectable la función de la proteína codificada. Hay poca o ninguna selección natural para o contra una mutación neutra.

TABLA 13-4 Efectos de las mutaciones en el gen hemoglobina						
	ADN (Hebra molde)	ARNm	Aminoácido	Propiedades de aminoácido	Efecto funcional sobre proteína	Enfermedad
Codón original 6	CTC	GAG	Ácido glutámico	Hidrofílico	Función proteínica normal	Ninguna
Mutación 1	CTT	GAA	Ácido glutámico	Hidrofílico	Neutra; función proteínica normal	Ninguna
Mutación 2	GTC	CAG	Glutamina	Hidrofílico	Neutra; función proteínica normal	Ninguna
Mutación 3	CAC	GUG	Valina	Hidrofóbico	Pierde solubilidad en agua; compromete la función proteínica	Anemia falciforme
Codón original 17	TTC	AAG	Lisina	Hidrofílico	Función proteínica normal	Ninguna
Mutación 4	ATC	UAG	Codón stop	Termina traducción después de aminoácido 16	Sintetiza sólo parte de la proteína; elimina la función proteínica	Beta-talasemia

- **La función de la proteína puede cambiar por una secuencia alterada de aminoácidos.** Una mutación de CTC a CAC sustituye ácido glutámico (hidrofílico) con valina (hidrofóbico). Las valinas hidrofóbicas en el exterior de las moléculas de hemoglobina las hacen agruparse, lo que distorsiona la forma de los eritrocitos. Esta sustitución es el defecto genético que causa anemia falciforme (véase Capítulo 11).
- **La función de la proteína puede destruirse por un codón stop prematuro.** Una mutación en particular catastrófica ocurre en ocasiones en el decimoséptimo codón del gen beta-globina (TTC en ADN, AAG en ARNm). Este codón especifica el aminoácido lisina. Una mutación de TTC a ATC (UAG en ARNm) resulta en un codón stop, lo que detiene la traducción de ARNm beta-globina antes de que la proteína esté completa. Las personas que heredan este alelo mutante de ambos progenitores no sintetizan proteína beta-globina funcional; elaboran hemoglobina que consta por completo de subunidades alfa-globina. Esta hemoglobina “alfa pura” no enlaza oxígeno muy bien. Las personas con esta condición, llamada beta-talasemia, requieren transfusiones sanguíneas regulares a lo largo de su vida.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

- ¿Puedes...
- describir los diferentes tipos de mutaciones?
 - explicar por qué diferentes mutaciones pueden tener distintos efectos sobre la función de la proteína?

13.5 ¿CÓMO SE REGULA LA EXPRESIÓN GÉNICA?

El genoma humano completo contiene alrededor de 20000 genes que codifican proteínas y tal vez miles de genes para “ARN no codificador”, esto es, genes cuyo producto final es ARN, no proteína. Todos estos genes están presentes en casi toda célula corporal, pero algunas células individuales se expresan (transcriben y, si el producto del gen es una proteína, traducen) sólo una pequeña fracción de ellos. Algunos genes se expresan en todas las células porque codifican proteínas o moléculas de ARN que son esenciales para la vida de cualquier célula. Por ejemplo, todas las células necesitan sintetizar proteínas, de modo que todas transcriben los genes para ARNt, ARNr y proteínas ribosómicas. Otros genes se expresan sólo en ciertos tipos de células, en ciertos momentos en

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Fibrosis quística

Existen más de 1900 diferentes alelos defectuosos del gen *CFTR*. El más común se originó como una mutación por delección que removió tres nucleótidos: un codón. La pérdida de este codón borra un aminoácido crucial de la proteína CFTR, lo que hace que se forme mal. Por lo general, la proteína CFTR se sintetiza por ribosomas en el retículo endoplasmático (RE) rugoso, entra al RE y luego se transporta hacia la membrana plasmática. Sin embargo, la proteína CFTR malformada se rompe dentro del RE y nunca llega a la membrana plasmática. Otros cuatro alelos *CFTR* mutantes comunes son sustituciones que introducen un codón stop en medio del ARNm, de modo que la traducción termina en alguna parte del camino. Incluso otras mutaciones por sustitución producen proteínas que se sintetizan por completo e insertan en la membrana plasmática, mas no forman canales cloro funcionales.

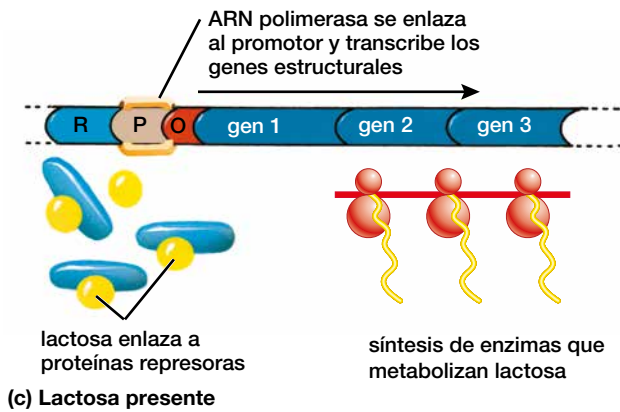
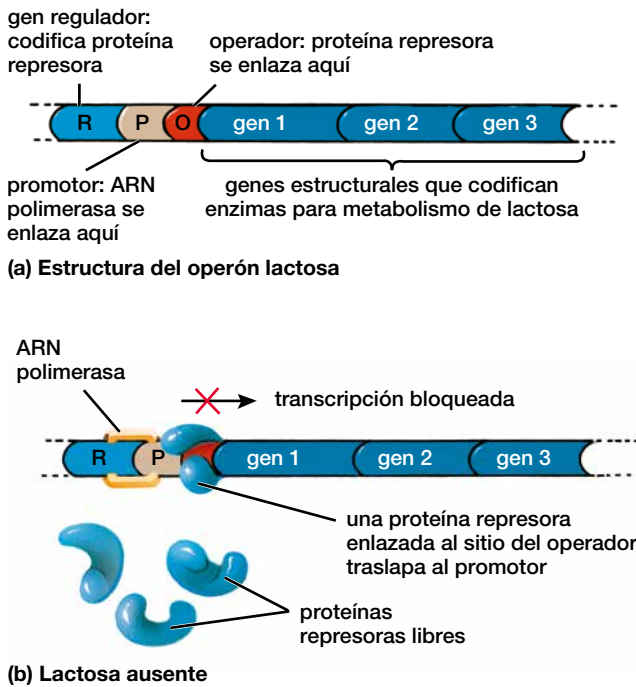
Algunos alelos *CFTR* pueden producir canales cloro funcionales, pero, no obstante, causan fibrosis quística. ¿Cómo puede ser esto? Estos alelos afectan la expresión génica, incluido con qué frecuencia se transcribe y traduce un gen, y cómo se controla la actividad de la proteína resultante, como se describe en la Sección 13.5.

la vida de un organismo, o bajo condiciones ambientales específicas. Por ejemplo, aun cuando toda célula en tu cuerpo contenga el gen para la proteína de la leche caseína, dicho gen sólo se expresa en las mujeres, sólo en ciertas células de la mama y sólo cuando una mujer está amamantando.

Algunos aspectos de la regulación de la expresión génica en eucariontes y procariontes son similares. En ambas, no todos los genes se transcriben y traducen todo el tiempo. Más aún: el control de la tasa de transcripción de genes específicos es un mecanismo importante de la regulación génica en ambas. Sin embargo, también existen diferencias sustanciales, como se describe a continuación.

En procariontes, la expresión génica se regula sobre todo a nivel de la transcripción

El ADN bacteriano con frecuencia está organizado en paquetes llamados **operones**, en los cuales los genes para funciones relacionadas se encuentran unos cerca de otros (FIG. 13-9a). Un



▲ **FIGURA 13-9 Regulación del operón lactosa** (a) El operón lactosa consta de un gen regulador, un promotor, un operador y tres genes estructurales que codifican enzimas necesarias para el metabolismo de lactosa. (b) En ausencia de lactosa, proteínas represoras se enlazan al operador del operón lactosa y evitan que ARN polimerasa transcriba los genes estructurales. (c) Cuando la lactosa está presente, se enlaza a las proteínas represoras, lo que las hace incapaces de enlazarse al operador. ARN polimerasa se enlaza al promotor, pasa por el operador desocupado y transcribe los genes estructurales.

operón consta de cuatro partes: (1) un **gen regulador**, que controla la temporización o tasa de transcripción de otros genes; (2) un **promotor**, que ARN polimerasa reconoce como el lugar para iniciar la transcripción; (3) un **operador**, que gobiernan el acceso de ARN polimerasa al promotor, y (4) los **genes estructurales**, que codifican las enzimas u otras proteínas relacionadas. Los operones se regulan como unidades; por tanto, cuando surge la necesidad, pueden sintetizarse de manera simultánea proteínas que laboran en conjunto para realizar una función específica.

¿TE HAS PREGUNTADO...

Por lo general, los moretones avanzan de morado a verde a amarillo. Esta secuencia

es evidencia visual del control de la expresión génica. Si te golpeas la barbilla con una silla, se rompen vasos sanguíneos y liberan eritrocitos, que explotan y derraman su hemoglobina. La hemoglobina y sus grupos hemo que contienen hierro tienen un color azul oscuro-morado en el estado desoxigenado, de modo que los moretones frescos son morados. Hemo, que es tóxico para el hígado, los riñones, el cerebro y los vasos sanguíneos, estimula la transcripción del gen hemo oxigenasa. Hemo oxigenasa es una enzima que convierte hemo en biliverdina, que es verde. Una segunda enzima, que siempre está presente porque su gen siempre se expresa, convierte la biliverdina en bilirrubina, que es amarilla. El moretón desaparece conforme la bilirrubina se mueve hacia el hígado, que la secreta en la bilis. Puedes seguir la destoxicación de hemo al observar cómo tu moretón cambia de color.

por qué los moretones cambian de color?

Los operones procariontes pueden regularse en varias formas. Algunos operones codifican enzimas que necesita la célula casi todo el tiempo, como aquellas que sintetizan muchos aminoácidos. Dichos operones por lo general se transcriben de manera continua, a menos que la bacteria encuentre un exceso de dicho aminoácido particular. Otros operones codifican enzimas que sólo se necesitan en ocasiones, por ejemplo, para digerir un alimento relativamente raro. Sólo se transcriben cuando la bacteria encuentra dicho alimento.

Considera la bacteria intestinal común, *Escherichia coli* (*E. coli*). Esta bacteria debe vivir con cualquier tipo de nutrientes que coma el huésped y puede sintetizar muchas enzimas diferentes para metabolizar una gran variedad de alimentos. Los genes que codifican estas enzimas se transcriben sólo cuando se necesitan las enzimas. Las enzimas que metabolizan lactosa, la principal azúcar en la leche, son un buen ejemplo. El **operón lactosa** contiene tres genes estructurales, y cada uno codifica una enzima que ayuda en el metabolismo de la lactosa (véase Fig. 13-9a).

El operón lactosa está apagado, o reprimido, a menos que lo active la presencia de lactosa. El gen regulador del operón lactosa dirige la síntesis de una **proteína represora**. Cuando el represor se une al sitio del operador, ARN polimerasa no puede transcribir los genes estructurales. En consecuencia, la bacteria no sintetiza enzimas que metabolizan lactosa (**FIG. 13-9b**).

Sin embargo, cuando *E. coli* coloniza los intestinos de un mamífero recién nacido, se encuentran bañados en lactosa siempre que su huésped sea nutrido por su madre. Las moléculas de lactosa entran a las bacterias y se enlazan a proteínas represoras, que cambian su forma (**FIG. 13-9c**). El complejo represor de lactosa no puede unirse al sitio del operador. Por tanto, ARN polimerasa se une al promotor del operón lactosa y transcribe los genes para enzimas que metabolizan lactosa, lo que permite a las bacterias usar lactosa como fuente de energía. Después de que el joven mamífero es destetado, por lo general no consume leche de nuevo. Las bacterias intestinales ya no encuentran lactosa, las

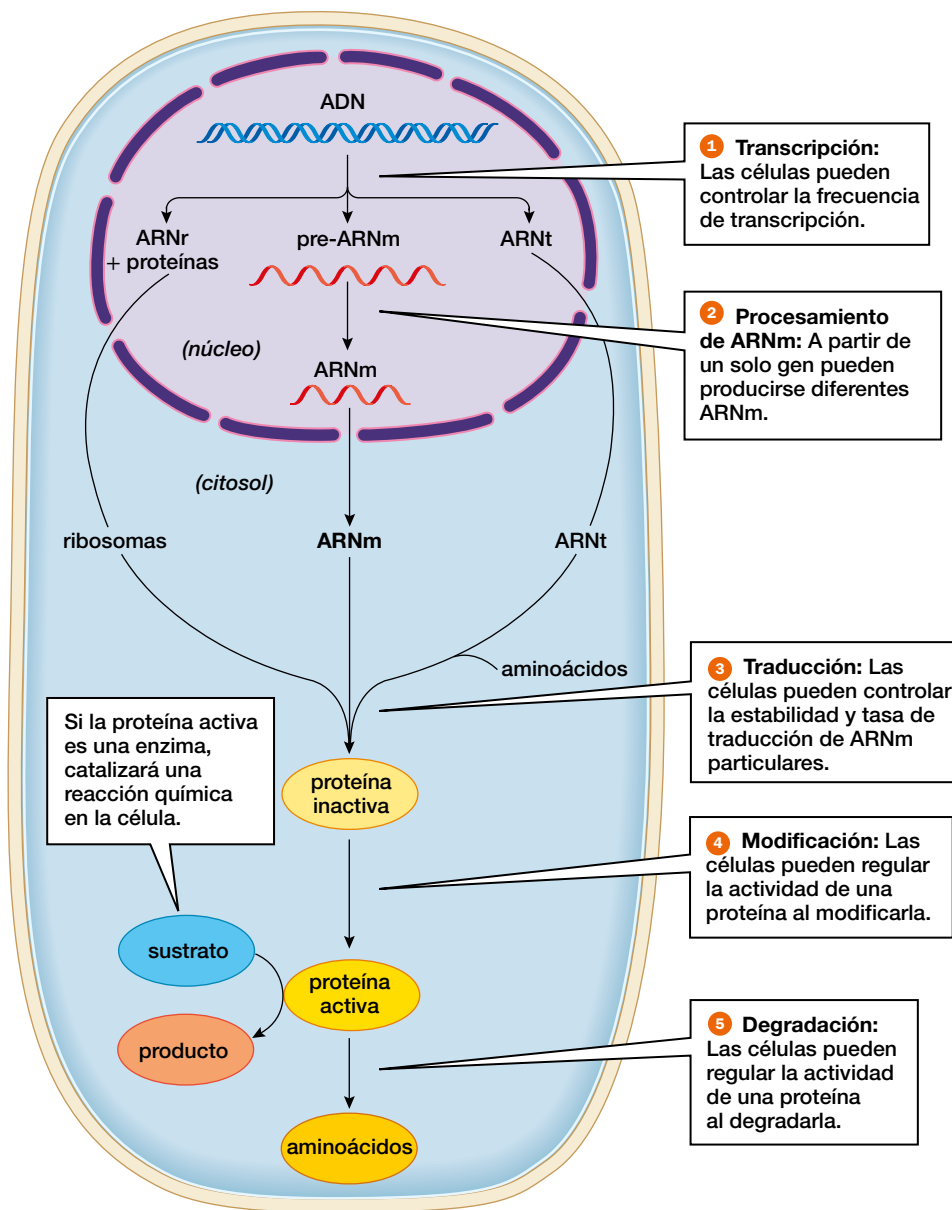


FIGURA 13-10 Panorama del flujo de información en una célula eucarionte No todos los genes son regulados en todos estos pasos. Por ejemplo, algunos genes contienen sólo un exón sencillo, de modo que no pueden tener división alternativa de ARNm y sólo algunos pocos genes codifican una proteína que se corta en varias proteínas pequeñas, con distintas acciones.

proteínas represoras se enlazan al operador y los genes para metabolismo de lactosa se apagan.

En eucariontes, la expresión génica se regula en muchos niveles

La expresión génica en una célula eucarionte es un proceso de múltiples pasos, que comienzan con la transcripción del ADN y por lo general terminan con una proteína que realiza una función particular. La regulación de la expresión génica puede ocurrir en cualquiera de estos pasos, como se muestra en la **FIGURA 13-10**:

1 Las células pueden controlar la frecuencia a la que se transcribe un gen. La tasa de transcripción de genes

específicos difiere entre organismos, entre tipos de células en un organismo dado, dentro de un tipo de célula dado en diferentes etapas durante la vida del organismo, y dentro de una célula u organismo dependiendo de condiciones ambientales. Algunos casos de fibrosis quística son causados por mutaciones en el sitio promotor, de modo que la transcripción del gen en ARNm es frenada o nunca comienza.

2 Un solo gen puede usarse para producir diferentes ARNm y proteínas. Un solo gen puede producir más de una proteína (como se describió en la Sección 13.3), dependiendo de cómo se divide el pre-ARNm para formar el ARNm terminado que se traduce en proteína.

3 Las células pueden controlar la estabilidad y la traducción de ARNm. Algunos ARNm tienen larga duración y se

traducen en proteína muchas veces. Otros se traducen sólo algunas veces antes de degradarse. Además, ciertas moléculas pequeñas de ARN pueden bloquear la traducción de algunos ARNm o seleccionar algunos ARNm para su destrucción.

Algunos casos de fibrosis quística surgen por mutaciones que hacen que el ARNm *CFTR* se degrade más rápido que lo usual o que frene la traducción del ARNm en proteína CFTR.

- 4 **Las células pueden modificar proteínas para regular su actividad.** Muchas proteínas, en especial enzimas, pueden modificarse después de la traducción, lo que en consecuencia regula temporal o permanentemente su función. Agregar o remover grupos fosfatos cambia la actividad de muchas enzimas, receptores, canales iónicos y otras proteínas, lo que ofrece segundo a segundo control de la actividad de la proteína. Por ejemplo, agregar un fosfato a la proteína del canal cloruro CFTR abre el canal, lo que permite que iones de cloro fluyan a través de la membrana plasmática por su gradiente de concentración. Algunas mutaciones *CFTR* producen fibrosis quística porque el canal no puede fosforilizarse. Otras proteínas requieren modificación permanente para activarlas. Las enzimas que digieren proteína, producidas por las células de tu pared estomacal y páncreas, por ejemplo, al inicio se sintetizan en una forma inactiva (zimógenos), que evita que las enzimas digieran las células que las producen. Después de secretar estas formas inactivas en el sistema digestivo, porciones de las enzimas se cortan (ruptura proteolítica) para revelar el sitio activo, lo que permite que las enzimas digieran las proteínas en los alimentos.

- 5 **Las células pueden controlar la tasa a la cual se degradan las proteínas.** Al evitar o acelerar la degradación de una proteína, una célula puede ajustar con rapidez la cantidad de proteína particular que contiene.

Examina algunos de los mecanismos mediante los cuales las células controlan la transcripción y la traducción.

Proteínas reguladoras que se enlazan al promotor de un gen alteran su tasa de transcripción

Las regiones promotoras de casi todos los genes contienen muchos diferentes elementos de respuesta. Por tanto, si estos genes se transcriben depende de cuáles factores de transcripción sintetiza la célula y si dichos factores están activos. Por ejemplo, cuando las células se exponen a radicales libres (véase el Capítulo 2), un factor de transcripción se enlaza a elementos de respuesta antioxidantes en los promotores de varios genes. Como resultado, la célula produce enzimas que descomponen radicales libres a sustancias inocuas.

Muchos factores de transcripción requieren activación antes de que puedan afectar la transcripción de genes. Uno de los ejemplos mejor conocidos es el papel que la hormona sexual femenina, estrógeno, tiene en el control de la producción de óvulos en las aves. El gen para albúmina, la principal proteína en la clara del huevo, no se transcribe en el invierno, cuando las aves no crían y los niveles de estrógeno son bajos. Durante la época de crianza, los ovarios de las aves hembras liberan estrógeno, que entra a las células en el oviducto y enlaza a un factor de transcripción. El complejo de estrógeno y su factor de transcripción se une entonces a un elemento de respuesta estrógeno en el promotor del gen albúmina, lo que facilita a ARN polimerasa enlazarse

al promotor y comenzar la transcripción de ARNm. El ARNm se traduce en grandes cantidades de albúmina. En otros animales, incluidos los seres humanos, ocurre una activación similar de la transcripción de genes por parte de hormonas estrógeno. La importancia de la regulación hormonal de la transcripción durante el desarrollo se ilustra mediante los defectos genéticos en los cuales los receptores de las hormonas sexuales no son funcionales (véase el “Guardián de la salud: Síndrome de insensibilidad a los andrógenos” en la página 230).

Controles epigenéticos alteran la transcripción y traducción génicas

La **epigenética** (que significa “además de la genética”) es el estudio de cómo las células y los organismos cambian la expresión y el funcionamiento génicos sin modificar la secuencia de bases de su ADN. Existe desacuerdo acerca de cuáles procesos deberían considerarse como epigenéticos. Sin embargo, en general, el control epigenético funciona en tres formas: (1) modificación de ADN; (2) modificación de proteínas cromosómicas, y (3) cambio de transcripción y traducción a través de las acciones de varios tipos de ARN que de manera colectiva se llaman ARN no codificador. Muchos tipos de controles epigenéticos pueden heredarse de células progenitoras a hijas durante la división celular mitótica. En organismos tan diversos como bacterias, plantas y ratones, y acaso incluso personas, marcadores epigenéticos incluso pueden heredarse de una generación a la siguiente, como se explora en el “Guardián de la salud: El extraño mundo de la epigenética” de la página 231.

La modificación epigenética del ADN puede reprimir la transcripción Ciertas enzimas en una célula agregan grupos metilo ($-\text{CH}_3$) a las bases citosina en posiciones específicas en el ADN de la célula, un proceso llamado *metilación*. Si un gen o su promotor tiene muchas citosinas metiladas, el gen usualmente no se transcribirá en ARNm, y sus instrucciones no se usarán para elaborar proteínas. El número y ubicación de los grupos metilo en el ADN son importantes en el desarrollo normal y en algunas enfermedades. Por ejemplo, en las células cancerosas, genes de factores de crecimiento (véase el Capítulo 9) con frecuencia tienen muy pocos grupos metilo. Esto puede hacer que los genes se transcriban en un nivel muy alto, lo que produce altas concentraciones de factores de crecimiento que de manera inadecuada estimulan la división celular. Si genes supresores de tumor tienen demasiados grupos metilo, lo que apaga su transcripción, al cuerpo se le quita una de sus armas más efectivas contra el cáncer. El control epigenético defectuoso también se ha implicado en trastornos tan variados como enfermedades cardíacas, obesidad e infertilidad.

La modificación epigenética de histonas puede mejorar la transcripción En los cromosomas eucariontes, el ADN se enrolla alrededor de “carretes” hechos de proteínas llamadas *histonas* (véase el Capítulo 9). Cuando el ADN está firmemente enrollado, ARN polimerasa no puede llegar a los promotores de genes, de modo que la transcripción ocurre con lentitud, si es que ocurre. Sin embargo, cuando a los histonas se agregan grupos acetilo ($-\text{COCH}_3$), el ADN se desenrolla de manera parcial y la ARN polimerasa tiene mejor acceso a los promotores, lo que facilita la transcripción génica.



Síndrome de insensibilidad a los andrógenos

En algún momento entre los 7 y 14 años de edad, una niña por lo general pasa a través de la pubertad: sus mamas se agrandan, sus caderas se ensanchan y comienza a menstruar. Sin embargo, en raros casos, los años pasan, pero la niña nunca menstrúa. Si su médico realiza una prueba cromosómica, en algunos casos los resultados muestran que los cromosomas sexuales de la niña son XY. La razón de que ella no comenzara a menstruar es que carece de ovarios y un útero, y en su lugar tiene testículos inmaduros dentro de su cavidad abdominal. Ella tiene aproximadamente las mismas concentraciones de andrógenos (hormonas sexuales masculinas, como la testosterona) circulando en su sangre, como se encontraría en la mayoría de los niños de su edad. De hecho, los andrógenos han estado presentes desde temprano en su desarrollo. Sin embargo, sus células no pueden responder a ellos, una condición llamada síndrome de insensibilidad a los andrógenos.

El gen afectado codifica una proteína conocida como receptor andrógeno. En los hombres comunes, los andrógenos se enlazan a las proteínas receptoras y estimulan la transcripción de genes múltiples que ayudan a producir muchas características masculinas, incluidas la formación de un pene y el descenso de los testículos hacia sacos fuera de la cavidad corporal. La insensibilidad a los andrógenos y grados variables de perturbación del desarrollo sexual masculino pueden ser causados por cualquiera de 400 alelos mutantes recesivos del gen que codifica el receptor andrógeno. Mutaciones que crean un codón stop prematuro eliminan por completo la función del receptor andrógeno.

El gen receptor andrógeno está en el cromosoma X. Una persona que sea genéticamente XY hereda un solo alelo para el receptor andrógeno. Si este alelo codifica proteínas receptoras de andrógeno no funcionales, entonces las células de la persona serán incapaces de responder a la testosterona, y no se desarrollarán características masculinas. En muchos aspectos, el desarrollo femenino es la opción "por defecto" en los seres humanos, y sin receptores de andrógeno funcionales, el cuerpo de la persona afectada desarrollará características femeninas. Por ende, una mutación que cambie la secuencia de nucleótidos de un solo gen, lo causa la producción de un solo tipo de proteína no funcional, puede hacer que una persona que es genéticamente XY sea una mujer (**FIG. E13-1**).



▲ **FIGURA E13-1 La insensibilidad a los andrógenos conduce a características femeninas** Las células de estas mujeres tienen cromosomas X y Y. Las mujeres tienen testículos que producen testosterona, pero una mutación en sus genes receptores de andrógenos hace que sus células sean incapaces de responder a la testosterona. (Para más información acerca de la insensibilidad a los andrógenos, visita <http://aisdsd.org>.)

EVALÚA LO SIGUIENTE Imagina que eres médico. Una madre, un padre y su hija vienen a tu consulta porque su hija tiene 16 años de edad y todavía no ha tenido su primera menstruación, mientras que todas sus amigas comenzaron a menstruar hace años. Tú solicitas un cariotipo y descubres que ella es XY. Más pruebas de genética molecular revelan que tiene un alelo receptor de andrógeno mutado en su cromosoma X. Los padres quieren saber cómo su hija heredó el síndrome, por qué ellos no lo tienen y, si tuvieran otros hijos, si ellos serían insensibles a los andrógenos. ¿Cómo explicarías, en términos comprensibles para un lego, la herencia de insensibilidad a los andrógenos y la probabilidad de que los padres tendrían otro hijo con síndrome de insensibilidad a los andrógenos? Incluye diagramas para ayudarlos a comprender.

ARN no codificador puede alterar la transcripción o la traducción

Los genes codificadores de proteína constituyen sólo un pequeño porcentaje del ADN humano. ¿Esto significa que el resto del ADN es inútil? Nada de eso. Recientemente, biólogos moleculares han descubierto que parte de este ADN está transcrito en cientos, acaso miles de distintos tipos de ARN no codificador que ayuda a controlar la expresión génica.

ARN no codificador puede regular la transcripción Algunos tipos de ARN no codificador afectan la transcripción génica. Algunos inhiben la unión de ARN polimerasa para especificar promotores génicos, lo que en consecuencia bloquea la transcripción. Otros estimulan o inhiben cambios epigenéticos al ADN o los histones en ubicaciones específicas sobre cromosomas específicos. Estos ARN no codificadores pueden mejorar o

reducir la transcripción, dependiendo de la naturaleza exacta de los controles epigenéticos que son afectados.

Tal vez el ARN no codificador mejor conocido silencia la transcripción de los cromosomas X en los mamíferos. Como sabes, los mamíferos machos tienen un cromosoma X y uno Y (XY), y las hembras tienen dos cromosomas X (XX). Como consecuencia, las hembras tienen la capacidad de sintetizar ARNm a partir de genes en sus dos cromosomas X, mientras que los machos, con sólo un cromosoma X, pueden producir sólo la mitad. En 1961, Mary Lyon, genetista inglesa, hipotetizó que uno de los dos cromosomas X en las hembras está inactivo de alguna forma, de modo que sus genes no se expresan. Investigación posterior demostró que estaba en lo correcto. En los mamíferos hembras, uno de los cromosomas X está inactivo, y cerca de 85% de sus genes no se transcriben. Temprano en el desarrollo embrionario (alrededor del decimosexto día en los seres humanos), un cromosoma



El extraño mundo de la epigenética

La mayoría de los controles sobre la expresión génica funcionan durante periodos que van desde algunos segundos hasta pocos días y luego desaparecen. Sin embargo, los controles epigenéticos con frecuencia funcionan durante la vida de un organismo. Algunos incluso pueden transmitirse del progenitor a la descendencia.

Los controles epigenéticos son importantes reguladores de la transcripción y traducción genéticas. Por ejemplo, agregar grupos metilo al promotor del gen insulina desactiva la transcripción. Todas las células de los embriones tempranos tienen genes insulina metilados silenciados. Más tarde en el desarrollo, los grupos metilo en el gen insulina se remueven de manera selectiva en células destinadas a convertirse en células secretoras de insulina en el páncreas. Las otras células del cuerpo contienen genes insulina metilados silenciados.

Algunas células, como las que recubren los intestinos, se dividen cada día o dos, miles de divisiones durante una vida. A través de todas estas divisiones, los genes insulina permanecen metilados. ¿Cómo? Recuerda que la replicación del ADN es semiconservadora (véase el Capítulo 12). Cuando una célula intestinal se divide, cada célula hija recibe una cadena de ADN progenitora con metilos en el gen insulina y una nueva cadena de ADN sin metilos en el gen. Sin embargo, una enzima en las células hijas agrega el patrón metilo progenitor en la cadena de ADN hija. El resultado: las células intestinales tienen genes insulina silenciados.

El color de pelaje en los ratones proporciona un ejemplo sorprendente de control epigenético de la expresión génica (**FIG. E13-2**). En ciertas cepas de ratones, la descendencia en una sola camada de ratones genéticamente idénticos puede tener piel que varía de amarillo a castaño claro. Estudios han demostrado que la metilación del ADN de un solo gen controla el color: mientras más metilación, menos expresión del gen y más café el pelaje. Los ratones con muy poca metilación de este gen tienen alta expresión génica y pelaje amarillo. También se vuelven obesos y tienen un riesgo mucho mayor de diabetes y cáncer. Alimentar una ratona preñada con una dieta alta en metionina, folato, proteína de soya y vitamina B₁₂, que aumentan la metilación del ADN, produce camadas en las cuales todos los cachorros son castaños.

En la gran mayoría de los casos, los patrones metilo en el ADN se borran durante la división celular meiótica o el desarrollo de gametos, de modo que los cambios epigenéticos no se transmiten de generación a generación. Sin embargo, hay excepciones. Los grupos metilo pueden agregarse a ciertos cúmulos de genes o en el espermatozoide o en el óvulo, lo que resulta en imprimación genómica, en la cual un gen dado se expresará sólo si se hereda o del padre o de la madre, respectivamente. Por ejemplo, el síndrome de Angelman, una rara enfermedad genética caracterizada por convulsiones, defectos del habla y discapacidad motora, es el resultado de una mutación por delección en el cromosoma 15. El síndrome de Angelman ocurre sólo cuando la mutación se hereda de la madre. Los genes funcionales normales en el cromosoma del padre están silenciados por grupos metilo y no pueden compensar la mutación de la madre. En los ratones, el pelaje amarillo frente al castaño también puede heredarse a través de las generaciones, sobre todo por parte de la madre.

Los cambios epigenéticos que duran por generaciones se han encontrado en bacterias, protistas, hongos, plantas y animales. Incluso pueden heredarse comportamientos a través de generaciones: si los ratones se entrenan para asociar un olor específico con recibir un choque eléctrico, sus hijos pueden heredar tanto el recuerdo como una región cerebral ligeramente más grande que



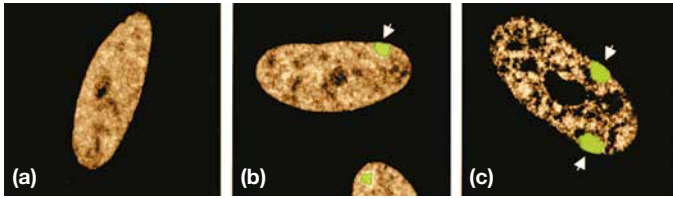
▲ **FIGURA E13-2** Diferencias epigenéticas pueden causar diferencias fenotípicas en ratones genéticamente idénticos El obeso ratón amarillo tiene muchos menos grupos metilo en un gen que controla el color de pelaje que los que tiene el delgado ratón castaño.

responda a este olor. Estos hallazgos conducen a una pregunta provocativa: en las personas, ¿cambios epigenéticos causados por experiencias de vida o el ambiente de los progenitores se vuelven parte de la herencia de su descendencia?

Por ahora, la respuesta parece ser “quizás”. Nadie puede realizar experimentos multigeneracionales controlados en personas, de modo que es difícil obtener buenos datos. La evidencia para herencia epigenética multigeneracional en seres humanos proviene de “experimentos naturales” en los que algunos grandes eventos afectaron un número bastante grande de personas. Uno de tales experimentos naturales ya ocurrió en una remota área septentrional en Suecia llamada Norrbotten. Hasta tiempos bastante recientes, Norrbotten estaba extremadamente aislada. Poca comida entraba o salía de la región. Si las cosechas eran buenas, las personas se atiboraban durante el siguiente invierno; si las cosechas eran malas, las personas morían de hambre. Los investigadores rastrearon registros de nacimiento y muerte y los correlacionaron con las cosechas durante el siglo XIX. Descubrieron que los hijos de los hombres que vivieron durante los años de cosechas abundantes, y por tanto tal vez comieron en exceso, vivieron vidas notablemente más cortas (de 6 a 32 años menos, dependiendo de cómo se analizaron los datos) que los hijos de los hombres que sufrieron a través de inviernos cerca de la hambruna. Efectos similares se encontraron en las mujeres.

En otros experimentos naturales, las personas cuyos padres fueron concebidos durante la hambruna holandesa de 1944-1945, al final de la Segunda Guerra Mundial, tenían más probabilidad de ser obesos que los descendientes de los padres que no estuvieron subnutridos en la etapa prenatal. Un estudio en Inglaterra descubrió que, cuando los hombres comienzan a fumar a edad muy temprana (antes de los 11 años de edad), sus hijos tienden a tener sobrepeso. Estos resultados son intrigantes, pero nadie sabe cuáles genes están involucrados o si grupos metilo epigenéticos en el ADN causaron la diferencia.

PENSAMIENTO CRÍTICO En algunas personas con diabetes tipo 2, el páncreas no secreta suficiente insulina. Si tú pudieras analizar los marcadores epigenéticos en el gen de insulina y su promotor, ¿qué podrías esperar ver? Si pudieras agregar o remover marcadores epigenéticos en el gen, ¿qué harías para intentar normalizar la secreción de insulina en los diabéticos tipo 2?



▲ **FIGURA 13-11** Los cuerpos de Barr ofrecen evidencia visible de la inactivación del cromosoma X En las células de los mamíferos, sólo un cromosoma X está activo; cromosomas X adicionales están condensados en los cuerpos de Barr, visibles como manchas brillantes en estas micrografías. (a) Los núcleos de un animal macho (XY) no tienen cuerpos de Barr. (b) Los núcleos de un animal hembra (XX) tienen un cuerpo de Barr. (c) Los núcleos de una hembra con trisomía X (véase el Capítulo 10) tienen dos cuerpos de Barr.

X en cada una de las células de una hembra comienza a producir grandes cantidades de molécula ARN no codificadora llamada Xist. El ARN Xist recubre la mayor parte de dicho cromosoma X, lo condensa en una masa apretada y evita mayor transcripción. El cromosoma X condensado, llamado **cuerpo de Barr**, en honor de su descubridor, Murray Barr, forma una mancha discreta en el núcleo de las células de los mamíferos hembras (FIG. 13-11).

Por lo general, grandes cúmulos de células (cada cúmulo descendiente de una sola célula en el embrión temprano) tiene el mismo cromosoma X desactivado. Como resultado, los cuerpos de los mamíferos hembras constan de parches de células en los cuales uno de los cromosomas X está plenamente activo y parches de células en los que el otro cromosoma X está inactivo. Los resultados de este fenómeno se observan con facilidad en los caparzones de las tortugas y en los gatos tricolor (FIG. 13-12). El cromosoma X de un gato contiene un gen que codifica una

enzima que produce pigmento de pelaje. Existen dos alelos comunes de este gen. Uno produce pelaje anaranjado y el otro, pelaje negro. Si un cromosoma X en un gato hembra tiene el alelo anaranjado y el otro cromosoma X tiene el alelo negro, el gato tendrá parches de pelaje anaranjado y negro. Estos parches representan áreas de piel que se desarrollaron a partir de células en el embrión temprano en el diferentes cromosomas X estaban desactivados. La coloración tricolor se encuentra casi de manera exclusiva en los gatos hembras. Puesto que los gatos machos en general sólo tienen un cromosoma X, un gato macho puede tener pelaje negro o anaranjado, mas no ambos.

MicroARN e interferencia del ARN regulan la traducción La cantidad de cualquier proteína particular que sintetiza una célula depende tanto de cuánto ARNm se elabora y de cuán rápido y durante cuánto tiempo se traduce el ARNm. Interviene la interferencia del ARN. Parte del ADN de organismos tan diversos como plantas, lombrices y personas se transcribe en cientos de diferentes ARN no codificadores que posteriormente se cortan en cadenas muy cortas llamadas de manera adecuada **microARN**. Cada microARN es complementario a parte de un ARNm específico. Estas moléculas de microARN interfieren con la traducción del ARN (de ahí el término “interferencia del ARN”). En algunos casos, estas pequeñas cadenas de ARN parean bases con el ARNm complementario y forman una pequeña sección ARN de doble cadena que no puede traducirse. En otros casos, las cadenas cortas de ARN se combinan con enzimas para cortar ARNm complementario, lo que también evita la traducción.

Pudiera parecer extraño que una célula interferiría con la traducción de su propio ARNm. Sin embargo, la interferencia del ARN es importante para el desarrollo de los organismos eucariontes. Por ejemplo, en los mamíferos, los microARN influyen sobre el desarrollo del corazón y el cerebro, la secreción de insulina por el páncreas e incluso el aprendizaje y la memoria. Los defectos en la producción de microARN, ya sea demasiado o muy poco de ciertos microARN, pueden conducir a cáncer o enfermedades del corazón.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir las formas en las que puede regularse el flujo de información desde el ADN al ARN hacia la síntesis de proteínas hasta la función de la proteína?
- explicar cuáles controles sobre la expresión génica es posible que sean muy breves, cuáles pueden ser de larga duración y por qué difieren?



◀ **FIGURA 13-12** Inactivación del cromosoma X regula la expresión génica Esta gatita tricolor porta un gen para pelaje anaranjado en un cromosoma X y un gen para pelaje negro en su otro cromosoma X. La inactivación de diferentes cromosomas X produce los parches negro y anaranjado. El color blanco se debe a un gen completamente diferente que evita en absoluto la formación de pigmento.

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Fibrosis quística

Todos los alelos defectuosos del gen *CFTR* son recesivos al alelo *CFTR* funcional. Las personas heterocigotas, con un alelo *CFTR* normal y una copia de cualquiera de los alelos defectuosos, producen suficiente proteína *CFTR* funcional para el transporte adecuado de cloro. Por tanto, producen secreciones acuosas normales en sus pulmones y no desarrollan fibrosis quística. Alguien con dos alelos defectuosos sólo producirá proteínas que no funcionan de manera adecuada y desarrollará la enfermedad.

Las enfermedades genéticas como la fibrosis quística no pueden “curarse” en la forma en que una infección puede curarse, al matar las bacterias o virus ofensores. Por lo general, las enfermedades genéticas se tratan al sustituir la función perdida, como dar insulina a los diabéticos, o al aliviar los síntomas. En la fibrosis quística, las terapias más comunes son el alivio de algunos de los síntomas. Estos tratamientos incluyen antibióticos, medicinas que abren las vías aéreas y terapia física para drenar los pulmones.

Lo que a final de cuentas le ocurra a una persona con fibrosis quística depende de cuán defectuosos sean los alelos mutantes. La triatleta canadiense Lisa Bentley, por ejemplo, tiene un caso relativamente leve de fibrosis quística (FIG. 13-13). Sin embargo, durante un triatlón de nueve horas ella produce cantidades copiosas de sudor muy salado. ¿Por qué? Uno de los papeles de la proteína *CFTR* es promover la reabsorción de sal del sudor y transportar la sal de vuelta a la sangre. En la fibrosis quística falla la reabsorción de sal, y las personas pueden perder grandes cantidades de sal durante el ejercicio, lo que amenaza su vida. Por tanto, para Bentley es un reto constante mantener el suministro de sal corporal durante una carrera. No obstante, Bentley ha ganado 11 triatlones *ironman*, incluido el triatlón *ironman* australiano cinco años consecutivos. Bentley controla con cuidado su dieta, en especial su ingesta de sal. El ejercicio vigoroso le ayuda a limpiar sus pulmones. También evita de manera escrupulosa situaciones en las que pueda estar expuesta a enfermedades contagiosas. Su fibrosis quística no ha evitado que ella se convierta en una de las mejores atletas del mundo.



▲ FIGURA 13-13 Lisa Bentley, a veces llamada “reina de hierro”, gana otro triatlón.

CONSIDERA ESTO Casi 5% de los casos de fibrosis quística surgen a partir de una mutación por sustitución en la que una proteína *CFTR* de tamaño completo se sintetiza e inserta en la membrana plasmática, pero falla para transportar cloro. En 2012, la FDA estadounidense aprobó un medicamento llamado ivacaftor para tratar esta forma de fibrosis quística. El ivacaftor se enlaza a la proteína *CFTR* y ayuda a abrir el canal de cloro. Para 2014, el tratamiento con ivacaftor costaba alrededor de 300 mil dólares estadounidenses al año. ¿Cómo crees que deberían financiarse tales tratamientos: por parte del paciente, por los seguros médicos o por los gobiernos?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

13.1 ¿Cómo usa la célula la información del ADN?

Los genes son segmentos de ADN que pueden transcribirse en ARN y, para la mayoría de los genes, traducirse en proteínas. La transcripción produce los tres tipos de ARN necesarios para la traducción: ARNm, ARNt y ARNr. El ARN mensajero lleva la información genética de un gen desde el núcleo hasta el citoplasma, donde los ribosomas usan la información para sintetizar un polipéptido (proteína). Existen muchos ARNt diferentes. Cada ARNt se enlaza a un aminoácido específico y lo lleva a un ribosoma para su incorporación en cadena polipeptídica.

Los ribosomas están compuestos por ARNr y proteínas, organizadas en subunidades grandes y pequeñas. El código genético consta de codones, secuencias de tres bases en el ARNm que especifican el inicio de la traducción (codón start), los aminoácidos en la cadena proteínica o el final de la síntesis de proteínas (codones stop).

13.2 ¿Cómo se transcribe la información de un gen en el ARN?

Dentro de una célula individual, sólo ciertos genes se transcriben. Cuando la célula requiere el producto de un gen, ARN polimerasa se une a la región promotora del gen y sintetiza una sola cadena de ARN. Este ARN es complementario a la cadena molde en la doble hélice de ADN del gen. Proteínas celulares llamadas factores de transcripción pueden unirse ADN cerca del promotor y mejorar o suprimir la transcripción de un gen dado.

13.3 ¿Cómo la secuencia de bases del ARNm se traduce en proteína?

En las células procariontes, todos los nucleótidos de un gen codificador de proteína codifican aminoácidos; por tanto, el ARN transcrito a partir del gen es el ARNm que se traducirá en un ribosoma. En las células eucariontes, los genes codificadores de proteína constan de dos partes: exones, que se traducen en los aminoácidos en una proteína, e intrones, que no se traducen. El gen completo, incluidos intrones y exones, se transcribe en una molécula pre-ARNm. Los intrones del pre-ARNm se cortan y los exones se unen para producir un ARNm terminado.

En eucariontes, ARNm lleva la información genética desde el núcleo hacia el citoplasma, donde los ribosomas usan esta información para sintetizar una proteína. Las dos subunidades ribosómicas se unen en el codón start de la molécula de ARNm para formar un ensamble completo que sintetiza proteínas. Los ARN de transferencia llevan los aminoácidos adecuados al ribosoma para su incorporación en la proteína creciente, que depende del apareado de bases entre el anticodón del ARNt y el codón del ARNm. Dos ARNt, cada uno con un aminoácido, se enlazan de manera simultánea al ribosoma; la subunidad grande cataliza la formación de enlaces peptídicos entre los aminoácidos. Conforme se une cada nuevo aminoácido, se desliga un ARNt y el ribosoma se mueve sobre un codón, enlazando a otro ARNt que lleva al siguiente aminoácido especificado por el ARNm. La adición de aminoácidos a la proteína creciente continúa hasta que se alcanza un codón stop, lo que hace que el ribosoma se desensamble y libera tanto el ARNm como la proteína recién formada.

13.4 ¿Cómo las mutaciones afectan la estructura y el funcionamiento de las proteínas?

Una mutación es un cambio en la secuencia de nucleótidos de un gen. Las mutaciones pueden ser causadas por errores en el apareado de bases durante la replicación, por agentes químicos y por factores ambientales como la radiación. Los tipos comunes de mutaciones incluyen inversiones, traslocaciones, deleciones, inserciones y sustituciones. Las mutaciones varían en sus efectos sobre la función proteínica. Las mutaciones neutras producen codones que especifican el mismo aminoácido, o uno muy similar, que el codón original; en estos casos, la función de la proteína en general no cambiará de manera significativa. Otras mutaciones pueden sustituir un aminoácido funcionalmente diferente o pueden codificar un codón stop. Estas mutaciones pueden destruir la función de la proteína.

13.5 ¿Cómo se regula la expresión génica?

La expresión de un gen requiere que se transcriba y traduzca y que la proteína resultante realice alguna acción dentro de la célula. Cuáles genes se expresan en una célula en un momento dado está regulado por la función de la célula, la etapa de desarrollo del organismo y el ambiente. El control de la regulación génica puede ocurrir en muchos pasos. La cantidad de ARNm sintetizado de un gen particular puede regularse al aumentar o reducir la tasa de su transcripción, así como al cambiar la estabilidad del ARNm en sí. Un solo gen puede usarse para producir diferentes proteínas, dependiendo de cómo se divide en pre-ARNm en el ARNm final. Las tasas de traducción de ARNm también pueden regularse. La regulación de la transcripción y la traducción afectan cuántas moléculas proteínicas se producen a partir de un gen particular. Después de sintetizarse, algunas proteínas se cortan en proteínas funcionales más pequeñas con diferentes funciones en distintos tipos de células. Otras proteínas deben modificarse antes de que puedan funcionar. Las proteínas también varían en cuán rápido se degradan en una célula. En la regulación epigenética, agregar grupos metilo al ADN con frecuencia suprime la transcripción génica,

mientras que agregar grupos acetilo a histones aumenta la transcripción génica. El ARN no codificador puede suprimir la transcripción, acelerar la degradación de ARNm o inhibir la traducción de ARNm.

Términos clave

ácido ribonucleico (ARN) 216	intrón 221
anticodón 217	inversión 225
ARN de transferencia (ARNt) 217	microARN 232
ARN mensajero (ARNm) 216	mutación neutra 225
ARN polimerasa 219	mutación por delección 225
ARN ribosómico (ARNr) 217	mutación por inserción 225
cadena molde 219	mutación por sustitución de nucleótidos 225
código genético 218	operador 227
codón 216	operón 226
codón start 218	operón lactosa 227
codón stop 218	promotor 219
cuerpo de Barr 232	proteína represora 227
epigenética 229	ribosoma 217
exón 221	traducción 218
gen estructural 227	transcripción 218
gen regulador 226	traslocación 225

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- La molécula que lleva la información genética del ADN desde el núcleo hasta el citoplasma para usar en la síntesis de proteínas es
 - ARN ribosómico.
 - ARN mensajero.
 - ARN de transferencia.
 - microARN.
- ¿Cuál de las siguientes afirmaciones del ARN no es correcta:
 - Contiene la base timina.
 - Contiene el azúcar ribosa.
 - Contiene la base adenina.
 - Se transcribe a partir del ADN.
- Un codón stop
 - señala el final de la síntesis de una cadena polipeptídica un ribosoma.
 - codifica el aminoácido metionina.
 - señala el final de la síntesis de ARN.
 - marca la frontera entre un exón y un intrón.
- Si la cadena molde de ADN lee ATTCGTAG,
 - su cadena complementaria lee UAAGCAUC.
 - la secuencia de bases del ARN transcrito a partir de esta secuencia es AUUCGUAG.
 - la secuencia de bases del ARN transcrito a partir de esta secuencia es UAAGCAUC.
 - este segmento de ADN contiene la información para cuatro codones.

5. La modificación epigenética de la expresión génica
 - a. siempre inhibe la transcripción génica.
 - b. siempre estimula la expresión génica.
 - c. se borra del ADN después de la división celular mitótica.
 - d. a veces puede transmitirse de generación a generación.

Llena los espacios

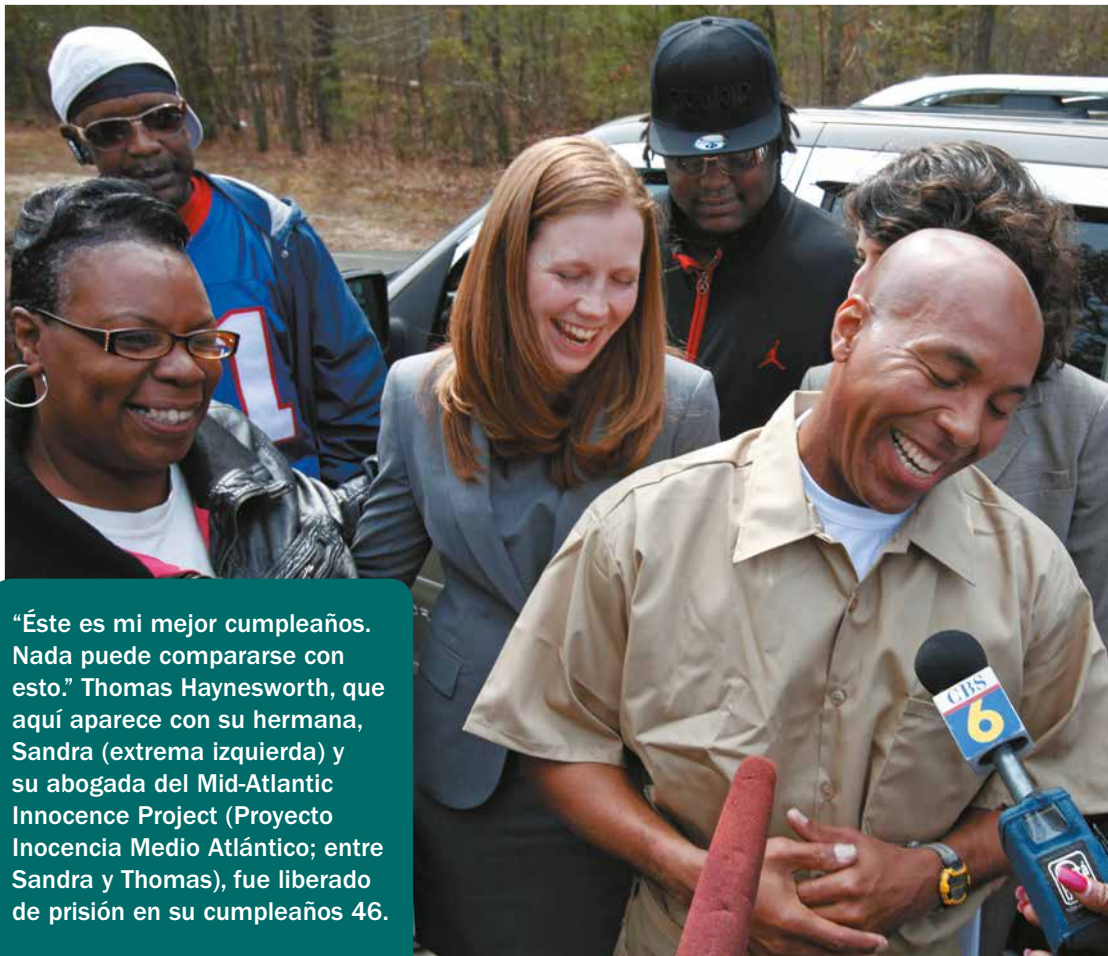
1. La síntesis de ARN a partir de las instrucciones en el ADN se llama _____. La síntesis de una proteína a partir de las instrucciones en el ARNm se llama _____. ¿Cuál estructura en la célula es el sitio de la síntesis de proteínas? _____.
2. Los tres tipos de ARN que son esenciales para síntesis de proteínas son _____, _____ y _____. Otro tipo de ARN, que puede interferir con la traducción, se llama _____.
3. El código genético usa (¿cuántas?) _____ bases para codificar un solo aminoácido. Esta secuencia de bases en el ARNm se llama _____. La secuencia complementaria de bases en el ARNt se llama _____.
4. La enzima _____ sintetiza ARN a partir de las instrucciones en el ADN. Para cualquier gen dado, sólo se transcribe una cadena de ADN, llamada cadena _____. Para comenzar a transcribir un gen, esta enzima se une a una secuencia específica de bases de ADN ubicada en el comienzo del gen. Esta secuencia de ADN se llama _____. La transcripción termina cuando la enzima encuentra una secuencia de ADN al final del gen llamada _____.
5. La traducción comienza con el codón _____ del ARNm y continúa hasta que alcanza un codón _____. Aminoácidos individuales se llevan al ribosoma mediante _____. Estos aminoácidos se unen a las proteínas mediante enlaces _____.
6. Si un nucleótido se sustituye con un nucleótido diferente, esto se llama mutación _____. Las mutaciones _____ ocurren si los nucleótidos se agregan en medio de un gen. Las mutaciones _____ ocurren si los nucleótidos se remueven del medio de un gen.

Preguntas de repaso

1. ¿En qué difiere el ARN del ADN?
2. Menciona los tres tipos de ARN que son esenciales para la síntesis de proteínas. ¿Cuál es la función de cada uno?
3. Define los siguientes términos: *código genético*, *codón* y *anticodón*. ¿Cuál es la relación entre las bases en el ADN, los codones del ARNm y los anticodones del ARNt?
4. ¿Cómo se forma ARNm a partir de un gen eucarionte?
5. Diagrama y describe la síntesis de proteínas.
6. Explica cómo el apareado de bases complementarias se involucra en la transcripción y en la traducción.
7. Describe los principales mecanismos para regular la expresión génica.
8. Define *mutación*. Describe cuatro diferentes efectos de las mutaciones por sustitución de nucleótidos sobre la secuencia y el funcionamiento proteínicos.

Aplicación de conceptos

1. Hace muchos años, algunos investigadores reportaron que podían transferir aprendizaje de un animal (un platelminto) a otro, al alimentar animales no entrenados con animales entrenados. Más aún: afirmaron que el ARN era la molécula activa del aprendizaje. Dado tu conocimiento de los papeles del ARN y las proteínas en las células, ¿crees que un recuerdo *específico* (por ejemplo, recordar las secuencias de bases de codones del código genético) podría codificarse en una molécula *específica* de ARN y que esta molécula de ARN podría transferir dicho recuerdo a otra persona? En otras palabras, en el futuro, ¿podrías aprender biología al ingerir una píldora de ARN? Si es así, ¿cómo funcionaría esto? Si no, ¿puedes proponer una hipótesis razonable para los resultados con platelmintos? ¿Cómo probarías tu hipótesis?
2. Los alelos *CFTR* defectuosos que causan fibrosis quística varían de manera considerable en su severidad. Algunos producen proteínas completamente no funcionales, mientras que otros producen proteínas que pueden transportar cloro, sólo que de manera no tan eficiente como lo hacen las proteínas normales. Muchas personas con fibrosis quística son heterocigotas: tienen dos alelos *CFTR* defectuosos diferentes. ¿Cómo la severidad de los síntomas de la fibrosis quística podría depender de la combinación de alelos en los heterocigotos? ¿Tan bueno como el alelo con mejor funcionamiento? ¿Tan malo como el que funciona peor? ¿En algún lugar intermedio? ¿Por qué?



“Éste es mi mejor cumpleaños. Nada puede compararse con esto.” Thomas Haynesworth, que aquí aparece con su hermana, Sandra (extrema izquierda) y su abogada del Mid-Atlantic Innocence Project (Proyecto Inocencia Medio Atlántico; entre Sandra y Thomas), fue liberado de prisión en su cumpleaños 46.

ESTUDIO DE CASO

¿Culpable o inocente?

IMAGINA PASAR MÁS DE LA MITAD DE TU VIDA en prisión por crímenes que no cometiste. Durante 27 años, esta pesadilla fue la vida real para Thomas Haynesworth.

Comenzó a principios de 1984, cuando un joven afroamericano abusó sexualmente de cinco mujeres en el vecindario East End de Richmond, Virginia. Poco después, Haynesworth, entonces de 18 años de edad, caminaba hacia la tienda de abarrotes. Fue diviso por una de las mujeres, quien lo identificó como su violador. Después, las otras cuatro mujeres lo eligieron de entre una línea de fotografías. Haynesworth fue procesado con rapidez por dos cargos de violación y un intento de atraco y secuestro.

Pero las violaciones no se detuvieron. Entre abril y diciembre, al menos otras 12 mujeres fueron violadas, también por un joven negro. Al final, Leon Davis fue arrestado el 19 de diciembre, y la epidemia de violaciones en el East End cesó. Davis fue sentenciado a prisión con múltiples cadenas perpetuas.

Sin embargo, para cuando Davis fue arrestado, Haynesworth ya tenía tiempo en prisión. Aunque los crímenes de Davis fueron en extremo similares a aquellos por los cuales se juzgó a Haynesworth, nadie pensó en revisar el caso de Haynesworth. En 2005, el entonces

gobernador Mark Warner ordenó revisar alguna evidencia biológica restante en miles de casos de entre 1973 y 1988. En 2009, se puso a prueba el ADN conservado en uno de los expedientes de Haynesworth. La prueba demostró que Haynesworth era inocente; Davis había abusado sexualmente de la mujer.

Uno podría pensar que Haynesworth fue liberado de inmediato; en vez de ello, continuó languideciendo en prisión. No obstante, el Mid-Atlantic Innocence Project, una organización con base en la escuela de leyes de la Universidad George Washington, y miembro de la red mundial Innocence Network (Red de Inocencia), tomó el caso de Haynesworth. Por fin, el 21 de marzo de 2011, Haynesworth fue liberado bajo palabra (véase la fotografía arriba). El 6 de diciembre fue declarado inocente de todos los cargos en su contra.

En este capítulo estudiarás las técnicas de biotecnología que ahora impregnan tanto la vida moderna. ¿Cómo los investigadores de escenas criminales deciden que dos muestras de ADN coinciden? ¿Cómo la biotecnología diagnostica trastornos hereditarios? ¿Debería usarse la biotecnología para cambiar la constitución genética de los cultivos, el ganado o incluso las personas?

DE UN VISTAZO

- | | | |
|--|--|---|
| 14.1 ¿Qué es la biotecnología? | 14.4 ¿Cómo se usa la biotecnología para producir organismos genéticamente modificados? | 14.7 ¿Cómo se usa la biotecnología para diagnóstico y tratamiento médicos? |
| 14.2 ¿Cuáles son los procesos naturales que recombinan ADN entre los organismos y entre las especies? | 14.5 ¿Cómo se usan los organismos transgénicos? | 14.8 ¿Cuáles son los principales problemas éticos de la biotecnología moderna? |
| 14.3 ¿Cómo se usa la biotecnología en la ciencia forense? | 14.6 ¿Cómo se usa la biotecnología para aprender acerca de los genomas de seres humanos y otros organismos? | |

14.1 ¿QUÉ ES LA BIOTECNOLOGÍA?

La **biotecnología** es el uso, y especial la alteración, de organismos, células o moléculas biológicas para producir alimentos, biocombustibles, medicamentos u otros bienes. Algunos aspectos de la biotecnología son antiguos. Las personas han usado levaduras para producir pan, cerveza y vino durante los últimos 10 mil años. Muchas plantas y animales, incluidos trigo, uvas, perros, cerdos y ganado vacuno, se domesticaron y criaron de manera selectiva para rasgos deseables hace 6 mil a 15 mil años. Por ejemplo, la cría selectiva transformó con rapidez los jabalíes salvajes relativamente delgados, con largos colmillos y temperamentos fieros, en los cerdos domésticos mucho más pesados y más tranquilos.

Aunque la cría selectiva todavía es una importante herramienta para el mejoramiento del ganado y los cultivos, la biotecnología moderna también usa **ingeniería genética** para aislar y manipular los genes que controlan características hereditarias. Las células u organismos sometidos a ingeniería genética tienen genes borrados, agregados o cambiados. Además de su uso en el mejoramiento de plantas y animales para agricultura, la ingeniería genética puede usarse para estudiar cómo funcionan las células y los genes; para combatir enfermedades; para producir moléculas biológicas valiosas, incluidas hormonas y vacunas, y quizá incluso para restaurar especies en peligro o resucitar especies extintas.

Una herramienta clave en la biotecnología moderna es el **ADN recombinante**, que es ADN que contiene genes o partes de genes de dos o más organismos, por lo general de especies diferentes. El ADN recombinante puede producirse en bacterias, virus o levaduras, y luego transferirse a otras especies. Los organismos que contienen ADN modificado o derivado de otras especies mediante ingeniería genética se llaman **transgénicos** u **organismos genéticamente modificados (OGM)**.

La biotecnología moderna incluye muchos métodos de analizar y manipular ADN, ya sea que después el ADN se coloque o no en una célula. Por ejemplo, determinar la secuencia de nucleótidos del ADN es crucial para campos tan diversos como ciencias forenses, medicina y biología evolutiva.

En este capítulo se ofrecerá un panorama de los métodos y aplicaciones de la biotecnología y se estudiarán los impactos de la biotecnología sobre la sociedad. La discusión se organizará en torno a cinco temas principales: (1) mecanismos de ADN recom-

binante que se encuentran en la naturaleza, (2) biotecnología en las ciencias criminales, (3) producción de plantas y animales transgénicos, (4) análisis de los genomas de seres humanos y otros organismos, y (5) aplicaciones de la biotecnología en medicina.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- definir *biotecnología*?
- describir aplicaciones de la ingeniería genética y el ADN recombinante?

14.2 ¿CUÁLES SON LOS PROCESOS NATURALES QUE RECOMBINAN ADN ENTRE LOS ORGANISMOS Y ENTRE LAS ESPECIES?

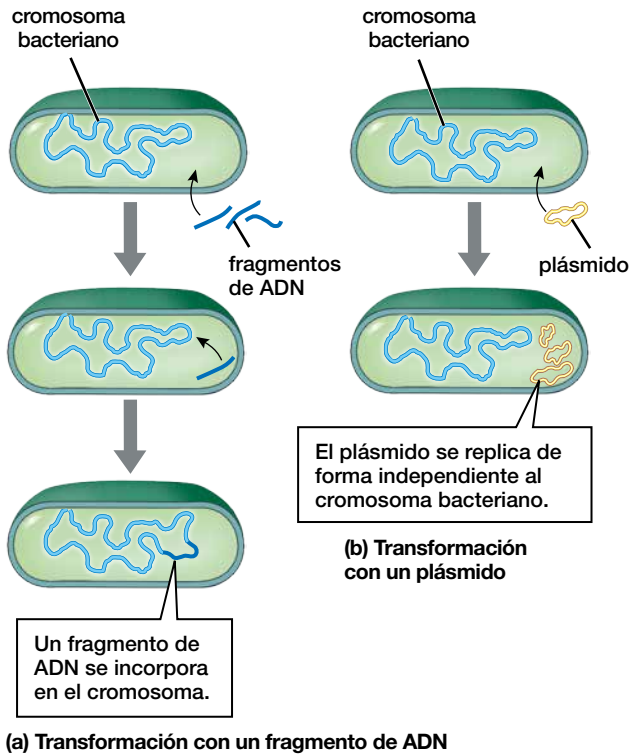
El proceso de recombinar ADN no es exclusivo de los laboratorios modernos. Muchos procesos naturales pueden transferir ADN de un organismo a otro, en ocasiones incluso a organismos de diferentes especies.

La reproducción sexual recombina ADN

Cromosomas homólogos, heredados de los dos progenitores de un organismo, intercambian ADN al cruzarse durante la meiosis I (véase el Capítulo 10), lo que en consecuencia recombina ADN de dos organismos diferentes. Cuando estos cromosomas se empaquetan en espermatozoides y óvulos que se unen para formar cigotos, la descendencia resultante contiene los cromosomas recombinados. En estos casos, el ADN recombinado casi siempre proviene de los miembros de una sola especie.

La transformación puede combinar ADN a partir de diferentes especies bacterianas

En la **transformación**, las bacterias toman ADN del ambiente (**FIG. 14-1**). El ADN puede ser parte del cromosoma de otra bacteria (**FIG. 14-1a**), en ocasiones de otra especie o pueden ser pequeñas moléculas circulares de ADN llamadas **plásmidos**



▲ **FIGURA 14-1 Transformación en bacterias** La transformación bacteriana ocurre cuando bacterias vivas toman (a) fragmentos de cromosomas o (b) plásmidos.

(FIG. 14-1b). Una sola bacteria puede contener docenas o incluso cientos de copias de un plásmido. Cuando la bacteria muere, sus plásmidos se liberan en el ambiente, donde pueden ser incorporados por otras bacterias de la misma o diferente especie. Además, las bacterias vivas con frecuencia pueden transmitir plásmidos directamente a otras bacterias vivas. Los plásmidos también pueden moverse desde ciertas bacterias hacia levaduras o plantas, lo que transfiere genes de una célula procarionte a una célula eucarionte.

Aunque el cromosoma de una bacteria contiene todos los genes que la célula necesita para sobrevivencia básica, los genes transportados por los plásmidos pueden permitir a las bacterias proliferar en ambientes novedosos. Algunos plásmidos contienen genes que permiten a las bacterias metabolizar fuentes de energía inusuales, como el petróleo. Otros plásmidos portan genes que permiten a las bacterias crecer en presencia de antibióticos. En ambientes donde el uso de antibióticos es elevado, en particular en hospitales, las bacterias que portan plásmidos resistentes a los antibióticos pueden

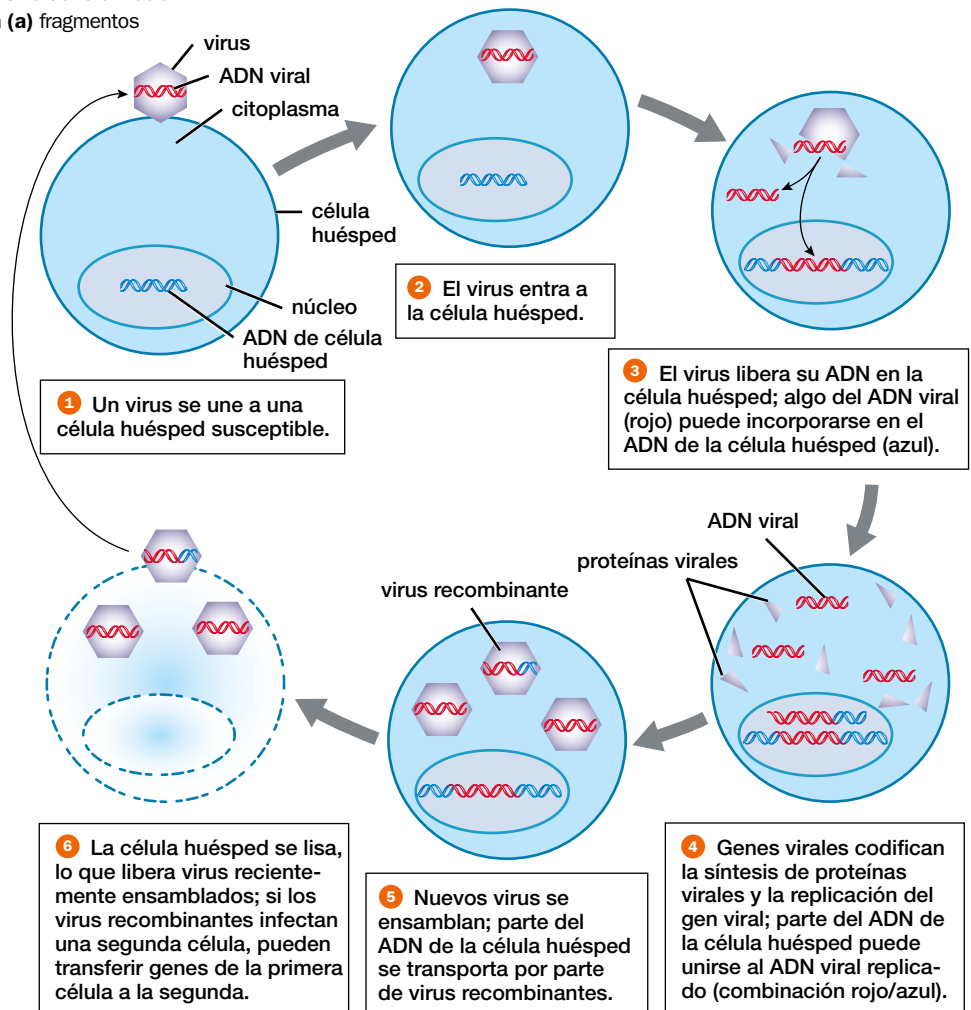
dispersarse con rapidez entre los pacientes y los trabajadores de atención a la salud, lo que convierte a las infecciones resistentes a los antibióticos en un serio problema. Un plásmido aporta ventaja adaptativa a las bacterias que lo contienen.

Los virus pueden transferir ADN entre especies

Los virus, que con frecuencia son poco más que material genético encapsulado en un recubrimiento proteínico, pueden reproducirse sólo dentro de las células (FIG. 14-2). Un virus se une a moléculas específicas (receptores) sobre la superficie de una célula huésped adecuada ①. Por lo general los virus entran entonces en el citoplasma del huésped ②, donde liberan su material genético ③. La célula huésped replica el material genético viral (ADN o ARN) y sintetiza proteínas virales ④. Los genes y proteínas virales replicados se ensamblan en nuevos virus dentro de la célula ⑤. Con el tiempo, los virus se liberan y pueden infectar otras células ⑥.

Algunos virus pueden transferir genes de un organismo a otro. En estos casos, el ADN viral está inserto en uno de los cromosomas de la célula huésped (véase la figura 14-2 ③). El ADN viral puede permanecer ahí durante días, meses o incluso años. Cada vez que la célula se divide, replica el ADN viral junto con su propio ADN. (Los investigadores creen que alrededor de 8% del genoma humano consta de genes virales “fósiles”, insertados en

▼ **FIGURA 14-2 El ciclo de vida de un virus típico** En algunos casos, las infecciones virales pueden transferir ADN de una célula huésped a otra.



el ADN de los ancestros hace miles o millones de años.) Cuando finalmente se producen nuevos virus, parte de los genes de la célula huésped puede unirse al ADN viral. Si estos virus recombinantes infectan otras células e insertan su ADN en los cromosomas de la nueva célula huésped, también pueden insertarse fragmentos del ADN del huésped previo.

La mayoría de los virus infecta y se replica sólo en las células de especies bacterianas, animales o vegetales específicas. Por tanto, la mayor parte de las veces, los virus mueven ADN huésped entre diferentes individuos de una sola especie, o muy relacionada. Sin embargo, algunos virus pueden infectar especies sólo lejanamente relacionadas entre sí. Por ejemplo, la influenza infecta aves, cerdos y seres humanos; otros virus han saltado de los murciélagos a las personas, de gatos a perros, de caballos a perros, y de perros a focas. La transferencia de genes entre virus que infectan múltiples especies puede producir virus recombinados en extremo letales. Esto ocurrió en 1957 y de nuevo en 1968, cuando la recombinación entre virus de influenza aviar y humana causó epidemias mundiales que mataron a cientos de miles de personas.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los procesos naturales que recombinan ADN, incluidos los mecanismos que pueden combinar ADN a través de especies?

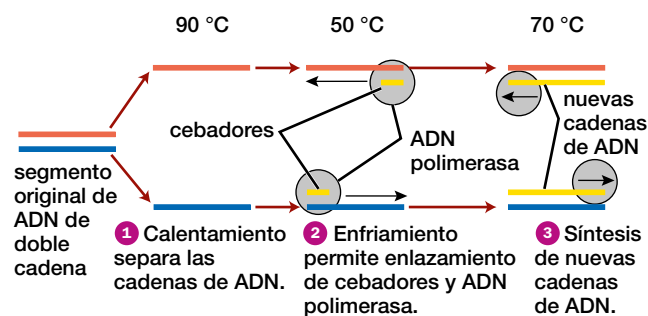
14.3 ¿CÓMO SE USA LA BIOTECNOLOGÍA EN LA CIENCIA FORENSE?

Las aplicaciones de la biotecnología del ADN varían, dependiendo de las metas de los científicos forenses, las firmas biotecnológicas, las compañías farmacéuticas, los médicos y otros que la usan. La sección comenzará por describir algunos métodos comunes de manipulación de ADN y se discutirá su aplicación al análisis forense de ADN.

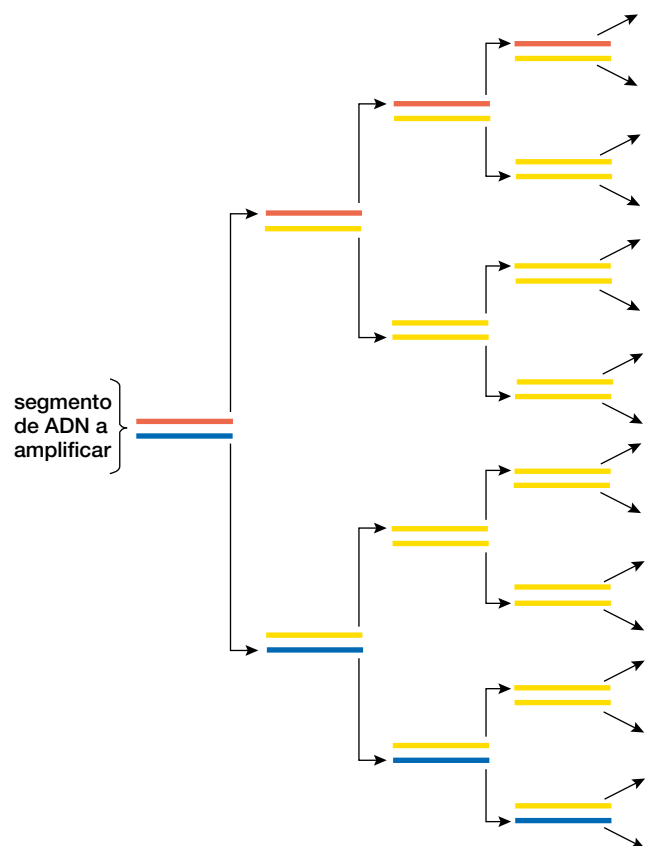
La reacción en cadena de polimerasa amplifica el ADN

Desarrollada por Kary Mullis en 1986, la **reacción en cadena de polimerasa (PCR)** puede usarse para elaborar miles de millones, incluso billones de copias de fragmentos seleccionados de ADN. La PCR es tan crucial para la biología molecular que por ella Mullis compartió el Premio Nobel de Química en 1993. La PCR involucra dos pasos principales: (1) síntesis de dos fragmentos cortos de ADN, llamados *cebadores* (*primers*, iniciadores), que identifican el segmento de ADN a copiar, con frecuencia llamado *ADN molde* o *plantilla*, y (2) correr reacciones repetidas para elaborar múltiples copias del ADN. La secuencia de nucleótidos de un cebador es complementaria al comienzo del segmento de ADN en una cadena de la doble hélice, y la secuencia del otro cebador es complementaria al comienzo del ADN plantilla en la otra cadena. Durante el proceso de copiado, ADN polimerasa reconoce los cebadores como el lugar donde debe comenzar la replicación de ADN.

En la PCR, el ADN plantilla se mezcla con cebadores, nucleótidos libres y ADN polimerasa en un pequeño tubo de ensayo.



(a) Un ciclo PCR



ciclos PCR	1	2	3	4 etc.
copias de ADN 1	2	4	8	16 etc.

(b) Cada ciclo PCR duplica el número de copias del ADN

▲ **FIGURA 14-3** La PCR copia una secuencia específica de ADN (a) La reacción en cadena de polimerasa consta de un ciclo de calentamiento, enfriamiento y calentamiento que por lo general se repite de 30 a 40 veces. (b) Cada ciclo duplica la cantidad de ADN plantilla. Después de poco más de 30 ciclos se han sintetizado mil millones de copias del ADN plantilla.

Después, la mezcla de reacción se somete a ciclos a través de una serie de cambios de temperatura (**FIG. 14-3a**):

1. El tubo de ensayo se calienta a entre 90 y 95 °C. Las temperaturas altas rompen los enlaces de hidrógeno entre bases complementarias, lo que separa el ADN en cadenas sencillas ①.



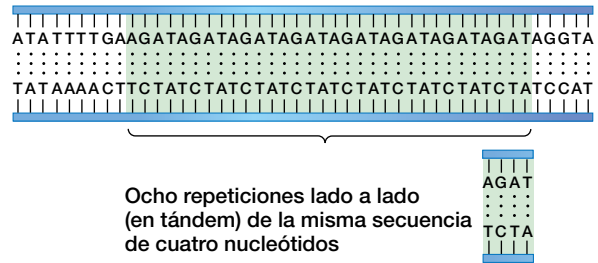
▲ **FIGURA 14-4** Thomas Brock sondea Mushroom Spring Brock descubrió la bacteria *Thermus aquaticus* en Mushroom Spring en el Parque Nacional Yellowstone. La ADN polimerasa de *T. aquaticus* funciona mejor a las altas temperaturas requeridas por la PCR.

- La temperatura se reduce a aproximadamente 50 °C, lo que permite que los dos cebadores formen pares de bases complementarias con el comienzo del ADN plantilla en cada cadena ②.
- La temperatura se eleva a entre 70 y 72 °C. ADN polimerasa usa los nucleótidos libres para elaborar copias del segmento de ADN acotado por los cebadores ③. La mayor parte de las ADN polimerasas no funcionan a temperaturas mucho mayores que 40 °C. Sin embargo, la PCR usa un ADN polimerasa especial aislada de bacterias que viven en manantiales térmicos (FIG. 14-4), que en realidad funcionan mejor a estas altas temperaturas.
- Este ciclo se repite, por lo general de 30 a 40 veces, hasta que los nucleótidos libres se agotan.

En la PCR, la cantidad de ADN se duplica con cada ciclo de temperatura (FIG. 14-3b). Veinte ciclos de PCR producen alrededor de un millón de copias, y poco más de 30 ciclos producen mil millones de copias. Cada ciclo tarda sólo algunos minutos, de modo que la PCR puede producir miles de millones de copias de un segmento de ADN en una tarde. Entonces, el ADN está disponible para propósitos forenses, de clonación, elaboración de organismos transgénicos o muchos otros fines.

Las diferencias en repeticiones cortas en tándem se usan para identificar individuos mediante su ADN

En muchas investigaciones criminales, la PCR se usa para amplificar el ADN de modo que haya suficiente para comparar el ADN que quedó en una escena criminal con el ADN de un sospechoso. ¿Cómo comparan ADN los laboratorios forenses? Después de años de meticuloso trabajo, los expertos forenses descubrieron que segmentos específicos del ADN, llamados **repeticiones cortas en**



▲ **FIGURA 14-5** Repeticiones cortas en tándem Estas STR contienen la secuencia AGAT, repetida de siete a 15 veces en alelos diferentes.

tándem (STR, por sus siglas en inglés),* pueden usarse para identificar personas con sorprendente precisión. Piensa en las STR como en genes muy pequeños (FIG. 14-5). Las STR son *short* (cortas; alrededor de 20 a 250 nucleótidos), *repeating* (que se repiten, tienen la misma secuencia de 2 a 5 nucleótidos repetidos hasta 50 veces) y en *tándem* (que tienen todas las repeticiones lado a lado). Como con cualquier gen, puede haber formas alternativas, o alelos. Los alelos de cualquier STR dado simplemente tienen diferentes números de repeticiones de la misma secuencia corta de nucleótidos. Para identificar individuos a partir de muestras de ADN, el Departamento de Justicia estadounidense estableció un conjunto estándar de 13 loci STR que tienen números enormemente variables de repeticiones en diferentes personas. La mayoría de los laboratorios de criminología también examinan un gen que indica si la muestra del ADN proviene de un hombre o de una mujer. Los países europeos usan un conjunto traslapado, pero no idéntico, de STR. En 2014, las compañías biotecnológicas desarrollaron métodos para analizar hasta 24 loci STR al mismo tiempo, de modo que las STR estadounidenses y europeas pueden ponerse a prueba de manera simultánea en una sola muestra.

Los laboratorios forenses usan cebadores PCR que amplifican sólo las STR y el ADN inmediatamente circundante a ellos. Puesto que los alelos STR varían en cuántas repeticiones contienen, varían en tamaño: un alelo STR con más repeticiones es más largo que uno con menos repeticiones. Por tanto, un laboratorio forense debe identificar cada STR en una muestra de ADN y luego determinar su tamaño para descubrir qué alelos aparecen en la muestra.

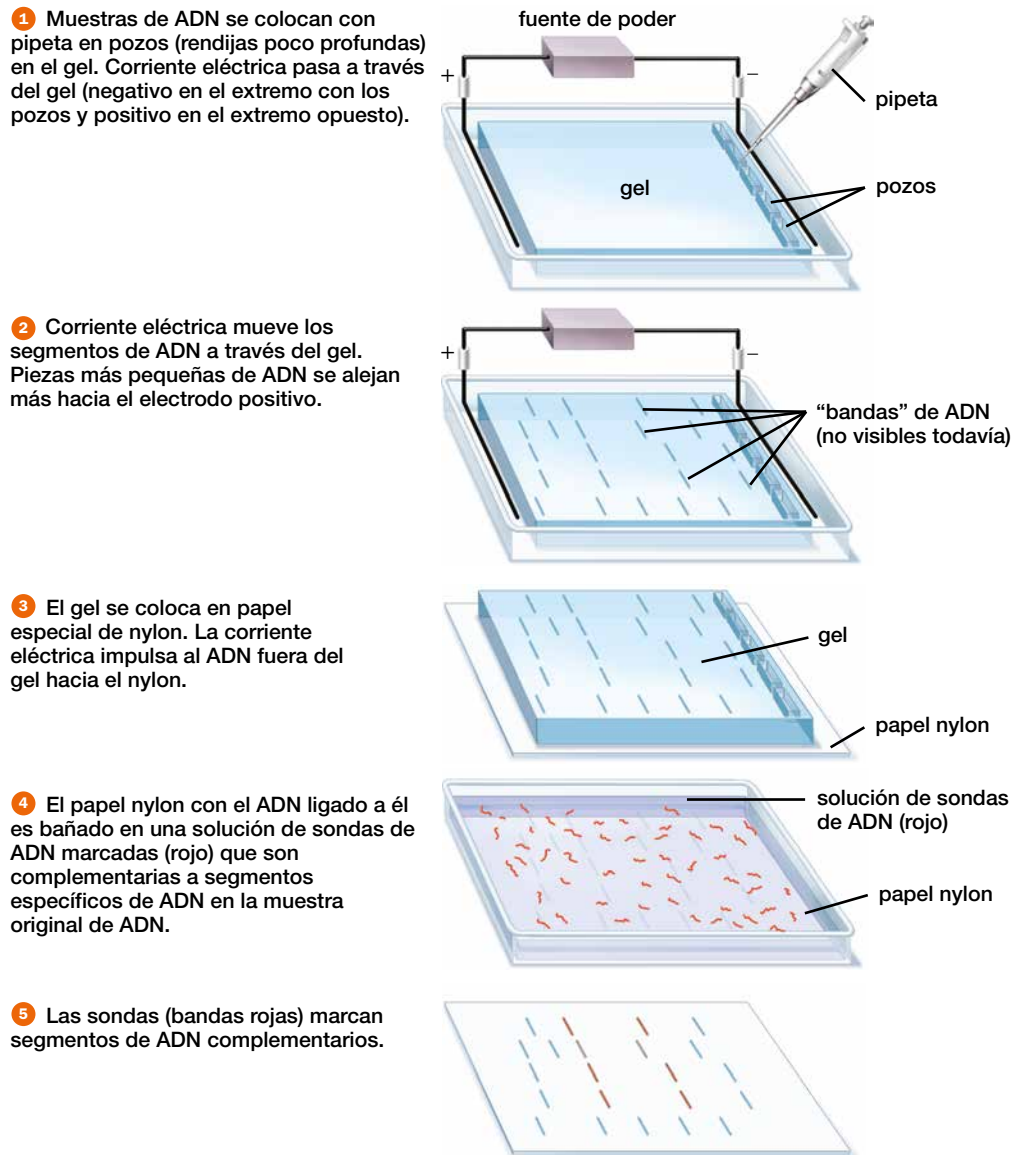
Los laboratorios forenses modernos usan complicadas y costosas máquinas para analizar STR. La mayor parte de estas máquinas se basa en dos métodos que se utilizan en los laboratorios de biología molecular alrededor del mundo: (1) separar segmentos de ADN por tamaño y (2) marcar segmentos específicos de ADN que sean de interés.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

¿Culpable o inocente?

Cuando en 2009 se descubrió evidencia biológica en uno de los archivos de Haynesworth, la muestra tenía 25 años de antigüedad. Por fortuna, el ADN no se degrada muy rápido. Técnicos de laboratorio forense amplificaron el ADN con PCR de modo que tuvieron suficiente material para analizar. ¿Cómo el laboratorio usó STR para determinar que el perfil de semen coincidía con el de Davis y no con el de Haynesworth?

*N.T. La denominación más aceptada a nivel internacional es *microsatélite*.



▲ **FIGURA 14-6** La electroforesis en gel y la marcación con sondas de ADN separan e identifican segmentos de ADN

La electroforesis en gel separa segmentos de ADN

Una mezcla de segmentos de ADN puede separarse por medio de una técnica llamada **electroforesis en gel** (FIG. 14-6). Primero, un técnico de laboratorio carga la mezcla de ADN en surcos poco profundos, o pozos, en un bloque de gel **1**. El gel es un entramado de fibras con minúsculos orificios de diversos tamaños entre las fibras; se coloca en una cámara con electrodos conectados en cada extremo. Un electrodo se vuelve positivo y el otro, negativo; por tanto, entre los electrodos fluirá corriente a través del gel. ¿Cómo separa este proceso los fragmentos de ADN? Recuerda: los grupos fosfato en los esqueletos del ADN tienen carga negativa. Cuando corriente eléctrica fluye a través del gel, los fragmentos de ADN con carga negativa se mueven hacia el electrodo con carga positiva. Los fragmentos más pequeños se deslizan a través de los orificios en el gel con más facilidad que los fragmentos más grandes, de modo que se mueven más rápido hacia el electrodo con carga positiva. Con el tiempo, los

fragmentos de ADN se separan por tamaño y forman bandas distintas en el gel **2**.

Las sondas de ADN se usan para marcar secuencias específicas de nucleótidos

Por desgracia, las bandas de ADN son invisibles. Existen muchos tintes que tiñen el ADN, pero con frecuencia no son muy útiles en ciencias forenses o medicina. ¿Por qué no? Porque los tintes tiñen todas las moléculas de ADN, sin importar su secuencia de nucleótidos, y puede haber muchos fragmentos diferentes de ADN de más o menos el mismo tamaño. Por ejemplo, cinco o seis diferentes STR pueden mezclarse en la misma banda. Por tanto, los investigadores y técnicos de laboratorio identifican secuencias específicas de ADN de la misma forma como lo hace la naturaleza: mediante pareado de bases.

Cuando el gel termina de correr, el técnico lo trata con químicos que rompen las dobles hélices en cadenas sencillas de ADN. Estas cadenas de ADN se transfieren fuera del gel hacia un

trozo de papel hecho de nylon **3**. Puesto que las muestras de ADN ahora son de una sola cadena, fragmentos de ADN sintético, llamados **sondas de ADN**, pueden aparear bases con fragmentos específicos de ADN en la muestra. Las sondas de ADN son fragmentos cortos de ADN de una sola cadena que se marcan, o mediante radiactividad o al unirles moléculas coloreadas. Para ubicar un fragmento específico de ADN, el papel se baña en una solución que contiene una sonda de ADN con una secuencia de nucleótidos que es complementaria a la secuencia de nucleótidos del ADN plantilla **4**. La sonda apare bases, y se enlaza, con el ADN plantilla, pero no con alguno de los otros fragmentos de ADN en el papel. Después se lava cualquier sonda adicional de ADN. El resultado: la sonda de ADN muestra dónde corrió en el gel el ADN plantilla **5**. (Visualizar fragmentos de ADN con sondas de ADN radiactivas o coloreadas es un procedimiento estándar en muchas aplicaciones de investigación. En los laboratorios forenses, las STR se marcan directamente con moléculas coloreadas durante la PCR y de inmediato son visibles en el gel, de modo que no se necesitan sondas de ADN.)

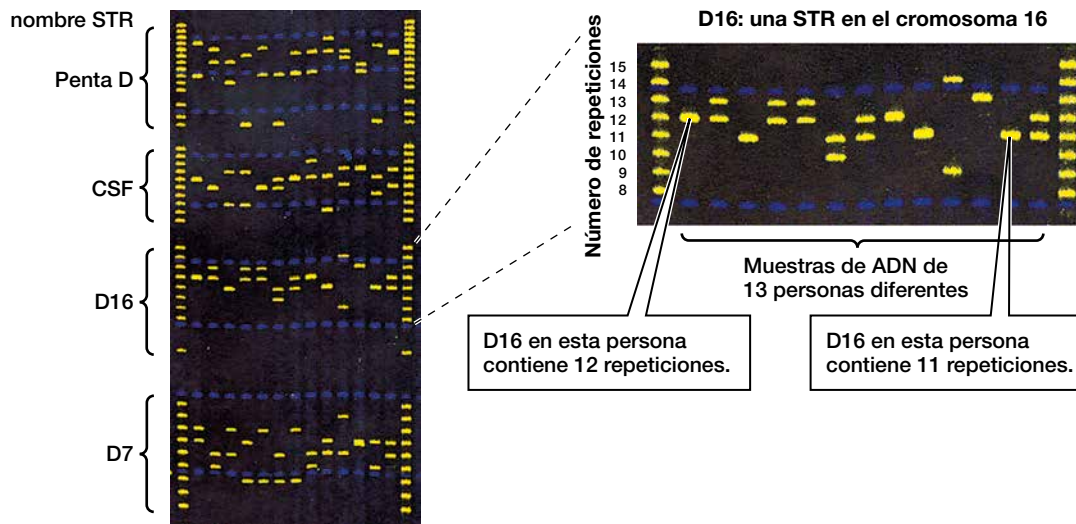
Las personas no relacionadas casi nunca tienen perfiles de ADN idénticos

Las ubicaciones de las STR que corren en geles producen un patrón llamado **perfil de ADN** (FIG. 14-7). Las posiciones de las bandas en el gel están determinadas por el número de repeticiones de la secuencia corta de nucleótidos de cada alelo STR. ¿Qué te dice un perfil de ADN? Como con cualquier gen, toda persona tiene dos alelos de cada STR (véase el Capítulo 11). Los dos alelos de una STR dado pueden tener el mismo número de repeticiones (la persona sería homocigota para dicha STR) o un número diferente de

repeticiones (la persona sería heterocigota). Por ejemplo, en las muestras STR D16 que se muestran en el lado derecho de la figura 14-7, el ADN de la primera persona tiene una sola banda en 12 repeticiones (esta persona es homocigota para STR D16), pero el ADN de la segunda persona tiene dos bandas, en las repeticiones 13 y 12 (esta persona es heterocigota para STR D16). Si observas de cerca todas las muestras de ADN en la Figura 14-7, verás que, aunque el ADN de algunas personas tiene las mismas repeticiones para una de las STR (por ejemplo, las muestras dos, cuatro y cinco para D16), ningún ADN tiene las mismas repeticiones para las cuatro STR.

¿13 STR son suficientes para identificar de manera única a una persona, dada la enorme población humana? A nivel mundial, diferentes personas pueden tener cuando menos 3 o cuando mucho 50 repeticiones en una STR dada. Aunque los laboratorios forenses toman en cuenta la existencia de algunos factores que complican los resultados, observa un caso simple: supón que un laboratorio criminológico analiza cinco STR, cada una con 10 posibles números de repeticiones (por ejemplo, todas las personas tienen 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14 o 15 repeticiones). Supón también que todos los números de repeticiones ocurren con igual probabilidad en la población humana, es decir, 1 en 10, o 1/10. Por último, las STR se distribuyen de manera independiente (véase el Capítulo 11). Por tanto, la probabilidad de dos personas no relacionadas que compartan el mismo número de repeticiones de las cinco STR es simplemente el producto (multiplicación) de las probabilidades separadas, o $1/10 \times 1/10 \times 1/10 \times 1/10 \times 1/10 =$ una posibilidad en 100000.

Con 13 STR, que contienen hasta 50 repeticiones cada una, las posibilidades de una coincidencia aleatoria son increíblemente pequeñas. Una coincidencia perfecta de ambos alelos para las 13



▲ **FIGURA 14-7 Perfilado de ADN** Las longitudes de las repeticiones cortas en tándem de ADN forman patrones característicos en un gel. Este gel muestra cuatro diferentes STR (Penta D, CSF, D16 y D7). Las columnas de bandas amarillas igualmente espaciadas en los lados extremos izquierdo y derecho del gel muestran el número de repeticiones en los diferentes alelos STR. Las muestras de ADN de 13 diferentes personas corrieron entre estos estándares, lo que resulta en una o dos bandas amarillas en cada carril vertical. La posición de cada banda corresponde al número de repeticiones en dicho alelo STR (más repeticiones significa más nucleótidos, de modo que el alelo es más grande). (Fotografía cortesía de la Dra. Margaret Kline, National Institute of Standards and Technology.)

PENSAMIENTO CRÍTICO Para cualquier persona, una STR dada siempre tiene o una o dos bandas. ¿Por qué? Más aún, bandas individuales siempre son aproximadamente el doble de brillantes que cada banda de un par. Por ejemplo, en la STR D16 a la derecha, las bandas individuales de la primera y tercera muestras de ADN son el doble de brillantes que los pares de bandas de las muestras dos, cuatro y cinco. ¿Por qué?

STR usadas en Estados Unidos significa que hay menos de una posibilidad en un billón de que las dos muestras de ADN coincidan tan sólo por azar. Desde luego, los gemelos idénticos tienen el mismo perfil de ADN. Además, por complicadas razones estadísticas, es probable que en el mundo existan algunas personas no relacionadas que tengan el mismo perfil de ADN. Sin embargo, las probabilidades de que algún sospechoso en un caso criminal pudiera ser mal identificado son en extremo bajas. Por último, una *incompatibilidad* en los perfiles de ADN es prueba absoluta de que dos muestras no provienen de la misma fuente.

En Estados Unidos, cualquier persona procesada por ciertos crímenes (asalto, robo, intento de asesinato, etc.) debe proporcionar una muestra de sangre. Entonces, técnicos de laboratorios criminológicos determinan el perfil de ADN del criminal y codifican los resultados como el número de repeticiones en cada STR. El perfil se almacena en archivos de computadora en una agencia estatal, en el FBI, o en ambos. (En los programas de televisión, los actores con frecuencia se refieren a “CODIS”, que son las siglas en inglés para “Sistema Combinado de Índice de ADN”, una base de datos de perfiles de ADN que se conserva en computadoras del FBI.) Puesto que todos los laboratorios forenses de Estados Unidos usan las mismas 13 STR, las computadoras pueden determinar con facilidad si el ADN que quedó en otra escena criminal coincide con uno de los perfiles almacenados en la base de datos CODIS. Si las STR coinciden, entonces las probabilidades de que el ADN en la escena del crimen lo dejó la persona con el perfil coincidente son abrumadoras. Ya sea que haya o no coincidencia, el perfil de ADN de la escena criminal permanecerá en el CODIS de manera permanente. En ocasiones, años después, un nuevo perfil de ADN coincidirá con el perfil de una escena criminal archivada, y se resolverá un “caso frío”.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

¿Culpable o inocente?

En el caso Haynesworth, los perfiles de ADN de la muestra de semen y los de Haynesworth no coincidieron, de modo que él no pudo haber sido el ofensor. El perfil de ADN de Davis, que estaba almacenado en el CODIS, coincidió, con sólo una en 6.5 miles de millones de posibilidades de que la muestra de semen no proviniera de él. Desde luego, cuando un ofensor comete un crimen por primera vez, no habrá un perfil de ADN en el CODIS para identificar al perpetrador. En tales casos, ¿puede ayudar la biotecnología?

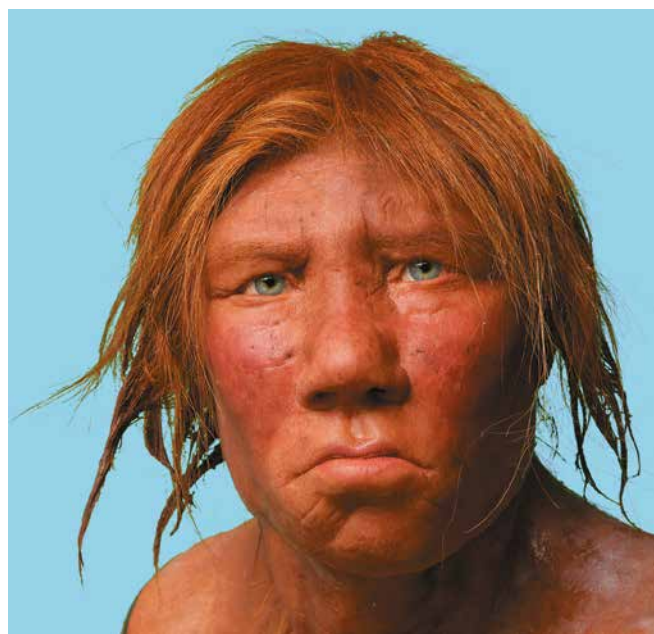
La fenotipificación forense del ADN puede ayudar a buscar criminales y víctimas

¿Qué ocurre cuando el ADN que quedó en una escena criminal no coincide con un perfil en el CODIS? Por ahora, se regresa al trabajo policiaco tradicional. Pero esto puede cambiar, gracias a los SNP (pronúnciese “snips”). SNP significa “polimorfismo de nucleótido individual”, un alelo creado por una mutación por sustitución de nucleótido en un gen en algún momento del pasado lejano, que se transmitió de generación en generación. En algunos casos, diferentes SNP producen fenotipos claramente distintos. Esto es cierto para características físicas reconocibles con facilidad en las personas, como sexo, estatura y el color de cabello, ojos y piel. Excepto por el sexo, estas características están controladas por genes múltiples (más de 400 en el caso de la

estatura) y están muy influidos por el ambiente (por ejemplo, la exposición a la luz solar oscurece la piel, y la pobre nutrición en la niñez produce baja estatura).

A pesar de las complicaciones de la herencia poligénica y las influencias ambientales sobre el fenotipo, los SNP correctos en la fenotipificación forense de ADN pueden ofrecer una muy buena idea de cómo se ve una persona. El sistema HirisPlex es un buen ejemplo. “Hiris” es abreviatura para “cabello e iris (hair/iris)”. HirisPlex usa PCR modificada y electroforesis para determinar los SNP de 24 genes involucrados en la determinación del color de cabello y ojos. En estudios de prueba, HirisPlex fue de 70 a 90% preciso para color de cabello y más de 90% preciso para color de ojos. El Identitas Forensic Chip (chip forense de identidad) analiza 200 mil SNP y puede determinar sexo, color de cabello y ojos, y ascendencia geográfica, por lo general con 50 a 95% de precisión, dependiendo de la característica. Desde luego, la determinación del sexo tiene una precisión de casi 100%. La fenotipificación forense del ADN todavía no es lo suficientemente precisa para los juzgados, pero sería útil para el detective que pudiera decir a sus investigadores que “probablemente buscan un hombre blanco, con ojos azules y cabello castaño”. Los paleoantropólogos también han usado la fenotipificación del ADN para intentar determinar el fenotipo de seres humanos antiguos, incluso neandertales, algunos de los cuales tal vez tuvieron cabello rojizo y piel pálida (FIG. 14-8).

Las personas no son los únicos organismos que pueden identificarse mediante sus secuencias de ADN. Un grupo internacional de organizaciones gubernamentales y privadas está reuniendo el “Código de barras de la vida” para permitir rápida identificación de ADN de todas las especies de vida sobre la Tierra. Los códigos de barras de ADN tienen aplicaciones tanto serias como de entretenimiento, como se explica en el “Guardián de la Tierra: ¿Qué hay en realidad en el sushi?” de la página 244.



▲ FIGURA 14-8 Uso de ADN para visualizar seres humanos antiguos

Análisis de ADN aislado de huesos de neandertales sugieren que algunos tenían cabello rojizo y piel pálida. Sin embargo, contrario a algunos reportes de la prensa popular, los seres humanos modernos no heredaron cabello rojizo a través de la cruce con neandertales; su alelo para cabello rojizo difiere del de *Homo sapiens*.



¿Qué hay en realidad en el sushi?

Cuando vas a comer sushi, es probable que el platillo más costoso en el menú sea el sushi de atún. Pero, ¿en realidad es atún? En 2008, dos adolescentes de Nueva York, Kate Stoeckle y Louisa Strauss, decidieron descubrirlo (**FIG. E14-1**). Suena difícil (después de todo, el pescado no tiene cabeza, está limpio y sin piel, y sólo se presenta al comensal un trozo de carne), pero la biotecnología lo hace simple, usando códigos de barras de ADN.

Para obtener el código de barras de ADN se secuencian un pequeño fragmento de ADN tomado de un gen que se encuentra en las mitocondrias de casi todos los organismos eucariotes, un fragmento de sólo 650 nucleótidos de largo (**FIG. E14-2**). Aunque las plantas tienen mitocondrias, la secuencia de código de barras de ADN mitocondrial no difiere mucho entre especies de plantas con flores, de modo que, en vez de ello, con frecuencia se usa un segmento de ADN de cloroplasto. Sólo especies en extremo relacionadas tienen la misma secuencia de nucleótidos en algunos de estos fragmentos particulares de ADN. Por tanto, la obtención de código de barras de ADN es una forma simple y barata de identificar especies.

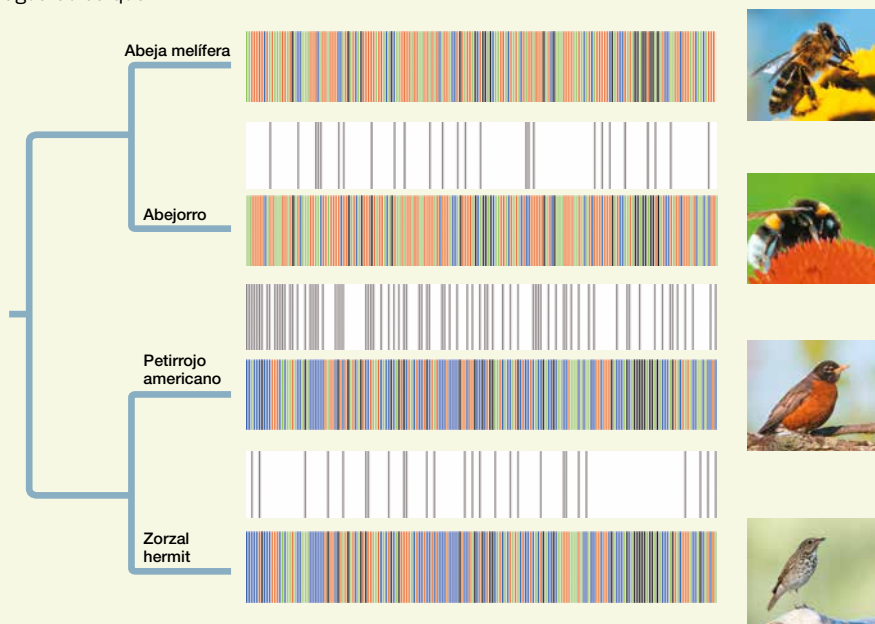
Kate y Louisa visitaron restaurantes y tiendas de abarrotes y llevaron a casa muestras de pescado crudo. Cortaron pequeñas piezas de cada muestra, las conservaron en alcohol y las enviaron a un laboratorio en la Universidad de Guelph, en Canadá, para obtener los códigos de barras. ¡Sorpresa! Casi un cuarto de las muestras de sushi eran impostoras. Y no es de sorprender: los “errores” casi siempre etiquetaban un pez barato, disponible con facilidad, como una especie más costosa. Un espécimen vendido como pargo rojo en realidad era pez rojo acadio, una especie en peligro. Un sushi de “atún” resultó ser tilapia, una especie de agua dulce que con frecuencia se cría en granjas piscícolas. Algunos restaurantes etiquetaron mal la mitad de su sushi.

Los códigos de barras de ADN son útiles para más que sólo verificar tu restaurante de sushi local. La FDA (Food and Drug Administration) estadounidense usa códigos de barras para autenticar los pescados que se venden para alimentación. Los códigos de barras se usan con frecuencia para identificar plagas agrícolas como moscas de la fruta y amenazas para la salud pública, como mosquitos portadores de enfermedades. La Administración Federal de Aviación estadounidense (FAA) tiene códigos de barras de plumas para descubrir qué tipos de aves chocan con los aviones.

Los códigos de barras de ADN también pueden ayudar a detener el tráfico ilegal de especies en peligro, que es en extremo lucrativo (se considera que es segundo, sólo detrás del tráfico de drogas). Identificar las especies de origen de carne, piel, plumas y muchas otras partes animales con frecuencia es difícil, incluso para los expertos, pero no se puede engañar a los códigos de barras de ADN. Llegará un día en el cual los códigos de barras de la vida no sólo verifiquen tu sushi, sino también detengan la explotación de las especies en peligro.



▲ **FIGURA E14-1** Kate Stoeckle y Louisa Strauss con sus sujetos de investigación



▲ **FIGURA E14-2** Código de barras de ADN Los diferentes colores en los códigos de barras representan distintas bases en la secuencia de ADN de un fragmento de un gen mitocondrial. Los organismos muy relacionados tienen códigos de barras más similares que aquellos relacionados de manera distante, pero toda especie tiene un código de barras único.

PENSAMIENTO CRÍTICO Existen muchas otras aplicaciones en las cuales puede ser útil el código de barras de ADN. Por ejemplo, ¿cómo los ecólogos pueden usar el código de barras de ADN para descubrir qué especies están presentes en un bosque lluvioso o qué tipos de animales come un depredador?

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar los usos de la reacción en cadena de polimerasa, la electroforesis en gel y las sondas de ADN, y cómo funcionan?
- describir cómo se producen los perfiles de ADN?
- explicar por qué un perfil de ADN por lo general es único para cada individuo?

14.4 ¿CÓMO SE USA LA BIOTECNOLOGÍA PARA PRODUCIR ORGANISMOS GENÉTICAMENTE MODIFICADOS?

La biotecnología tiene aplicaciones mucho más allá de la ciencia forense. Puede usarse para identificar, aislar y modificar genes; combinar genes de diferentes organismos, y mover genes de una especie a otra. Observa cómo pueden usarse algunas de estas técnicas para elaborar organismos genéticamente modificados (OGM).

Existen tres pasos principales para elaborar un OGM: (1) obtener el gen deseado, (2) clonar al gen y (3) insertar el gen en las células del organismo huésped. Para cada paso pueden usarse diversas tecnologías, las cuales con frecuencia involucran procedimientos complejos. En este texto sólo se ofrecerá un breve panorama de los procesos generales.

El gen deseado se aísla o sintetiza

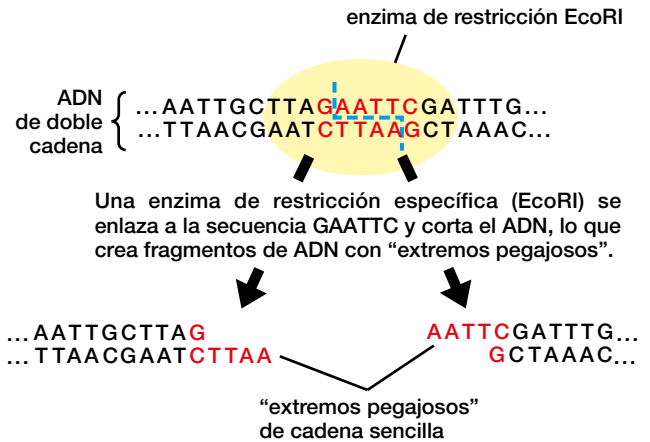
Para obtener un gen se usan dos métodos comunes. Durante mucho tiempo, el único método práctico era aislar el gen diana a partir del organismo que lo contenía. Los cromosomas pueden aislarse de células del donador del gen y cortarse con enzimas (véase más adelante). Los fragmentos de ADN que contienen el gen deseado pueden entonces separarse del resto del ADN mediante electroforesis en gel (véase la Fig. 14-6). En la actualidad, los biotecnólogos con frecuencia pueden sintetizar el gen, o una versión modificada del mismo, en el laboratorio, usando un sintetizador de ADN.

El gen se clona

Una vez obtenido el gen, puede usarse para elaborar organismos transgénicos, compartirse con otros científicos alrededor del mundo, o utilizarse para tratamientos médicos. Es útil, o incluso esencial, tener un gran número de copias del gen, muchas más de las que suelen elaborarse mediante PCR. La forma más simple de generar muchas copias de un gen es dejar que los organismos vivos las hagan mediante **clonación de ADN**. En dicha clonación, el gen casi siempre se inserta en organismos unicelulares, como bacterias o levaduras, que se multiplican muy rápido, y elaboran copias del gen mientras lo hacen.

El método más común de clonación de ADN es insertar el gen en un plásmido bacteriano (véase Fig. 14-1), que se replicará cuando se multiplique la bacteria que contiene el plásmido. Insertar el gen en un plásmido, en lugar de en el cromosoma bacteriano, también le permite separarse con facilidad del resto del ADN bacteriano. El gen diana puede aislarse del plásmido, o puede usarse todo el plásmido para elaborar organismos transgénicos, incluidos plantas, animales u otras bacterias.

Los genes se insertan en plásmidos usando **enzimas de restricción**, cada una de las cuales corta el ADN en una secuencia específica de nucleótidos. Existen cientos de diferentes enzimas de restricción. Muchas cortan recto a través de la doble hélice del

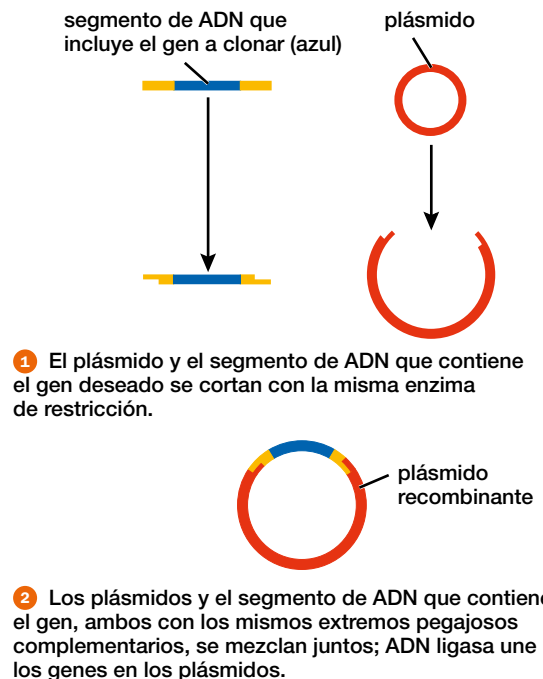


▲ FIGURA 14-9 Enzimas de restricción cortan el ADN en secuencias de nucleótidos específicas

PENSAMIENTO CRÍTICO Las enzimas de restricción se aíslan a partir de bacterias. ¿Por qué las bacterias sintetizarían enzimas que cortan ADN? (Sugerencia: Las bacterias pueden infectarse con virus llamados bacteriófagos; véase el Capítulo 12.) ¿Por qué las enzimas de restricción de una bacteria destruirían el ADN de su propio cromosoma?

ADN. Otras hacen cortes escalonados, y dividen el ADN en una posición diferente en cada una de las dos cadenas de modo que secciones de cadena sencilla cuelgan de los extremos del ADN. Estas regiones de cadena sencilla comúnmente se llaman "extremos pegajosos", porque pueden aparear sus bases con, y por ende pegarse a, otras piezas de cadena sencilla de ADN con bases complementarias (Fig. 14-9). En la clonación de ADN se usan enzimas de restricción que realizan cortes escalonados.

Para insertar un gen en un plásmido, la misma enzima de restricción se usa para cortar el ADN en ambos extremos del gen y abrir el círculo del ADN plásmido (Fig. 14-10 1). Como



▲ FIGURA 14-10 Inserción de un gen en un plásmido para clonación de ADN

resultado, los extremos del ADN que contiene el gen y el plásmido abierto tienen nucleótidos complementarios en sus extremos pegajosos y pueden parear sus bases entre ellos. Cuando se mezclan los genes y plásmidos cortados, algunas copias de los genes se insertarán de manera temporal entre los extremos cortados de los plásmidos, y se mantendrán unidos mediante sus extremos pegajosos complementarios. Agregar ADN ligasa (véase el Capítulo 12) enlaza en forma permanente los genes en los plásmidos **2**.

Las bacterias se transforman entonces con estos plásmidos recombinantes. Bajo las condiciones correctas, cuando las bacterias se multiplican, también replican los plásmidos. Enormes cubas de bacterias producen tantas copias del gen como se necesiten.

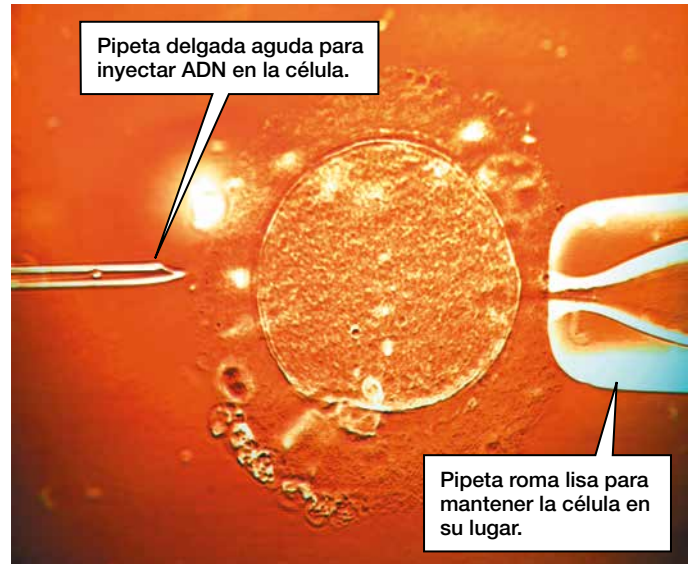
El gen se inserta en un organismo huésped

Ahora viene la parte difícil: **transfección** hacia el organismo huésped. Para proporcionar una función útil, el gen debe insertarse en el huésped y expresarse en las células apropiadas, en los tiempos adecuados y en el nivel deseado. Varios métodos diferentes sirven para hacer la transfección de los organismos huésped. En algunos casos, los plásmidos recombinantes o genes purificados de ellos se insertan en bacterias o virus inocuos, llamados *vectores*, y entonces el organismo huésped se infecta con ellos. En el caso ideal, las bacterias o virus insertan el nuevo gen en los cromosomas de las células del organismo huésped, donde se vuelven parte permanente del genoma del huésped, y se replica siempre que se replica el ADN del huésped. Así es como se realizó transfección de algunas plantas con genes para resistencia a herbicidas e insectos (véase la Sección 14.5).

Un método más simple es usar una “pistola de genes” (biolística). Microscópicos perdigones de oro o tungsteno recubiertos con ADN (ya sean plásmidos o genes purificados) se disparan a las células u organismos. De manera ideal, los perdigones penetran células individuales sin dañarlas. Dentro de las células, el ADN disuelve los perdigones en el citoplasma y llegan al núcleo, donde se incorporan en un cromosoma. Este proceso literalmente es “acierta o falla”, pero con frecuencia es bastante efectivo para plantas, células en cultivo y en ocasiones incluso animales completos (por lo general pequeños, como las lombrices o las moscas de la fruta). Las pistolas de genes con frecuencia se utilizan cuando los organismos huésped están disponibles en gran cantidad, de modo que en realidad no importa una baja tasa de éxito.

También pueden usarse varios tratamientos químicos para hacer transfección de células animales cultivadas y células vegetales o fúngicas a las que se removió o perturbó sus paredes celulares. Por lo general, el ADN se incorpora en pequeñas vesículas lipídicas, que pueden fusionarse con la membrana plasmática de la célula diana y mover el ADN hacia el citoplasma de la célula diana. Otros métodos de transfección vuelven temporalmente permeable la membrana plasmática, de modo que el ADN puede entrar a las células diana.

Por último, plásmidos o genes purificados pueden inyectarse directo en células animales, por lo general óvulos fecundados (**FIG. 14-11**). Pequeñas pipetas de vidrio se cargan con una solución adecuada que contiene el ADN. Las pipetas tienen puntas tan agudas como para penetrar una célula sin dañarla. La presión aplicada a la parte posterior de la pipeta empuja parte del ADN en la célula.



▲ **FIGURA 14-11** Transfección de un óvulo fecundado mediante la inyección de ADN extraño La pipeta grande a la derecha mantiene el óvulo estacionario durante el procedimiento. La pipeta pequeña aguda a la izquierda penetra el óvulo e inyecta ADN.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo se insertan genes en un plásmido, y por qué esto es útil para elaborar un organismo modificado genéticamente?
- describir los procedimientos utilizados para la transfección de un organismo con un gen extraño?

14.5 ¿CÓMO SE USAN LOS ORGANISMOS TRANSGÉNICOS?

Los organismos transgénicos se usan de manera amplia en agricultura e investigación biomédica. Recién se han desarrollado organismos genéticamente modificados para ayudar a controlar enfermedades transportadas por insectos, limpiar desechos mineros y repoblar los bosques estadounidenses con nogales en peligro. Los ingenieros genéticos también trabajan para mejorar la fotosíntesis y desarrollar algas que elaboren biocombustibles baratos y eficientes.

Muchos cultivos están genéticamente modificados

La principal meta de la agricultura es cosechar tanto alimento y tan barato como sea posible, con mínima pérdida por plagas como insectos y hierbajos. Muchos proveedores de semillas se han dirigido a la biotecnología para lograr estas metas. Sin embargo, algunas personas sienten que los riesgos de los alimentos modificados genéticamente para la salud humana o el ambiente no valen la pena, comparados con los beneficios. Esta controversia se explorará en la Sección 14.8.

De acuerdo con el Departamento de Agricultura estadounidense (USDA), 93% del maíz, 96% del algodón y 94% de la soya cultivados en Estados Unidos en 2014 fueron transgénicos; es decir:

TABLA 14-1 Cultivos modificados genéticamente con aprobación del USDA

Rasgo modificado genéticamente	Ventaja potencial	Ejemplos
Resistencia a herbicidas	La aplicación de herbicidas mata los hierbajos pero no los cultivos, lo que produce mayores cosechas	Remolacha, canola, maíz, algodón, lino, patata, arroz, soja, tomate
Resistencia a plagas	Los cultivos sufren menos daño de los insectos, lo que produce mayores cosechas	Maíz, algodón, papa, arroz, soja
Resistencia a enfermedades	Las plantas son menos proclives a la infección por virus, bacterias u hongos, lo que produce mayores cosechas	Papaya, papa, calabaza
Estéril	Las plantas transgénicas no puede cruzarse con variedades silvestres, lo que las hace más seguras para el ambiente y económicamente más valiosas para las compañías de semillas que las producen	Achicoria, maíz
Contenido de aceite alterado	Los aceites pueden volverse más saludables para el consumo del ser humano o pueden hacerse similares a los aceites más costosos (como la palma o el coco)	Canola, soja

contenían genes de otras especies. De manera global, 18 millones de granjeros plantaron más de 174 hectáreas de tierra con cultivos transgénicos en 2013.

Los cultivos por lo general se modifican para mejorar su resistencia a los insectos, herbicidas o ambos (TABLA 14-1). Los cultivos resistentes a los herbicidas permiten a los granjeros matar hierbajos sin dañar sus cultivos. Menos competencia por parte de los hierbajos significa más agua, nutrimentos y luz para los cultivos y, en consecuencia, cosechas más grandes. Muchos herbicidas matan plantas al inhibir una enzima que usan plantas, hongos y algunas bacterias, pero no animales, para sintetizar aminoácidos específicos. Sin estos aminoácidos, las plantas mueren porque no pueden sintetizar proteínas. La mayoría de los cultivos transgénicos resistentes a herbicidas tienen genes bacterianos que codifican enzimas que o metabolizan con rapidez los herbicidas o funcionan incluso en la presencia del herbicida. En cualquier caso, las plantas transgénicas pueden sintetizar cantidades normales de aminoácidos y proteínas.

La resistencia a los insectos de muchos cultivos ha mejorado al darles un gen, llamado *Bt*, de la bacteria *Bacillus thuringiensis*. La proteína codificada por el gen *Bt* daña el sistema digestivo de los insectos, pero no el de los mamíferos. Los cultivos transgénicos *Bt* con frecuencia sufren mucho menos daño por parte de insectos que los cultivos regulares, de modo que los granjeros pueden aplicar menos pesticida a sus campos (FIG. 14-12).



¿TE HAS PREGUNTADO...

los obvios como tortilla, salsa de soja y margarina. Por ejemplo, el jarabe de maíz es un ingrediente en alimentos tan diversos como bebidas gaseosas, salsa de tomate y hojuelas de maíz; el aceite o la proteína de soja es un importante ingrediente en galletas, masa para pasteles y hamburguesas veganas. Casi todo el maíz y la soja que se cultivan en Estados Unidos están genéticamente modificados (GM), con el resultado de que alrededor de 80% de los alimentos empacados en los supermercados estadounidenses contienen sustancias elaboradas a partir de plantas GM. Muchos países, incluidos los de la Unión Europea, requieren el etiquetado de alimentos GM, pero la FDA no lo solicita, de modo que en Estados Unidos uno no puede decir si un alimento contiene ingredientes GM al leer la etiqueta. Por tanto, a menos que estés muy motivado para evitarlos, es probable que comas alimentos GM.

El maíz y la soja se encuentran en una sorprendente variedad de alimentos, además de

si los alimentos que ingieres han sido modificados genéticamente?

Las plantas genéticamente modificadas pueden usarse para producir medicinas

Las herramientas de la biotecnología también se pueden usar para insertar genes médicamente útiles en plantas, lo que produce medicinas directo de la “pharm”.* En 2012, la terapia con sustitución de enzimas para la enfermedad de Gaucher se convirtió en el primer tratamiento basado en plantas transgénicas que fue aprobado para uso clínico por parte de la FDA estadounidense. Los pacientes con enfermedad de Gaucher no pueden elaborar una enzima que descompone cierto tipo de lípido. Sin la enzima, el lípido se acumula en

◀ **FIGURA 14-12** Las plantas *Bt* resisten el ataque de insectos Las plantas de algodón transgénico expresan el gen *Bt* (derecha) que resiste el ataque del gusano bellotero, que se alimenta con semillas de algodón. Por tanto, las plantas transgénicas producen mucho más algodón que las plantas no transgénicas (izquierda).

*N.T. Los autores juegan con la similitud fonética entre *farm* (granja) y *pharm* (farmacia), para dar la idea de que el medicamento se produce directamente en la granja.

el cuerpo y causa anemia, dolor articular, trastornos neurológicos, pobre resistencia a enfermedades infecciosas y muchos otros síntomas. Las enzimas derivadas de plantas pueden sustituir las enzimas faltantes del paciente.

Muchos investigadores trabajan en realizar ingeniería en plantas para elaborar vacunas. Para elaborar una vacuna, a una planta se le dan los genes necesarios para producir proteínas inocuas que en general se encuentran en bacterias o virus patógenos. Luego se extraen y purifican las proteínas antes de inyectarse, en forma muy parecida a las vacunas convencionales. Las vacunas producidas en plantas para combatir hepatitis B, sarampión, rabia, caries dental, influenza, diarrea infantil y otras enfermedades están en diversas etapas de ensayos en animales o seres humanos, pero ninguna se ha aprobado todavía para uso en seres humanos.

¿Las personas podrían vacunarse con sólo comer las plantas transgénicas adecuadas? No sería tan sencillo como suena. Primero, las proteínas necesitarían modificarse para resistir la digestión en el estómago y los intestinos. Segundo, no hay una forma simple de controlar la dosis: muy poca y el usuario no desarrollará inmunidad decente; demasiada, y las proteínas de la vacuna podrían ser dañinas.

Los biólogos moleculares también pueden someter a ingeniería plantas para producir anticuerpos humanos que combatan enfermedades específicas. Cuando un microbio patógeno invade tu cuerpo, tu sistema inmunológico tarda varios días en responder y producir suficientes anticuerpos para superar la infección. Mientras tanto, te sientes terrible e incluso puedes morir si la enfermedad es lo bastante grave. Una inyección directa de gran cantidad de los anticuerpos correctos puede curar la enfermedad de manera tan rápida como para salvar tu vida. Durante la epidemia de Ébola en 2014 en África occidental, ZMapp, un cóctel experimental de tres anticuerpos elaborados en plantas transgénicas de tabaco tal vez ayudó a salvar las vidas de algunos profesionales de la salud que se infectaron mientras cuidaban a pacientes con Ébola. A principios de 2015, ensayos clínicos de ZMapp comenzaron en Liberia, con la esperanza de que el tratamiento con anticuerpos esté listo antes de la siguiente epidemia de Ébola.

Los animales genéticamente modificados pueden ser útiles para agricultura, medicina e industria

Existen algunas formas de producir animales transgénicos, incluida la inyección del ADN deseado en un óvulo fecundado. Al óvulo se le permite dividirse algunas veces en cultivo antes de implantarse en una madre subrogada. Si los descendientes son sanos y expresan el gen extraño, se cruzan entre ellos para producir animales transgénicos homocigotos. Hasta el momento, ha resultado difícil crear ganado transgénico con valor comercial, pero varias compañías trabajan en ello.

Por ejemplo, las compañías de biotecnología han creado ovejas modificadas genéticamente que producen más lana, ganado que produce más proteína en su leche y cerdos que producen carne que tiene menos grasa o mayor concentración de ácidos grasos omega-3, que se cree ofrecen varios beneficios a la salud. El Enviropig transgénico, desarrollado en la Universidad de Guelph, en Canadá, metaboliza fosfato de manera mucho más eficiente que los cerdos regulares y en consecuencia excreta menos fosfato en sus heces. Los escurrimientos de fosfato de las granjas porcinas con frecuencia entran en las corrientes y lagos, lo que genera explosiones de algas dañinas que matan la vida animal acuática.

Esto tendría menos probabilidad de ocurrir con los Enviropigs. Investigadores en Inglaterra y Escocia han desarrollado pollos transgénicos que no pueden diseminar el virus de influenza H5N1, que causa influenza aviar. A nivel mundial, muchos millones de pollos han sido sacrificados para detener epidemias de influenza aviar, de modo que los pollos resistentes a la influenza podrían ser aves muy valiosas. Incluso en la Utah State University existen cabras que secretan proteínas de tela de araña en su leche. La tela de araña es mucho más fuerte que el acero o el Kevlar®, la fibra que por lo común se utiliza en los chalecos antibalas, de modo que la expectativa es que, con la proteína de seda proveniente de estas cabras, puedan fabricarse chalecos ligeros casi impenetrables.

Los biotecnólogos también están desarrollando animales que produzcan medicinas, como anticuerpos humanos u otras proteínas esenciales. Por ejemplo, existen ovejas modificadas genéticamente cuya leche contiene una proteína, alfa-1-antitripsina, que puede resultar valiosa en el tratamiento de la fibrosis quística y el enfisema. Otras ovejas GM producen factores de coagulación humanos, que podrían usarse para tratar hemofilia. El ganado vacuno también se ha sometido a ingeniería, de modo que su leche contiene eritropoyetina (una hormona que estimula la síntesis de eritrocitos) o proteínas que revientan coágulos (para tratar ataques cardíacos causados por coágulos sanguíneos en las arterias coronarias).

Además, investigadores biomédicos han elaborado una gran cantidad de animales transgénicos, sobre todo ratones, que portan genes asociados con enfermedades humanas, como enfermedad de Alzheimer, síndrome de Marfan y fibrosis quística. Estos animales se utilizan para investigar las causas de la enfermedad y desarrollar posibles tratamientos.

Los organismos genéticamente modificados pueden usarse para la bioingeniería del ambiente

Se han desarrollado organismos transgénicos que podrían usarse en la bioingeniería del ambiente: el uso de la biotecnología para remediar los contratiempos ambientales. La bioingeniería ambiental puede incluir actividades tan diversas como restauración de especies raras o en peligro de extinción, limpieza de minas y reducción de la incidencia de enfermedades transmitidas por insectos. Por ejemplo, cuando los europeos llegaron a América, aproximadamente un cuarto de los árboles en los bosques caducifolios eran castaños americanos, tal vez 4 mil millones de árboles. Después, alrededor de 1900, llegó el hongo del chancro del castaño, que se importó de manera accidental con castaños chinos. Los castaños americanos no tenían resistencia para el chancro y pronto se volvieron muy raros. Durante décadas, los horticultores cruzaron castaños americanos y chinos, con la intención de obtener una variedad casi-americana que resistiera al chancro. Algunos de estos híbridos ahora se plantan en proyectos de restauración. La biotecnología ofrece una segunda vía a la resistencia del chancro: elaborar castaños americanos transgénicos con un gen del trigo que evita que el hongo dañe los árboles. Las mejores variedades transgénicas resisten el chancro incluso mejor que los castaños chinos puros.

Muchos antiguos sitios mineros están muy contaminados con metales pesados, incluidos mercurio, plomo y cadmio. Se han desarrollado bacterias GM que proliferan en altas concentraciones de algunos metales pesados. Ellas también remueven los metales del agua y el suelo y lo almacenan en sus células.



▲ **FIGURA 14-13** Un mosquito *Anopheles* come sangre humana La Organización Mundial de la Salud estima que los mosquitos *Anopheles* transmiten paludismo a casi 200 millones de personas cada año, lo que provoca alrededor de 600 mil muertes.

La expectativa es que, al aislar los metales pesados, las bacterias puedan usarse para limpiar corrientes contaminadas y permitir el crecimiento de plantas en suelos contaminados.

Un serio problema de salud es la dispersión de enfermedades infecciosas por parte de insectos, en particular mosquitos. Las hembras de muchas especies de mosquitos necesitan sangre para producir óvulos (**FIG. 14-13**). Cuando se alimentan de las personas, algunas de estas especies transmiten enfermedades que pueden ser mortales, incluidas paludismo y dengue, las cuales infectan a cientos de millones de personas cada año, sobre todo en áreas calurosas de la Tierra. El paludismo lo portan varias especies de mosquitos *Anopheles*. Para ayudar a controlar el paludismo, los investigadores han sometido a ingeniería una bacteria que en general se encuentra en el sistema digestivo de *Anopheles* de modo que la bacteria secreta una toxina que mata al parásito del paludismo, pero es inofensivo tanto para los mosquitos como para los seres humanos. Otro proyecto ha creado mosquitos con sistemas inmunológicos modificados genéticamente que matan al parásito del paludismo.

Un enfoque diferente busca eliminar los mosquitos. Investigadores han diseñado mosquitos *Anopheles* que portan un gen de mixomicetos que codifica una proteína que daña los cromosomas X en los espermatozoides del mosquito. Por tanto, casi todos los espermatozoides viables portan un cromosoma Y y producen descendencia masculina. Los mosquitos macho GM se liberarían en el campo, donde copularían con hembras silvestres. Estos apareamientos casi no producirían descendientes hembras. Los descendientes machos todavía portarían el gen mixomiceto, de modo que el proceso continuaría. Con el tiempo, con muy pocas hembras, la población desaparecería.

Una firma biotecnológica británica, Oxitec, ha modificado genéticamente *Aedes aegypti*, el mosquito que porta dengue y chikungunya. Cuando machos GM se aparean con hembras silvestres, los descendientes heredan un gen letal y mueren. En ensayos limitados, la liberación de gran cantidad de mosquitos macho GM reduce la población de mosquitos entre 80 y 96%. Brasil autorizó la liberación extensa de los mosquitos GM de Oxitec en el estado de Bahía para combatir el dengue.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir las ventajas para la agricultura de los cultivos y animales modificados genéticamente, y ofrecer algunos ejemplos?
- mencionar algunos ejemplos de cómo pueden ser útiles en medicina los animales GM?
- describir cómo pueden usarse los organismos GM en bioingeniería ambiental?

14.6 ¿CÓMO SE USA LA BIOTECNOLOGÍA PARA APRENDER ACERCA DE LOS GENOMAS DE SERES HUMANOS Y OTROS ORGANISMOS?

Los genes influyen casi en todos los rasgos de los seres humanos, incluida la susceptibilidad a las enfermedades infecciosas, los trastornos mentales, las enfermedades cardíacas y la diabetes. El Proyecto Genoma Humano y la investigación actual han determinado que el genoma humano contiene alrededor de 20 mil genes, que comprenden aproximadamente 2% del ADN. Parte del otro 98% consta de promotores, regiones que regulan con cuánta frecuencia se transcribe un gen, y ARN no codificador, pero en realidad no se sabe qué hace la mayor parte del ADN.

El aumento en la comprensión del genoma tiene un enorme impacto en la práctica médica. La Organización Mundial de la Salud estima que más de 10 mil enfermedades humanas son causadas, u ocurren con mayor probabilidad, por alelos defectuosos. Aunque muchas de estas enfermedades son en extremo raras, algunas son trastornos comunes devastadores. Los alelos defectuosos predisponen a decenas de millones de personas a desarrollar condiciones como cáncer de mama, alcoholismo, esquizofrenia, cardiopatías, enfermedad de Alzheimer y muchas otras. Un creciente número de estos alelos defectuosos pueden descubrirse por medio de pruebas genéticas. En 2013, la actriz Angelina Jolie llevó el impacto de las pruebas genéticas a la atención del público cuando experimentó una doble mastectomía preventiva después de descubrir que tenía un alelo defectuoso de *BRCA1*, un gen supresor de tumores que es crucial para evitar los cánceres de mama y ovario (**FIG. 14-14**). En 2015, Joli también removió sus ovarios. Algunos alelos *BRCA1* defectuosos aumentan el



▲ **FIGURA 14-14** La doble mastectomía y ovariectomía preventivas de Angelina Jolie publicitaron los riesgos de la predisposición genética a las enfermedades

riesgo de desarrollar cáncer de mama de 12% a alrededor de 65 a 85%, y el riesgo de cáncer de ovario de poco más de 1% a aproximadamente de 30 a 60%.

El Proyecto Genoma Humano, junto con proyectos acompañantes que han secuenciado los genomas de organismos tan diversos como bacterias, hongos, ratones y chimpancés, también ayuda a apreciar el lugar de *H. Sapiens* en la evolución de la vida sobre la Tierra. Por ejemplo, el ADN de seres humanos y chimpancés es en extremo similar; los investigadores esperan que estudiar las relativamente pocas diferencias pueda ayudar a comprender por qué los seres humanos son mucho más inteligentes que los chimpancés. En fechas recientes, investigadores han descifrado los genomas de neandertales y denisovanos, otros grupos de antiguos homínidos. Es posible que los seres humanos modernos, dependiendo de sus orígenes, tengan algún porcentaje de genes neandertales o denisovanos.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar por qué es médicamente útil entender el genoma humano?
- explicar cómo el conocimiento de los genomas de seres humanos y otros organismos ayuda a entender la evolución?

14.7 ¿CÓMO SE USA LA BIOTECNOLOGÍA PARA DIAGNÓSTICO Y TRATAMIENTO MÉDICOS?

Durante más de dos décadas, la biotecnología se ha usado para diagnosticar algunos trastornos hereditarios, incluso en fetos (véase el “¿Cómo sabes eso? Tamizado genético prenatal” en la página 252). Más recientemente, investigadores médicos han comenzado a usar la biotecnología con la intención de curar, o al menos tratar, enfermedades genéticas.

La tecnología de ADN puede usarse para diagnosticar trastornos hereditarios

Una persona hereda una enfermedad genética cuando hereda uno o más alelos defectuosos, que difieren de los alelos funcionales normales porque tienen diferentes secuencias de nucleótidos. Muchos métodos de diagnóstico de trastornos genéticos comienzan con PCR para elaborar múltiples copias de determinados genes, y en ocasiones de alelos específicos.

Uso de PCR para obtener alelos específicos de enfermedades

Recuerda que la PCR usa cebadores específicos de ADN que determinan cuáles secuencias de ADN se amplifican. Si se conocen las secuencias de ADN de los alelos defectuosos responsables de un trastorno genético, las compañías de pruebas médicas en ocasiones pueden diseñar cebadores que amplifiquen sólo los alelos defectuosos que causan un trastorno dado y no los alelos normales, lo que hace de la PCR en sí misma una herramienta de diagnóstico.

Enzimas de restricción pueden cortar diferentes alelos de un gen en distintas posiciones

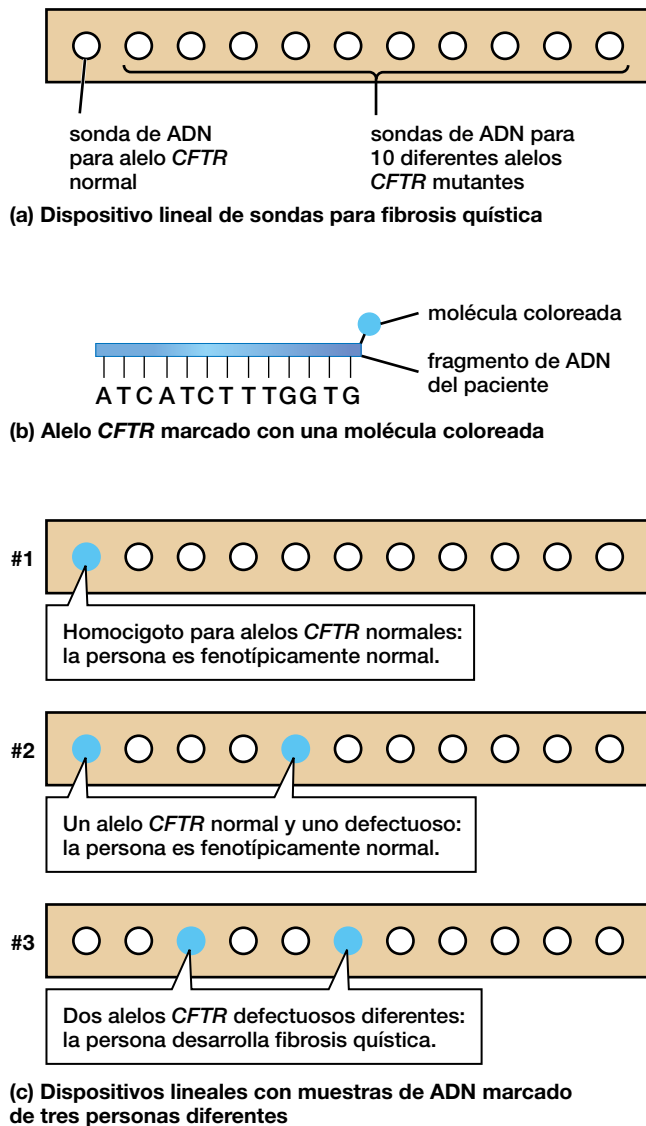
La anemia falciforme es una forma heredada de anemia (no tener suficientes eritrocitos) causada por una mutación por sustitución de nucleótidos en la que timina reemplaza adenina cerca del comienzo del gen globina (véanse los Capítulos 11 y 13). Una prueba de diagnóstico común para la anemia falciforme se apoya en el hecho de que las enzimas de restricción cortan ADN sólo en secuencias de nucleótidos específicas. Para diagnosticar la presencia del alelo falciforme, se extrae ADN de las células de un paciente, un progenitor que pudiera ser portador del alelo, o incluso de un feto. La PCR se usa para amplificar una sección de ADN que incluye el sitio de mutación. Una enzima de restricción llamada MstII puede cortar la secuencia normal (CCTGAGGAG), pero no la secuencia falciforme (CCTGTGGAG). El resultado es que MstII corta el alelo globina normal a la mitad, pero el alelo falciforme permanece intacto. La electroforesis en gel separa con facilidad el alelo falciforme intacto de los fragmentos del alelo normal, que son más pequeños.

Diferentes alelos se enlazan a diferentes sondas de ADN

La fibrosis quística es una enfermedad causada por un defecto en una proteína, llamada CFTR, que en general ayuda a mover iones de cloro a través de las membranas plasmáticas de muchas células, incluidas las que se encuentran en pulmones, glándulas sudoríparas e intestinos (véase el estudio de caso del Capítulo 13). Existen más de 1900 alelos *CFTR* conocidos, todos en el mismo locus, y cada uno codifica una proteína CFTR defectuosa diferente. Por fortuna, 32 alelos explican alrededor de 90% de los casos de fibrosis quística, los otros alelos son en extremo raros. Aunque algunas pruebas costosas secuencian todo el gen *CFTR* y pueden detectar todos los alelos defectuosos, pruebas rápidas y relativamente baratas se enfocan en estos 32 alelos comunes.

Cada alelo *CFTR* defectuoso tiene una secuencia de nucleótidos única. Aunque existen muchas tecnologías diferentes para detectarlos, todos se basan en pareado de bases complementarias: bajo las condiciones correctas, una sonda de ADN se enlazará a una cadena de ADN diana sólo si la sonda y la diana tienen secuencias del todo complementarias. La prueba de tamizado de fibrosis quística más simple consta de un arreglo de sondas de ADN de una cadena enlazada a un trozo de papel especializado (**FIG. 14-15**). Cada sonda es complementaria a una cadena de un alelo *CFTR* único (**FIG. 14-15a**). El ADN de una persona se pone a prueba al cortarlo en fragmentos pequeños, separar los trozos en cadenas sencillas y marcar las cadenas con una molécula coloreada (**FIG. 14-15b**). Luego el papel se baña en una solución que contiene los fragmentos de ADN marcados. El ADN de la persona se enlazará sólo a una sonda con una secuencia de nucleótidos perfectamente complementaria, lo que en consecuencia mostrará cuáles alelos *CFTR* posee la persona (**FIG. 14-15c**).

Una tecnología similar para diagnosticar enfermedades genéticas, o potencialmente cualquier característica genética de interés, es el biochip o chip de ADN. Un biochip es una diminuta placa de vidrio o plástico cubierta con cientos o cientos de miles de sondas de ADN. Cada sonda puede enlazarse sólo a un alelo individual de un gen específico; un dispositivo grande puede poner a prueba docenas de alelos de cientos de genes. Muchas



▲ **FIGURA 14-15** Dispositivo para diagnóstico de fibrosis quística

(a) Un dispositivo típico para diagnóstico de fibrosis quística consta de papel especial al cual se agregan sondas de ADN complementarias al alelo *CFTR* normal (punto en extrema izquierda) y varios de los alelos *CFTR* defectuosos más comunes (los otros 10 puntos). (b) El ADN de un paciente se corta en pequeños fragmentos y éstos se separan en cadenas sencillas, y los alelos *CFTR* se marcan con moléculas coloreadas. (c) El dispositivo se baña en una solución con el ADN marcado del paciente. El ADN marcado se enlaza a diferentes puntos del dispositivo, dependiendo de cuáles alelos *CFTR* posea el paciente.

compañías elaboran dispositivos que ponen a prueba alelos para enfermedades específicas, como alelos *BRCA1* defectuosos. De manera ideal, los biochips grandes podrían ayudar a ofrecer atención médica más efectiva y personalizada, con base en cuáles alelos tiene la persona que pudieran hacerla más o menos susceptible a muchas enfermedades o responder relativamente bien a varias terapias.

La tecnología de ADN puede usarse para diagnosticar enfermedades infecciosas

Los biochips también pueden usarse para diagnosticar enfermedades causadas por bacterias o virus. Un biochip para enfermedad infecciosa se cubre con sondas de ADN específicas para tipos individuales de microbios. El ADN extraído del paciente se marca y entonces en el enlazamiento del ADN extraído con las sondas del biochip revelan cuáles microbios infectan al paciente. Uno de tales biochips, el Virochip, aunque todavía no en práctica clínica, puede identificar más de 1 500 virus diferentes.

Secuenciar el ADN de bacterias o virus infecciosos es otra forma de diagnosticar una infección. Por ejemplo, en 2014, médicos estaban desconcertados por la causa de las fiebres, convulsiones e inflamación cerebral que amenazó la vida de un adolescente en Wisconsin. Solicitaron la ayuda de Joseph DeRisi y Charles Chiu, de la Universidad de California en San Francisco. Ellos secuenciaron ADN del fluido cerebroespinal del paciente y entonces buscaron bases de datos de secuencias de ADN bacteriano, donde identificaron al culpable, *Leptospira santarosai*, en menos de dos días a un costo de aproximadamente mil dólares. Si procedimientos similares se volvieran comerciales, el costo debería disminuir, lo que haría rápido el diagnóstico de infecciones bacterianas y virales prácticas para la clínica. En palabras de DeRisi: “ésta es una prueba para normalizarlas a todas”.

La tecnología de ADN puede ayudar a tratar enfermedades

Existen dos aplicaciones principales de la tecnología de ADN para tratar enfermedades: (1) producir medicinas usando técnicas de ADN recombinante y (2) **terapia génica**, que busca curar enfermedades al insertar, borrar o alterar genes en las células de un paciente.

Uso de biotecnología para producir medicinas

Gracias a la tecnología de ADN recombinante, muchas proteínas con importancia médica ahora se elaboran en bacterias o cultivos de células eucariontes. La primera proteína humana elaborada mediante tecnología de ADN recombinante fue la insulina. Antes de 1982, cuando la insulina humana recombinante se licenciaba por primera vez para su uso, la insulina que necesitaban las personas con diabetes se extraía del páncreas de ganado vacuno o cerdos sacrificados para consumo. Aunque la insulina de estos animales es muy similar a la insulina humana, las pequeñas diferencias causaban una reacción alérgica en más o menos 5% de las personas con diabetes. La insulina humana recombinante no causa reacciones alérgicas.

Otras proteínas humanas, incluidas hormonas de crecimiento, factores de coagulación, anticuerpos y ciertas enzimas, también se producen en bacterias o células eucariontes transgénicas. Algunas de estas proteínas, como la hormona de crecimiento humano y los factores de coagulación, antes se obtenían o de sangre humana o de cadáveres de seres humanos; estas fuentes eran costosas y en ocasiones peligrosas. Como tal vez sabes, la sangre puede estar contaminada por el virus de inmunodeficiencia humana (VIH), que causa síndrome de inmunodeficiencia adquirida (sida). Los cadáveres también pueden tener enfermedades infecciosas difíciles de diagnosticar, como síndrome Creutzfeldt-Jakob,

¿CÓMO SABES ESO?

Tamizado genético prenatal

Gracias a la biotecnología moderna, los médicos ahora pueden realizar tamizado prenatal tanto para atributos normales como para el sexo y la paternidad del embrión, como para trastornos genéticos, incluidos fibrosis quística, anemia falciforme, distrofia muscular y síndrome de Down. El tamizado prenatal requiere muestras de células fetales o químicos producidos por el feto. Por lo común se usan tres técnicas para obtener muestras para diagnóstico prenatal: amniocentesis, muestreo de vellos coriónicos y recolección de sangre materna.

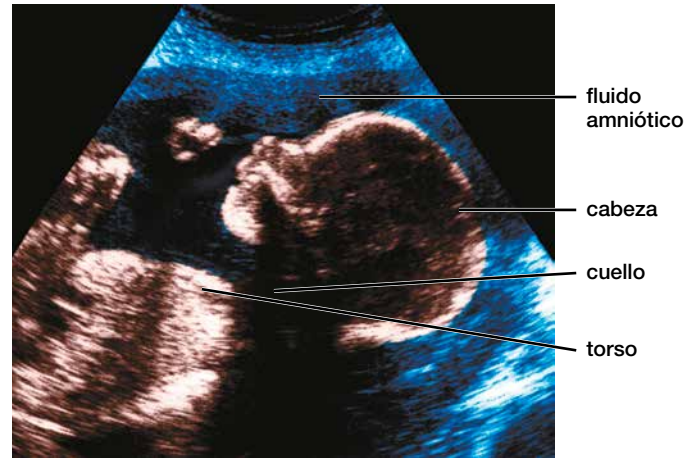
Amniocentesis

El feto humano, como todos los embriones animales, se desarrolla en un ambiente acuoso. Una membrana impermeable, llamada amnios, rodea al feto y retiene el fluido. Conforme el feto se desarrolla, libera varios químicos (con frecuencia en su orina) y pierde algunas de sus células en el fluido amniótico. Cuando un feto tiene 15 semanas o más, el fluido amniótico puede recolectarse mediante un procedimiento llamado **amniocentesis**.

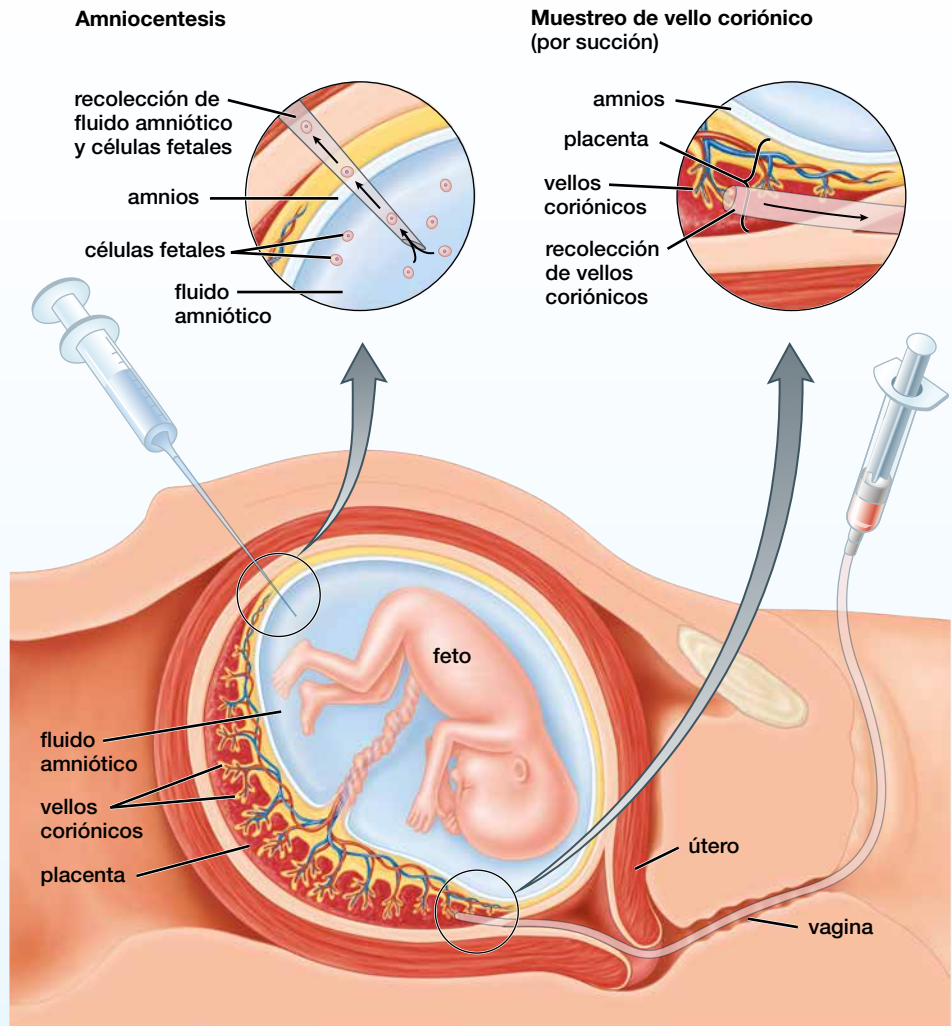
Primero, el médico determina la posición del feto mediante un ultrasonido. Se transmite sonido de alta frecuencia hacia el abdomen de la mujer embarazada y complejos instrumentos convierten los ecos que rebotan del feto en una imagen en tiempo real (**FIG. E14-3**). Usando la imagen del ultrasonido como guía, el médico inserta con cuidado una aguja esterilizada a través de la pared abdominal, el útero y el amnios (asegurándose de evitar al feto y la placenta), y extrae de 10 a 12 mililitros de fluido amniótico (**FIG. E14-4**). La amniocentesis representa un ligero riesgo de aborto, de alrededor de 0.5% o menos.

Muestreo de vello coriónico

El corión es una membrana que el feto produce y se vuelve parte de la placenta. El corión produce muchas pequeñas proyecciones, llamadas vellos. En el **muestreo de vello coriónico (MVC)**, un médico inserta un pequeño tubo en el útero a través de la vagina de la madre y succiona algunos vellos para analizarlos (véase la Fig. E14-4). La pérdida de algunos vellos no daña al feto. El MVC tiene dos ventajas principales sobre la



▲ **FIGURA E14-3** Un feto humano visto mediante ultrasonido



► **FIGURA E14-4** Técnicas de muestreo prenatal Las dos formas más usuales de obtener muestras para diagnóstico prenatal son amniocentesis y muestreo de vello coriónico. (En realidad, el MVC por lo general se realiza cuando el feto es mucho más joven que el mostrado en esta ilustración.)

amniocentesis. Primera: puede realizarse mucho más temprano en el embarazo (incluso a partir de la octava semana, pero por lo general entre las semanas décima y doceava). Esto es en especial importante si la mujer contempla un aborto terapéutico si su feto tiene un gran defecto. Segundo: la muestra contiene muchas más células fetales de las que pueden obtenerse mediante amniocentesis. Sin embargo, el MVC parece tener un riesgo un poco mayor de producir un aborto comparado con la amniocentesis. Además, puesto que el corión está afuera del saco amniótico, el MVC no obtiene una muestra del fluido amniótico, que se necesita para diagnosticar ciertos trastornos. Por último, en algunos casos las células coriónicas tienen anomalías cromosómicas que de hecho no están presentes en el feto, lo cual complica el cariotipo. Por estas razones, el MVC se utiliza con menos frecuencia que la amniocentesis.

Recolección de sangre materna

Un pequeño número de células fetales cruza la placenta y entra al torrente sanguíneo de la madre tan temprano como en la sexta semana de embarazo. Recolectar una muestra de la sangre de la madre es rápido, sencillo y no plantea riesgo para el feto. Separar las células fetales (acaso tan pocas como una por mililitro de sangre) del enorme número de células maternas es desafiante, pero puede hacerse. También existe ADN fetal flotando libremente en la sangre de la madre. Además, proteínas y otros químicos producidos por el feto pueden entrar al torrente sanguíneo de la madre.

Análisis de las muestras

Información acerca de la etapa gestacional, salud general, ciertos trastornos del desarrollo y posibles anomalías genéticas pueden deducirse a partir de los químicos en el fluido amniótico o el plasma materno, y de los cromosomas o el ADN fetales. El fluido amniótico y la sangre materna se centrifugan un poco para separar las células de los fluidos. Puede realizarse un análisis bioquímico para medir las concentraciones de hormonas, enzimas u otras proteínas en los fluidos. Por ejemplo, si el fluido amniótico contiene altas concentraciones de proteína embrionaria llamada alfa-fetoproteína, esto indica que el feto puede tener trastornos del sistema nervioso, como espina bífida, en la que la médula espinal es incompleta, o anencefalia, en la que grandes porciones del cerebro no se desarrollan. Combinaciones específicas de alfa-fetoproteína, estrógeno y otros químicos en el plasma materno indican la probabilidad de síndrome de Down, espina bífida u otros trastornos.

Sin embargo, estas pruebas de tamizado bioquímico no proporcionan diagnósticos del todo definitivos. Por tanto, si las pruebas de tamizado indican que un trastorno está presente, entonces se emplean otras pruebas, como cariotipo, análisis de ADN o exámenes

de ultrasonido muy detallados del feto, para determinar si en realidad tiene o no una de estas condiciones.

Para elaborar el cariotipo se requieren células fetales. El fluido amniótico contiene muy pocas, así que, para obtener suficientes células para cariotipo o análisis de ADN, el procedimiento usual es cultivar las células durante una o dos semanas. El gran número de células fetales obtenido mediante MVC significa que el cariotipo y los análisis de ADN por lo general pueden realizarse sin cultivar primero las células. El cariotipo de las células fetales puede mostrar si existen demasiadas o muy pocas copias de los cromosomas y si algunos cromosomas muestran anomalías estructurales. El síndrome de Down, por ejemplo, resulta por la presencia de tres copias del cromosoma 21 (véase el Capítulo 10).

Pueden usarse técnicas de biotecnología para analizar el ADN fetal en busca de muchos alelos defectuosos, como los que causan anemia falciforme o fibrosis quística. Para el síndrome de Down, el ADN fetal en la sangre materna ahora puede examinarse tan temprano como la décima semana de embarazo, con una precisión cercana a 99%. Si el ADN fetal resulta positivo para el síndrome de Down, por lo general se realiza amniocentesis o elaboración de cariotipo para confirmar el diagnóstico.

PENSAMIENTO CRÍTICO El ADN fetal en la sangre de la madre puede usarse para pruebas de paternidad, suponiendo, desde luego, que los ADN de la madre y el presunto padre están disponibles para su análisis. Considera los siguientes datos de prueba STR, que incluyen el perfil de ADN de una madre, el hijo y dos padres potenciales:

Locus STR	Número de repeticiones			
	Madre	Hijo	Hombre 1	Hombre 2
TPOX	10	10	8, 10	6, 10
CSF	6, 8	6, 8	8, 10	8
D5S	9, 13	9, 12	7, 13	7, 12
D13S	9, 14	9, 11	10, 11	10, 11
D7S	8, 12	8, 9	7, 9	8, 9
D18S	15, 17	15	13, 15	15, 17

¿En cuáles loci STR el hijo es homocigoto? ¿Heterocigoto? ¿Cuál hombre es un posible padre para el hijo y cuál no puede ser el padre? ¿Por qué?

en el cual una proteína anormal puede transmitirse desde los tejidos de un cadáver infectado hacia un paciente y producir degeneración cerebral mortal (véase el Estudio de caso del Capítulo 3). Las proteínas sometidas a ingeniería, cultivadas en bacterias u otras células de cultivo evitan estos peligros.

Tratamiento de enfermedades con terapia génica

Las terapias génicas incluyen “reparación” de un alelo defectuoso, inactivación de un alelo que aumenta la susceptibilidad a enfermedad o agregar un alelo funcional para sustituir uno defectuoso. Casi todas las terapias génicas todavía están en etapa experimental o en ensayos clínicos y no se han aprobado para la práctica médica rutinaria.

Edición de genes para SIDA El virus de inmunodeficiencia humana (VIH) entra a muchos tipos de células inmunitarias, incluidas células T auxiliares que tienen un papel crucial en la respuesta a las infecciones. El VIH mata las células T auxiliares. Cuando el suministro corporal de células T auxiliares se vuelve muy bajo, la respuesta inmunológica se tambalea, las infecciones en general triviales se vuelven amenazantes para la vida, y se desarrolla SIDA por completo. Sin embargo, algunas personas resisten la infección del VIH. El VIH se enlaza a una proteína receptora, llamada CCR5, que se encuentra en la superficie de células inmunitarias susceptibles. Entonces el VIH se mueve hacia las células y comienza su mortal ciclo infeccioso. Pero un pequeño número de personas tienen un gen CCR5

mutado y no elaboran los receptores, de modo que no se infectan con las cepas usuales de VIH.

La biotecnología ofrece la posibilidad de eliminar el receptor CCR5 en pacientes con SIDA y curar, o al menos aliviar de manera importante, su enfermedad. Mediante un proceso llamado edición de genes, los biólogos moleculares pueden fabricar enzimas especializadas hechas a la medida para cortar genes específicos, como el que codifica los receptores CCR5. El tratamiento funcionaría del siguiente modo: células inmunológicas se remueven de un paciente y los genes CCR5 de las células se dañan con la enzima. Aunque las células intentan reparar el ADN dañado, aproximadamente un cuarto de ellas fracasan y nunca pueden elaborar de nuevo receptores CCR5. Estas células con el CCR5 borrado se trasfunden de vuelta al paciente. En dos pequeños ensayos clínicos con pacientes de SIDA, el número de células inmunitarias funcionales aumentó de manera importante en la mayoría de los pacientes que recibieron este tratamiento. La cantidad de VIH en varios pacientes también disminuyó.

Sustitución de genes para inmunodeficiencia combinada severa

La inmunodeficiencia combinada severa (SCID, por sus siglas en inglés) es un raro trastorno en el que un niño no desarrolla un sistema inmunológico. Aproximadamente 1 en 80 mil niños nacen con alguna forma de SCID. Las infecciones que serían triviales en un niño normal se vuelven amenazantes para la vida. En algunos casos, un trasplante de médula ósea de un donador compatible puede dar al niño células madre funcionales, de modo que puede desarrollar un sistema inmunológico operativo. Sin embargo, la mayoría de los niños con SCID mueren antes de su primer cumpleaños.

La mayoría de las formas de SCID son causadas por alelos recesivos defectuosos de uno de varios genes. En un tipo de SCID, el niño afectado es homocigoto para un alelo defectuoso recesivo que por lo común codifica una enzima llamada adenosín deaminasa (esta condición se llama ADA-SCID). En 1990, se realizó terapia génica en Ashanti DeSilva, de cuatro años de edad, quien sufría de ADA-SCID. Se removieron algunos de sus leucocitos, se alteraron genéticamente con un virus que contenía una versión funcional de su alelo defectuoso, y después regresaron a su torrente sanguíneo. El tratamiento fue un éxito parcial, más no una cura completa. Ashanti, ahora un adulto saludable, sigue recibiendo inyecciones regulares de una forma de adenosín deaminasa para empujar su sistema inmunológico. Recientes ensayos clínicos han utilizado una terapia génica diferente para curar ADA-SCID. Los investigadores removieron células madre de médula ósea de niños con ADA-SCID, insertaron una copia funcional del gen adenosín deaminasa en las células y regresaron las células reparadas a los niños. Puesto que las células madre de médula ósea siguen produciendo nuevos eritrocitos a lo largo de la vida, la expectativa es que estos niños puedan curarse de manera permanente. Más de 40 niños han recibido terapia génica; para 2014, todos estaban saludables, y 70% parecían estar curados por completo.

Un segundo tipo de SCID, llamado SCID ligado a X, es causado por un alelo recesivo defectuoso de un gen ubicado en el cromosoma X. Más de 20 niños han recibido terapia génica para insertar una copia funcional de este gen en sus células madre de médula ósea. Casi todos parecen estar curados, algunos hasta después de 10 años del tratamiento. Sin embargo, la terapia génica

para SCID ligada a X tiene riesgos: muchos niños desarrollaron leucemia, al parecer porque la inserción de genes activó un oncogén (véase el Capítulo 9). Métodos más recientes parecen haber reducido, y acaso eliminado, este peligro. Ninguno de los nueve niños en un ensayo reciente desarrolló leucemia, y ocho han desarrollado sistemas inmunológicos funcionales.

Otras terapias génicas Muchos otros trastornos se han tratado con éxito variable mediante terapia génica, sobre todo al agregar un alelo activo a las células adecuadas del paciente. Las terapias incluyen aliviar los síntomas de la enfermedad de Parkinson, restaurar de manera parcial la visión en pacientes con un tipo de ceguera hereditaria, restaurar la coagulación sanguínea a hemofílicos, curar la beta-talasemia (un tipo de anemia; véase el Capítulo 13) y “entrenar” al sistema inmunológico para destruir algunos tipos de leucemia.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo se usa la biotecnología para diagnosticar enfermedades tanto hereditarias como infecciosas?
- describir los procedimientos y ventajas de la terapia génica para tratar enfermedades hereditarias?

14.8 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPALES PROBLEMAS ÉTICOS DE LA BIOTECNOLOGÍA MODERNA?

La biotecnología moderna ofrece la promesa, algunos dirían la amenaza, de cambiar de manera importante las vidas de los seres humanos y las de muchos otros organismos sobre la Tierra. ¿La humanidad es capaz de manejar la responsabilidad de la biotecnología? Aquí se explorarán dos conflictos importantes: el uso de organismos modificados genéticamente en agricultura o bioingeniería ambiental, y la posibilidad de seres humanos modificados genéticamente.

¿Deberían permitirse los organismos modificados genéticamente?

Las metas de las biotecnologías agrícolas tradicional y moderna son las mismas: modificar la constitución genética de los organismos vivos para hacerlos más útiles. Sin embargo, existen tres diferencias significativas. Primera: la biotecnología tradicional es lenta; por lo general se requieren muchas generaciones de cruce selectiva para producir nuevas cepas útiles de plantas o animales. En contraste, la ingeniería genética potencialmente puede introducir cambios genéticos masivos en una sola generación. Segunda: la biotecnología tradicional casi siempre recombina material genético de la misma especie, o una muy relacionada, mientras que la ingeniería genética puede recombinar ADN de especies muy diferentes. Por último: la biotecnología tradicional no tiene forma de manipular directamente la secuencia de ADN de genes por ellos mismos. La ingeniería genética puede producir nuevos genes nunca antes vistos sobre la Tierra.



Arroz dorado

El arroz es el principal alimento de casi dos tercios de la población mundial. Proporciona carbohidratos y algunas proteínas, pero es una fuente escasa de muchas vitaminas, incluida la vitamina A. A menos que las personas coman suficientes frutas y vegetales, con frecuencia carecen de suficiente vitamina A y pueden sufrir de mala visión, defectos en el sistema inmunológico y daño a sus sistemas respiratorio, digestivo y urinario. De acuerdo con la Organización Mundial de la Salud, alrededor de 250 millones de niños sufren de deficiencia de vitamina A, sobre todo en Asia, África y América Latina. Como resultado, cada año, 250 mil a 500 mil niños quedan ciegos, y la mitad de ellos muere. La deficiencia de vitamina A en general golpea a los pobres, porque el arroz puede ser todo lo que logran conseguir para comer. La biotecnología ofrece un remedio posible: arroz genéticamente modificado que contiene beta-caroteno, un pigmento que hace amarillos los narcisos y que el cuerpo humano convierte con facilidad en vitamina A.

Crear arroz con altos niveles de beta-caroteno no fue simple. Los biólogos moleculares Ingo Potrykus y Peter Beyer insertaron tres genes en el genoma de arroz, dos de narcisos y uno de una bacteria. Como resultado, granos de “arroz dorado” sintetizan beta-caroteno. Por desgracia, el arroz dorado original no produce mucho beta-caroteno, de modo que las personas tendrían que comer enormes cantidades para obtener suficiente vitamina A. Sin embargo, el arroz dorado 2, con genes de maíz en lugar de narcisos, produce 23 veces más beta-caroteno que el arroz dorado original y en consecuencia tiene un color amarillo brillante (FIG. E14-5). Una o dos tazas de arroz dorado 2 cocinado proporcionarían suficiente beta-caroteno para igualar la cantidad diaria recomendada de vitamina A. El arroz dorado 2 se entregó, de manera gratuita, al Humanitarian Rice Board para experimentos y su siembra en el sureste asiático.

No obstante, el arroz dorado enfrenta otros obstáculos. Muchas personas se resisten con firmeza a la plantación a gran escala del arroz dorado (o de cualquier otro cultivo transgénico). Cuando los primeros ensayos de campo de arroz dorado comenzaron en Filipinas en 2008, algunos de los campos fueron destruidos por activistas. Sin embargo, los ensayos de campo continuaron, y el arroz dorado pronto podría estar disponible para los granjeros, aunque falta la aprobación del Departamento Filipino de Agricultura.

Desde luego, el arroz dorado no puede resolver todos los problemas de malnutrición en las personas pobres, cuyas dietas con frecuencia son deficientes en muchos nutrimentos, no sólo en vitamina A. Para ayuda a resolver dicho problema, la Fundación Bill y Melinda Gates fondea investigación para aumentar los niveles de vitamina E, hierro y cinc en el arroz. Más aún: no todas las personas pobres pueden comer sobre todo arroz. En partes de África, las batatas son la principal fuente de calorías. Comer batatas anaranjadas, en lugar de blancas, ha aumentado en forma dramática la



▲ **FIGURA E14-5 Arroz dorado** El alto contenido de beta-caroteno le proporciona al arroz dorado 2 un color amarillo brillante. El arroz normal carece de beta-caroteno y es blanquecino.

ingesta de vitamina A para muchas de estas personas. En fin: en muchas partes del mundo, los gobiernos y las organizaciones humanitarias han comenzado programas de complementación de vitamina A. En algunas partes de África y Asia, hasta 80% de los niños reciben grandes dosis de vitamina A algunas veces cuando son muy jóvenes. Algún día, la combinación de estos esfuerzos puede resultar en un mundo donde ningún niño sufra ceguera por la falta de un nutrimento simple en sus dietas.

CONSIDERA ESTO La ingeniería genética se usa tanto en el cultivo de alimentos como en medicina. El arroz dorado y casi todo el maíz y la soja que crecen en Estados Unidos contienen genes de otras especies. La vacuna contra la hepatitis B se produce al insertar un gen del virus de la hepatitis en levadura. Los anticuerpos en ZMapp, actualmente en ensayos clínicos como terapia contra el Ébola, son parte ratón y parte humano. ¿Existen diferencias científicamente importantes en el uso de ingeniería genética para propósitos alimentarios o para médicos? ¿Aceptarías productos OGM para medicina pero no para alimento? Defiende tu posición.

Los mejores cultivos transgénicos tienen claras ventajas para los granjeros. Los cultivos resistentes a herbicidas les permiten librar sus campos de hierbas, que reducen las cosechas en 10% o más, mediante el uso de poderosos herbicidas casi en todas las etapas de crecimiento del cultivo. Los cultivos resistentes a los insectos reducen la necesidad de aplicar pesticidas, lo que ahorra el

costo de los mismos pesticidas, así como de combustible de tractores y mano de obra. Por tanto, los cultivos transgénicos pueden producir cosechas más grandes a costo más bajo. Estos ahorros pueden trasladarse al consumidor. Los cultivos transgénicos también tienen el potencial de ser más nutritivos que los cultivos estándar (véase el “Guardián de la salud: Arroz dorado”).

Sin embargo, muchas personas se oponen de manera rotunda a los cultivos o el ganado transgénicos. Las principales preocupaciones son que los OGM pueden ser dañinos para la salud humana o peligrosos para el ambiente.

¿Los alimentos provenientes de OGM son peligrosos para comer?

En la mayoría de los casos, no hay razón para pensar que los OGM sean peligrosos para comer. Por ejemplo, algunas pruebas han mostrado que la proteína codificada por el gen *Bt* no es tóxica para los mamíferos, de modo que no debería ser peligroso para la salud humana. Si alguna vez se comercializara el ganado con crecimiento mejorado, simplemente tendría más carne, compuesta de las mismas proteínas que existen en los animales no transgénicos, de modo que no debería ser peligroso. Por ejemplo, una compañía llamada AquaBounty ha producido salmón del Atlántico transgénico que contiene genes adicionales para hormona de crecimiento. El pez crece más rápido que el salmón del Atlántico silvestre, pero tendrá las mismas proteínas en su carne que el salmón silvestre. La FDA estadounidense ha declarado que el salmón AquaBounty es “tan seguro de comer como el salmón del Atlántico convencional”.

Por otra parte, algunas personas pueden ser alérgicas a las plantas genéticamente modificadas. En la década de 1990, un gen de nueces de Brasil se insertó en soja con la intención de mejorar el equilibrio de aminoácidos en la proteína de soja. Pronto se descubrió que las personas alérgicas a las nueces de Brasil tal vez también serían alérgicas a la soja transgénica. Estas plantas de soja transgénicas nunca llegaron a las granjas. Ahora la FDA requiere que todas las nuevas plantas de cultivos transgénicos se pongan a prueba para potenciales alergénicos.

Existen algunas otras preocupaciones planteadas acerca de los alimentos OGM, como reducción del valor nutricional o aumento en los niveles de toxinas que ocurren de manera natural en las plantas, pero hasta el momento estas preocupaciones no han sido apoyadas por evidencia convincente. A finales de 2012, la junta de directores de la American Association for the Advancement of Science (AAAS; Asociación Estadounidense para el Avance de la Ciencia) escribió: “...contrario a las malas interpretaciones populares, los cultivos GM son los más ampliamente sometidos a pruebas que jamás se han implementado a nuestro suministro de alimentos”. La junta de la AAAS agregó: “De hecho, la ciencia es bastante clara: el mejoramiento de los cultivos por medio de las técnicas moleculares modernas de la biotecnología es seguro”. Durante los últimos 15 años, la Academia Nacional de Ciencias de Estados Unidos, la Organización Mundial de la Salud y muchas otras organizaciones de salud y científicas han emitido afirmaciones similares.

¿Los OGM son peligrosos para el ambiente?

Los efectos ambientales de los OGM son más debatibles. Un claro efecto positivo de los cultivos *Bt* es que los granjeros por lo general aplican menos insecticida a sus campos. Esto debería traducirse en menos contaminación del ambiente y menos daño a los granjeros. Por ejemplo, en India, granjeros que cultivan algodón *Bt* usan menos de la mitad de insecticida que aquellos que cultivan algodón convencional. Esto también reduce la incidencia de envenenamiento con pesticidas en un factor de alrededor de 8. El Departamento de Agricultura de Estados Unidos encuentra que la

creciente adopción de maíz *Bt* ha resultado en una caída paralela en la aplicación de pesticidas en los maizales, que cayó en alrededor de 90% entre 1995 y 2010. Por otra parte, los cultivos OGM resistentes a los herbicidas han alentado un mayor aumento en el uso de herbicidas glifosato. El uso extendido de glifosato ha resultado en la evolución de docenas de hierbas resistentes.

Un efecto colateral indeseable de cultivar OGM es que los genes *Bt* o de resistencia a los herbicidas pueden diseminarse fuera de los campos de un granjero. Puesto que estos genes se incorporan en el genoma del cultivo transgénico, también estarán en su polen. Un granjero no puede controlar dónde irá el polen de un cultivo transgénico. En 2006, investigadores de la Agencia de Protección Ambiental de Estados Unidos descubrieron céspedes resistentes a herbicidas a más de tres kilómetros de distancia de un terreno de prueba en Oregon. Con base en análisis genéticos, los científicos concluyeron que algunos de los genes de resistencia a los herbicidas escaparon en polen (la mayoría de los céspedes se polinizan con el viento) y algunos escaparon en semillas (la mayoría de los céspedes tienen semillas muy ligeras). En 2010, investigadores descubrieron que plantas transgénicas de canola que portan genes para resistencia a herbicidas se diseminaron en Dakota del Norte, donde se cultiva más de 90% de la canola en Estados Unidos.

¿Esto tiene importancia? Muchos cultivos, incluidos maíz, canola y girasoles en Estados Unidos, y trigo, cebada y avena en Europa del este y el Medio Oriente, tienen parientes silvestres reproduciéndose en las cercanías. Supón que estos parientes se cruzan con cultivos transgénicos y se vuelven resistentes a herbicidas o plagas. ¿Las plantas silvestres accidentalmente transgénicas se convertirían en significativos problemas de hierba? ¿Desplazarían a otras plantas en la vida silvestre porque tendrían menos probabilidad de ser comidas por insectos? Incluso si los cultivos transgénicos no tuvieran parientes cercanos en lo silvestre, bacterias y virus en ocasiones transfieren genes entre especies de plantas no relacionadas. ¿Los virus podrían diseminar genes indeseados en poblaciones de plantas silvestres? Nadie conoce las respuestas a estas preguntas.

¿Y qué hay de los animales transgénicos? La mayoría de los animales domesticados, como el ganado vacuno o las ovejas, son relativamente inmóviles. Más aún: la mayoría tiene pocos parientes silvestres con los cuales pueda intercambiar genes, de modo que los peligros para los ecosistemas naturales parecen mínimos. Sin embargo, algunos animales transgénicos, en especial peces, tienen el potencial de plantear amenazas más significativas porque pueden dispersarse con rapidez y son casi imposibles de recapturar. Si un pez transgénico fuese más agresivo, creciera más rápido o madurara más rápido que un pez silvestre, podría sustituir poblaciones nativas. Una posible forma de salir de estos dilemas, sugerida por AquaBounty, es vender a los criadores sólo peces transgénicos estériles, de modo que cualquier fugitivo moriría sin reproducirse y por ende tendría mínimo impacto en los ecosistemas naturales. AquaBounty dice que su procedimiento de esterilización es 99.8% efectivo. Algunos argumentan que nada por abajo de 100% de esterilidad es suficientemente bueno para garantizar que no habrá daños a los ecosistemas acuáticos.

¿Debería cambiarse el genoma de los seres humanos mediante biotecnología?

Muchas de las implicaciones éticas de las aplicaciones humanas de la biotecnología son fundamentalmente las mismas que

las relacionadas con otros procedimientos médicos. Por ejemplo, durante más o menos los últimos 40 años, la trisomía 21 (síndrome de Down) podía diagnosticarse en embriones al contar los cromosomas en las células tomadas del fluido amniótico (véase el “¿Cómo sabes eso? Tamizado genético prenatal” de la página 252); a veces se usa esta información como la base para un aborto. Sin embargo, otras preocupaciones éticas han surgido como resultado de los avances en la biotecnología. Por ejemplo: ¿se debería permitir a las personas elegir, o incluso cambiar, los genomas de sus descendientes?

Seleccionar los genomas de los descendientes puede ser una parte relativamente directa de la fertilización *in vitro* (FIV). Poco después de que un óvulo se fecunda *in vitro*, y antes de que se implante en el útero, se divide algunas veces y forma un embrión. Es posible remover una célula del embrión temprano, por lo general sin daño. Entonces puede realizarse un cariotipo o incluso una secuenciación genómica, e implantarse en la madre sólo los embriones que tengan los fenotipos deseados. Por lo general, los médicos tamizan sólo por trastornos genéticos, pero en principio podrían usarse los mismos procedimientos para seleccionar rasgos físicos como sexo o color de ojos. La mayoría de los países regulan el diagnóstico genético preimplantación y permiten la selección de embriones con base exclusivamente en la ausencia o presencia de trastornos hereditarios serios.

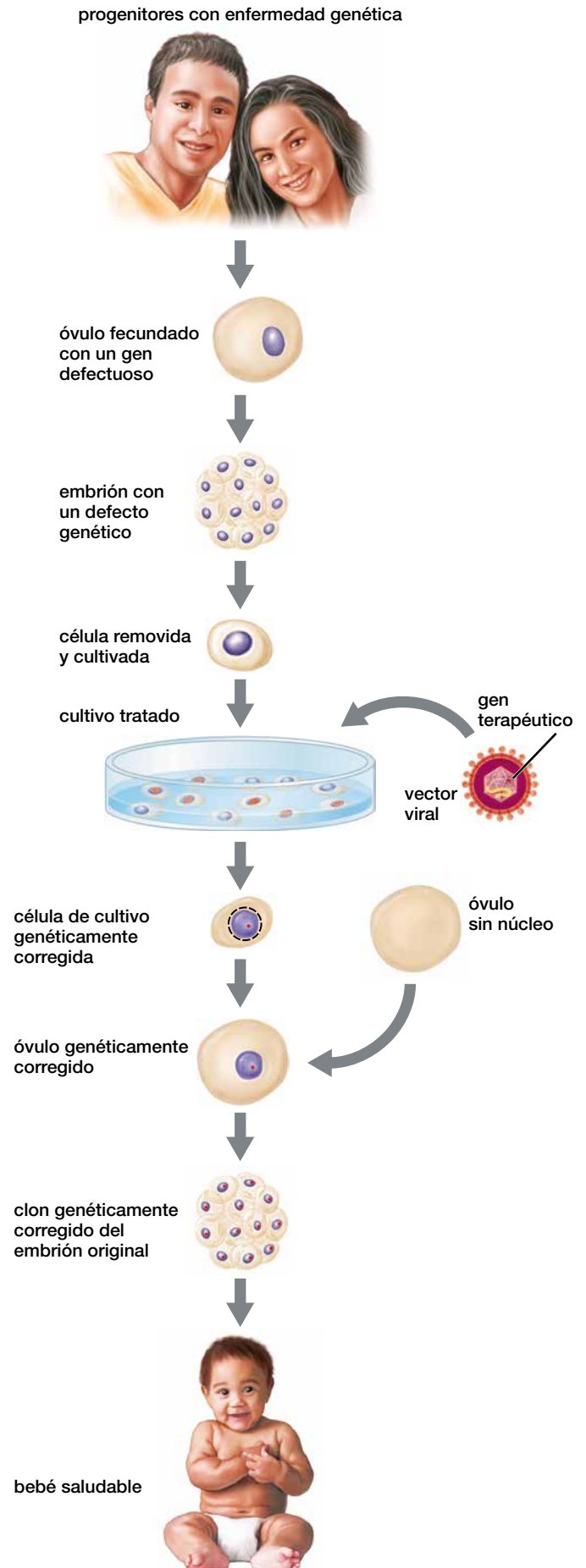
Las mismas tecnologías utilizadas para los genes de insectos en las células madre para curar SCID podrían usarse para insertar o cambiar los genes de óvulos fecundados (FIG. 14-16). Supón que fuera posible insertar alelos *CFTR* funcionales en óvulos humanos, lo que en consecuencia evitaría la fibrosis quística. ¿Éste sería un cambio ético para el genoma humano? ¿Y qué hay de aumentar la inteligencia o reducir la probabilidad de obesidad? ¿O fabricar jugadores de fútbol más grandes y supermodelos más hermosas? Cuando la tecnología se desarrolle para curar enfermedades genéticas, será difícil evitar que se use para propósitos no médicos. ¿Quién determinará cuáles usos son apropiados y cuáles son vanidad trivial?

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar por qué las personas pueden oponerse al uso de organismos modificados genéticamente en agricultura?
- imaginar circunstancias en las cuales sería ético modificar el genoma de un óvulo humano fecundado?

► **FIGURA 14-16** **Uso de biotecnología para corregir defectos genéticos en embriones humanos** En este ejemplo hipotético, una pareja que porta los alelos para un serio trastorno genético quiere tener un hijo. Los óvulos de la mujer se fecundan *in vitro* con los espermatozoides de su pareja. Cuando un embrión que contenga un gen defectuoso crezca en un pequeño cúmulo de células, se remueve una sola célula del embrión, y el alelo defectuoso en la célula se sustituye usando un vector adecuado, por lo general un virus deshabilitado. El núcleo de otro óvulo (tomado de la misma madre) se remueve. La célula genéticamente reparada se inyecta entonces en el óvulo cuyo núcleo se removió. Al ahora óvulo reparado se le permite dividirse algunas veces, y el embrión resultante se implanta en el útero de la mujer para desarrollo fetal.



ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

¿Culpable o inocente?



▲ **FIGURA 14-17** Mary Jane Burton

Mark Warner, ex gobernador de Virginia, acredita la masiva revisión de antiguos casos en su estado sobre todo a una mujer: la técnica de laboratorio Mary Jane Burton (**FIG. 14-17**). Durante su época en el laboratorio forense estatal, la práctica estándar era regresar la evidencia a las autoridades locales. Debido a restricciones de espacio en los juzgados y los departamentos de policía a lo largo del estado, la evidencia antigua por lo general solían destruirla pocos años después de que

un caso era cerrado. Pero Burton conservó pedacitos de evidencia pegados con celofán en sus archiveros; en realidad nadie está seguro por qué. Los esfuerzos de Burton dieron nueva vida, no sólo a Thomas Haynesworth, sino también a Marvin Anderson, Julius Ruffin, Arthur Whitfield, Philip Thurman, Victor Burnette y Willie Davidson. Burton, quien murió en 1999, no vivió para ver su legado, pero estos hombres nunca la olvidarán.

La evidencia de ADN no siempre puede exonerar a quien sentenciaron de manera equivocada: ya no hay evidencia biológica en dos de las violaciones por las cuales fue acusado Thomas Haynesworth. La abogada de Mid-Atlantic Innocence Project, Shawn Armbrust, y el ex abogado general de Virginia, Ken Cuccinelli, apuraron el paso y persuadieron a los juzgados de emitir una “orden de inocencia real” a Haynesworth, lo que

lo exoneró de todos los crímenes de manera oficial. Cuccinelli también contrató a Haynesworth para trabajar en la oficina de correspondencia del abogado general, donde ahora es el supervisor. Haynesworth, un hombre en verdad notable, también es voluntario en el Innocence Project, para ayudar a otras personas que pudieran ser acusadas y sentenciadas por crímenes que no cometieron.

CONSIDERA ESTO ¿Quiénes son los héroes en estas historias? Desde luego, están los obvios: Mary Jane Burton; los abogados del Innocence Project que han ayudado a liberar a más de 300 personas sentenciadas por crímenes que no cometieron, y desde luego, los hombres inocentes quienes, como Thomas Haynesworth, se han vuelto atentos miembros productivos de la sociedad. Pero, ¿qué hay de la bióloga molecular Kary Mullis, quien descubrió la PCR? ¿O Thomas Brock, cuyo descubrimiento de *Thermus aquaticus* en los manantiales termales de Yellowstone proporcionó la fuente de ADN polimerasa estable al calor que es tan esencial para la PCR? (véase la Fig. 14-4). ¿O los cientos de biólogos, químicos y matemáticos quienes desarrollaron procedimientos para electroforesis en gel, marcaje de ADN y análisis estadístico de coincidencia de muestras?

Los científicos dicen con frecuencia que la ciencia vale la pena por sí misma, y que es difícil predecir cuáles descubrimientos conducirán a los mayores beneficios para la humanidad. Los no científicos, cuando se les pide pagar los costos de los proyectos científicos, en ocasiones son escépticos de tales afirmaciones. ¿Cómo crees que debería asignarse el apoyo público a la ciencia? Hace 50 años, ¿habrías votado por dar a Thomas Brock fondos públicos para ver qué tipos de organismos vivían en los manantiales termales?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

14.1 ¿Qué es biotecnología?

La biotecnología es el uso, y en especial la alteración, de organismos, células o moléculas biológicas para producir alimentos, biocombustibles, medicamentos u otros bienes. La biotecnología moderna usa ingeniería genética, que con frecuencia combina ADN de diferentes organismos, incluso de distintas especies. Cuando el ADN se transfiere de un organismo a otro, los receptores se llaman organismos transgénicos o genéticamente modificados (OGM). Las aplicaciones de la biotecnología moderna incluyen el aumento de la comprensión de la función de los genes, el tratamiento de enfermedades, el mejoramiento de la agricultura y la resolución de crímenes.

14.2 ¿Cuáles son los procesos naturales que recombinan ADN entre los organismos y entre las especies?

La recombinación de ADN ocurre de manera natural a través de procesos como la reproducción sexual; la transformación bacteriana, en la que la bacteria adquiere ADN de plásmidos u otras bacterias, y la infección viral, en la cual virus incorporan fragmentos de ADN provenientes de sus huéspedes y transfieren los fragmentos a miembros de la misma o de otras especies.

14.3 ¿Cómo se usa la biotecnología en la ciencia forense?

Regiones específicas de cantidades muy pequeñas de ADN pueden amplificarse mediante la reacción en cadena de polimerasa (PCR). Las regiones más comunes usadas en ciencias forenses son las repeticiones cortas en tándem (STR o microsatélites). El patrón de STR, llamado perfil de ADN, puede usarse para buscar coincidencias, con

precisión muy elevada, entre el ADN encontrado en una escena criminal y el ADN de sospechosos. La fenotipificación del ADN posibilita derivar una descripción física general de una persona a partir de muestras de ADN.

14.4 ¿Cómo se usa la biotecnología para elaborar organismos modificados genéticamente?

Existen tres pasos para elaborar un organismo modificado genéticamente. Primero: el gen deseado se obtiene de otro organismo o, con menos frecuencia, se sintetiza. Segundo: el gen se clona, a menudo en un plásmido bacteriano, para proporcionar múltiples copias del gen. Tercero: el gen se inserta en un organismo huésped, con frecuencia a través de la acción de bacterias o virus, con biolística ("pistola de genes") o mediante la inyección en células (en especial óvulos fecundados).

14.5 ¿Cómo se usan los organismos transgénicos?

Muchos cultivos se han modificado al agregarles genes que promueven la resistencia a herbicidas o a insectos. Las plantas también pueden modificarse para producir proteínas humanas, vacunas o anticuerpos. Pueden producirse animales transgénicos, con propiedades como crecimiento más rápido, aumento en la producción de productos valiosos como la leche, o la capacidad para producir proteínas humanas, vacunas o anticuerpos. Los organismos transgénicos pueden ser útiles para remediar áreas contaminadas o reducir la población de vectores patógenos.

14.6 ¿Cómo se usa la biotecnología para aprender acerca de los genomas de seres humanos y otros organismos?

Técnicas de biotecnología se usaron para descubrir la secuencia completa de nucleótidos del genoma humano. Este conocimiento se usa para descubrir genes con importancia médica y para entender mejor las relaciones evolutivas entre seres humanos y otros organismos.

14.7 ¿Cómo se usa la biotecnología para diagnóstico y tratamiento médicos?

Las enfermedades hereditarias son causadas por alelos defectuosos de genes cruciales. La biotecnología, incluida la PCR, la electroforesis en gel y los biochips, pueden usarse para diagnosticar trastornos genéticos como la anemia falciforme y la fibrosis quística. La ingeniería genética puede usarse para insertar alelos funcionales en células normales, células madre o incluso en óvulos para corregir trastornos genéticos. La biotecnología puede usarse para identificar microbios que causan enfermedades infecciosas; también se usa ampliamente para producir medicinas y vacunas.

14.8 ¿Cuáles son los principales problemas éticos de la biotecnología moderna?

El uso en la agricultura de organismos modificados genéticamente es controvertido por dos razones principales: seguridad de los alimentos y posibles efectos dañinos sobre el ambiente. En general, los OGM contienen proteínas que son inofensivas para los mamíferos, se digieren con facilidad o ya se encuentran en alimentos similares. Los efectos ambientales de los OGM son más difíciles de predecir. Es posible que genes extraños, como los de resistencia a plagas o a herbicidas, pueden transferirse a plantas silvestres, con daño resultante para la agricultura y/o la perturbación de ecosistemas. Si escapan, los animales transgénicos muy móviles pueden desplazar a sus parientes silvestres.

Seleccionar o modificar genéticamente embriones humanos es muy controvertido. Conforme las tecnologías mejoran, la sociedad se

enfrentará con decisiones acerca de la medida en la cual deberá permitirse a los progenitores corregir o mejorar los genomas de sus hijos.

Términos clave

ADN recombinante	237	perfil de ADN	242
amniocentesis	252	plásmido	237
biotecnología	237	reacción en cadena de polimerasa (PCR)	239
clonación de ADN	245	repeticiones cortas en tándem (STR; microsatélites)	240
electroforesis en gel	241	sonda de ADN	242
enzima de restricción	245	terapia génica	251
ingeniería genética	237	transfección	246
muestreo de vello coriónico (MVC)	252	transformación	237
organismo genéticamente modificado (OGM)	237	transgénico	237

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- ¿Cuál de las siguientes afirmaciones de un polimorfismo de un solo nucleótido *no* es verdadera?
 - Por lo general es causado por una mutación por traslocación.
 - Por lo general es causado por una mutación por sustitución de nucleótido.
 - Puede cambiar el fenotipo de un organismo.
 - Se hereda del progenitor a la descendencia.
- Imagina que buscas un perfil de ADN que muestre un patrón STR del ADN de una madre y el ADN de su hijo. ¿Todas las bandas del ADN del hijo coinciden con las de la madre?
 - Sí, porque el ADN de la madre y el ADN de su hijo son idénticos.
 - Sí, porque el hijo se desarrolló a partir del óvulo de su madre.
 - No, porque la mitad del ADN del hijo se heredó de su padre.
 - No, porque el ADN del hijo es un muestreo aleatorio del de su madre.
- ¿Cuál de los siguientes *no* es un método usado comúnmente para modificar el ADN de un organismo?
 - Cruza de dos plantas de la misma especie
 - Cruza de dos plantas de diferentes especies
 - La reacción en cadena de polimerasa
 - Ingeniería genética
- Una enzima de restricción
 - corta el ADN en una secuencia de nucleótidos específica.
 - corta el ADN en una secuencia de nucleótidos aleatoria.
 - empalma fragmentos de ADN en una secuencia de nucleótidos específica.
 - empalma fragmentos de ADN juntos sin considerar la secuencia de nucleótidos.
- La clonación de ADN es
 - elaborar múltiples células genéticamente idénticas.
 - elaborar múltiples copias de un fragmento de ADN.
 - insertar ADN en una célula.
 - cambiar la secuencia de nucleótidos de una cadena de ADN.

Llena los espacios

1. _____ son organismos que contienen ADN modificado (por lo general mediante el uso de tecnología de ADN recombinante) o derivado de otras especies.
2. _____ es el proceso mediante el cual la bacteria recoge ADN de su ambiente. Este ADN puede ser parte de un cromosoma o pueden ser pequeños círculos de ADN llamados _____.
3. _____ es una técnica para multiplicar ADN en el laboratorio.
4. Para coincidir muestras de ADN en las ciencias forenses se usa un conjunto específico de pequeños “genes” llamados _____. Los alelos de estos genes en diferentes personas varían en _____ del alelo. El patrón de estos alelos que posee una persona dada se llama su _____.
5. Fragmentos de ADN pueden separarse de acuerdo con el tamaño mediante un proceso conocido como _____. La identidad de una muestra específica de ADN por lo general se determina mediante el enlazamiento de un fragmento sintético de ADN llamado _____, que se enlaza a la muestra de ADN mediante _____.

Preguntas de repaso

1. Describe tres formas naturales de recombinación genética y discute las semejanzas y diferencias entre la tecnología del ADN recombinante y estas formas naturales de recombinación genética.
2. ¿Qué es un plásmido? ¿Cómo se involucran los plásmidos en la transformación bacteriana?

3. ¿Qué es una enzima de restricción? ¿Cómo pueden usarse las enzimas de restricción para empalmar un fragmento de ADN humano en un plásmido?
4. Describe la reacción en cadena de polimerasa.
5. ¿Qué es una repetición corta en tándem? ¿Cómo se usan en ciencias forenses las repeticiones cortas en tándem?
6. ¿Cómo la electroforesis en gel separa fragmentos de ADN?
7. ¿Cómo se usan las sondas de ADN para identificar secuencias de nucleótidos de ADN específicas? ¿Cómo se usan en el diagnóstico de trastornos genéticos?
8. Describe varios usos de la ingeniería genética en agricultura.
9. Describe varios usos de la ingeniería genética en medicina humana.
10. Describe la amniocentesis y el muestreo de vello coriónico, incluyendo las ventajas y desventajas de cada uno. ¿Cuáles son sus usos médicos?

Aplicación de conceptos

1. Tal vez sepas que muchos insectos evolucionaron resistencia a los pesticidas comunes. ¿Crees que los insectos puedan evolucionar resistencia a los cultivos *Bt*? Si éste es un riesgo, ¿crees que los cultivos *Bt* deberían plantarse de cualquier forma? ¿Por qué sí o por qué no?
2. Todos los niños nacidos con SCID ligada a X son varones. ¿Puedes explicar por qué?



UNIDAD 3

Evolución y diversidad de la vida

Todas las especies de la Tierra, incluido este asombroso camaleón colorido, están ligadas por descendencia a partir de un ancestro común.

"...a partir de un comienzo tan simple, incontables formas, más hermosas y más maravillosas, han evolucionado, y siguen evolucionando". — CHARLES DARWIN, en *El origen de las especies*

15

PRINCIPIOS DE EVOLUCIÓN

ESTUDIO DE CASO

¿Qué tan buenas son las muelas del juicio y las alas de los avestruces?

¿A TI YA TE QUITARON LAS MUELAS DEL JUICIO? Si aún no, tal vez sólo es cuestión de tiempo. Casi todas las personas visitarán un dentista para que les extraiga las muelas del juicio. No hay suficiente espacio en la mandíbula para alojar estos molares posteriores, y removerlos es la mejor forma de evitar el dolor, las infecciones y las enfermedades en las encías que pueden acompañar el desarrollo de las muelas del juicio. Su remoción es inofensiva, porque en realidad son innecesarias.

Si tú ya pasaste por la extracción de estas muelas, tal vez te preguntes por qué los seres humanos todavía tienen estos molares adicionales. Los biólogos hipotetizan que se les tiene porque los ancestros primates los tenían y los seres humanos los heredaron, aun cuando no los necesiten. Otras especies vivientes, como los simios, también tienen estos dientes, pero con su función ancestral conservada. Aun cuando en las personas estos molares posteriores hayan perdido su función original, el hecho de que también estén presentes en los simios revela que los seres humanos comparten un ancestro con los simios.

Las aves que no vuelan también ilustran la conexión entre ascendencia evolutiva y estructuras que no realizan su función original.



Este gran avestruz confinado a la tierra, tiene alas, un legado de su herencia evolutiva.

Considera al avestruz, un ave que puede medir casi 2.5 metros y pesar 140 kilogramos (véase la foto superior). Estas criaturas masivas no pueden volar. No obstante, tienen alas, al igual que los gorriones y los patos. ¿Por qué los avestruces tienen alas? Porque el ancestro de todas las aves vivientes tuvo alas, y por tanto todos sus descendientes, incluso aquellos que no pueden volar. Muchos otros organismos tienen, como los avestruces y las personas, características heredadas “de segunda mano” que ya no cumplen sus funciones originales. ¿Qué dice esta observación acerca de la evolución? ¿Qué otra evidencia muestra que la evolución ha ocurrido y revela los mecanismos que la provocan?

DE UN VISTAZO

15.1 ¿Cómo se desarrolló el pensamiento evolutivo?

15.2 ¿Cómo opera la selección natural?

15.3 ¿Cómo sabes que la evolución ha ocurrido?

15.4 ¿Cuál es la evidencia de que las poblaciones evolucionaron mediante selección natural?

15.1 ¿CÓMO SE DESARROLLÓ EL PENSAMIENTO EVOLUTIVO?

Cuando comenzaste a estudiar biología tal vez no veías una conexión entre tus muelas del juicio y las alas de un avestruz. Pero la conexión está ahí, proporcionada por el concepto que une a toda la biología: **evolución**, o cambio en las características de una población a través del tiempo. (Una **población** consta de todos los individuos de una especie en un área particular.)

La biología moderna se basa en la comprensión de que la vida evolucionó, pero los primeros científicos no reconocieron este principio fundamental. Las principales ideas de la biología evolutiva se aceptaron con amplitud sólo después de la publicación de la obra de Charles Darwin en el siglo XIX. No obstante, el cimiento intelectual sobre el cual se apoyan estas ideas se desarrolló de manera gradual durante los siglos previos a la época de Darwin.

El pensamiento biológico temprano no incluyó el concepto de evolución

La ciencia predarwiniana, en gran medida influenciada por la teología, sostenía que todos los organismos fueron creados de manera simultánea por un dios y que cada distinta forma de vida permanecía fija e invariable desde el momento de su creación. Esta explicación de cómo surgió la diversidad de la vida la expresaron de manera elegante los antiguos filósofos griegos, en especial Platón y Aristóteles. Platón (427-347 a.n.e.) propuso que cada objeto sobre la Tierra es sólo un reflejo temporal de su “forma ideal” de inspiración divina. El estudiante de Platón, Aristóteles (384-322 a.n.e.) categorizó todos los organismos en una jerarquía lineal a la cual llamó la “Escalera de la naturaleza” (**FIG. 15-1**).

Estas ideas formaron la base de la visión de que la forma de cada tipo de organismo está permanentemente fija. Esta visión reinó sin cuestionarse durante más de 2000 años. Sin embargo, hacia el siglo XVIII, varias líneas de evidencia recién emergida comenzaron a minar esta visión estática de la creación.

La exploración de nuevos territorios reveló una sorprendente diversidad de vida

Los europeos que exploraron y colonizaron África, Asia y América con frecuencia iban acompañados por naturalistas que observaban y recolectaban las plantas y animales de estas tierras antes desconocidas (para los europeos). Hacia el siglo XVIII, las observaciones acumuladas y colecciones de los naturalistas comenzaron a revelar el verdadero ámbito de la variedad de la vida. El número de especies, o diferentes tipos de organismos, era mucho mayor que lo que cualquiera hubiera sospechado.

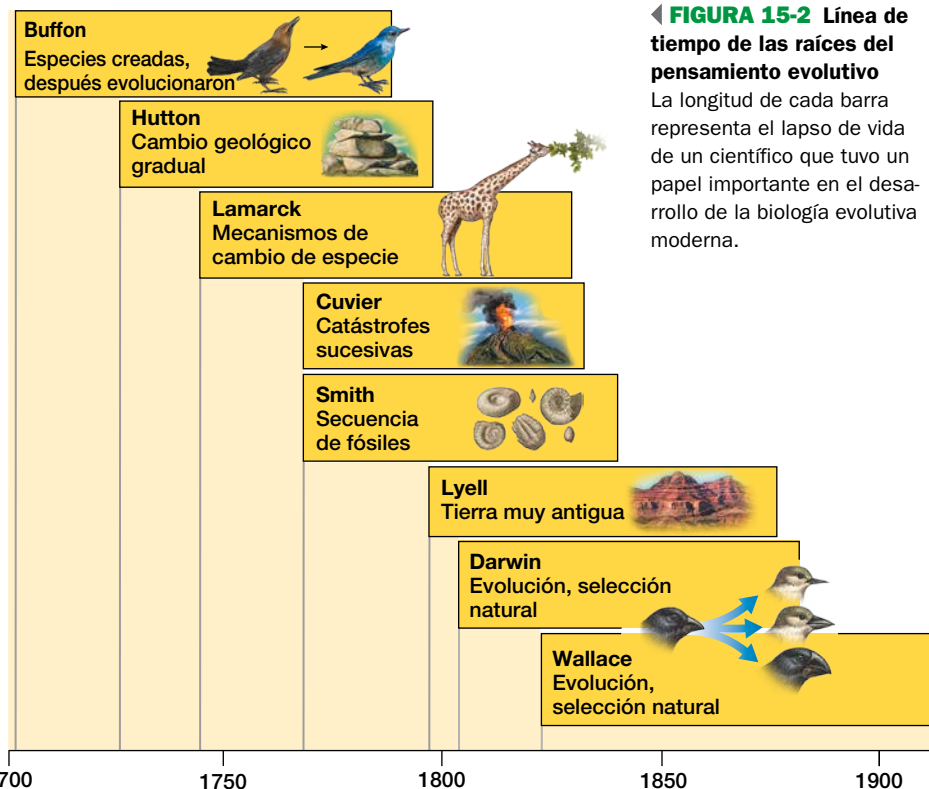


▲ **FIGURA 15-1** “Escalera de la naturaleza” de Aristóteles En la visión de Aristóteles, especies fijas e invariables pueden jerarquizarse en orden de cercanía creciente a la perfección.

Estimulados por la nueva evidencia de la increíble diversidad de la vida, algunos naturalistas del siglo XVIII comenzaron a tomar nota de patrones fascinantes. Ellos observaron, por ejemplo, que cada área geográfica tenía su propio conjunto distintivo de especies. Además, vieron que algunas de las especies en una ubicación dada se parecían mucho entre ellas, aunque diferían en algunas características. Para algunos científicos de la época, las diferencias entre las especies de distintas áreas geográficas y la existencia de cúmulos de especies similares dentro de las áreas parecía inconsistente con la idea de que las especies eran fijas e invariables. (Acaso quieras consultar la línea de tiempo en la **FIGURA 15-2** mientras lees la siguiente explicación.)

Algunos científicos especularon que la vida había evolucionado

Algunos científicos del siglo XVIII fueron tan lejos como para especular que las especies, de hecho, habían cambiado con el tiempo. Por ejemplo, el naturalista francés Georges Louis Leclerc (1707-1788), conocido por el título de conde de Buffon, sugirió que la creación original proporcionó un número relativamente pequeño de especies fundadoras, después de lo cual algunas pudieron haber “mejorado” o “degenerado”, tal vez después de moverse hacia nuevas áreas geográficas. Esto es: Buffon sugirió que las especies habían cambiado con el tiempo a través de procesos naturales.



◀ **FIGURA 15-2** Línea de tiempo de las raíces del pensamiento evolutivo

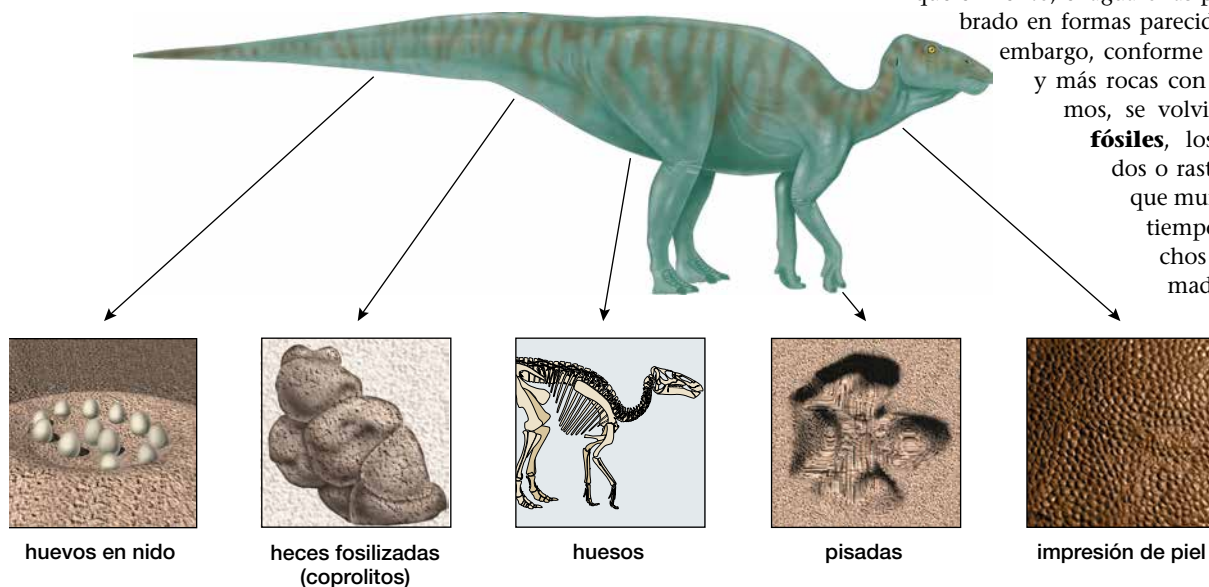
La longitud de cada barra representa el lapso de vida de un científico que tuvo un papel importante en el desarrollo de la biología evolutiva moderna.

Los descubrimientos fósiles mostraron que la vida ha cambiado a lo largo del tiempo

Conforme Buffon y sus contemporáneos ponderaban las implicaciones de los nuevos descubrimientos biológicos, los desarrollos en la geología plantearon dudas acerca de la idea de las especies permanentemente fijas. De especial importancia fue el descubrimiento, durante excavaciones de caminos, minas y canales, de fragmentos de roca que parecían partes de organismos vivientes. Las personas sabían de tales objetos desde el siglo XV,

pero la mayoría pensaba que eran rocas ordinarias que el viento, el agua o las personas habían labrado en formas parecidas a vivientes. Sin embargo, conforme se descubrían más y más rocas con forma de organismos, se volvió obvio que eran

fósiles, los restos conservados o rastros de organismos que murieron hace mucho tiempo (**FIG. 15-3**). Muchos fósiles son huesos, madera, conchas o sus



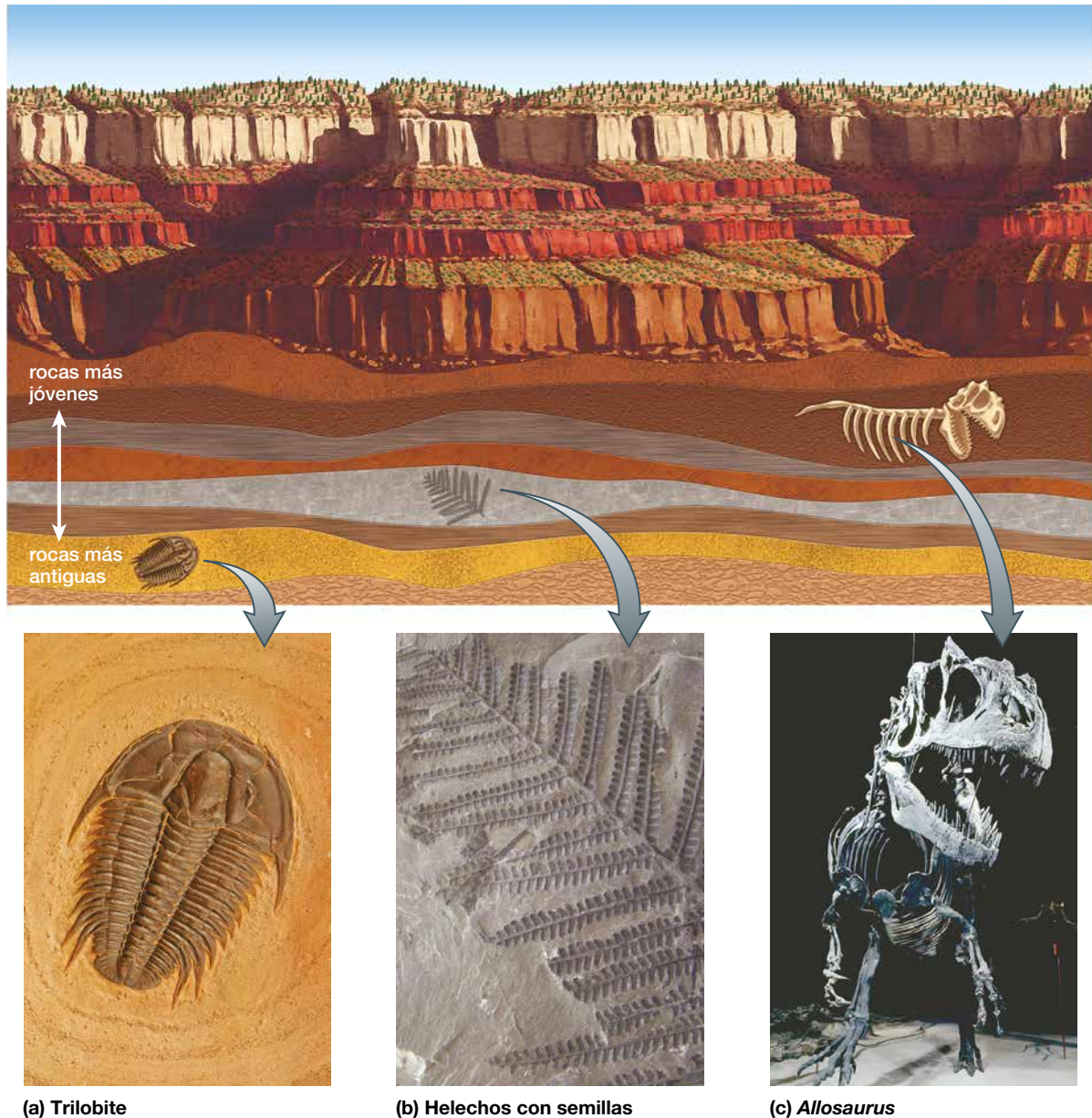
▲ **FIGURA 15-3** Tipos de fósiles Cualquier parte o rastro conservado de un organismo es un fósil.

impresiones que se petrificaron en el fango, o se convirtieron en piedra. Los fósiles también incluyen otros tipos de rastros preservados, como huellas, madrigueras, granos de polen, huevos y heces.

Hacia comienzos del siglo XIX, algunos investigadores pioneros se dieron cuenta de que la distribución de los fósiles en las rocas también era significativa. Muchas rocas están en capas, y las capas más recientes se ubican sobre las más viejas. El topógrafo británico William Smith (1769-1839), quien estudió capas de roca y los fósiles incrustados en ellas, reconoció que ciertos fósiles siempre se encuentran en las mismas capas de roca. Más aún, la organización de los fósiles y las capas de roca eran

consistentes a través de diferentes áreas: el fósil tipo A podía encontrarse siempre en una capa de roca que descansaba bajo una capa más joven que contenía al fósil tipo B, que a su vez descansaba bajo una capa todavía más joven que contenía el fósil tipo C, y así por el estilo.

Los científicos del periodo también descubrieron que los restos fósiles mostraban una notable progresión. La mayoría de los fósiles encontrados en las capas más antiguas eran muy diferentes de los organismos modernos, y el parecido con los organismos modernos aumentaba de manera gradual en rocas progresivamente más jóvenes (**FIG. 15-4**). Muchos de los fósiles eran de especies de plantas o



▲ **FIGURA 15-4** Diferentes fósiles se encuentran en distintas capas de roca Los fósiles proporcionan fuerte apoyo a la idea de que los organismos actuales no fueron creados todos a la vez, sino que surgieron a lo largo del tiempo mediante el proceso de evolución. Si todas las especies hubiesen sido creadas de manera simultánea, no se esperaría (a) que los más primitivos trilobites se encontraran en capas de roca más antiguas que (b) los primeros helechos con semillas, que a su vez no se esperarían en capas más antiguas que (c) los dinosaurios, como el *Allosaurus*. Los trilobites aparecieron primero alrededor de hace 520 millones de años, los helechos con semillas (que en realidad no fueron helechos, sino que tenían follaje parecido a helecho) hace aproximadamente 380 millones de años, y los dinosaurios hace más o menos 230 millones de años.

animales, que se habían *extinto*; esto es: sobre la Tierra ya no había miembros vivos de la especie.

Al juntar todos estos hechos, algunos científicos llegaron a una conclusión inevitable: diferentes tipos de organismos habían vivido en distintos momentos en el pasado.

Algunos científicos desarrollaron explicaciones no evolutivas para los fósiles

A pesar de la creciente evidencia fósil, muchos científicos del período no aceptaron la proposición de que las especies cambiaron y que nuevas surgieron con el tiempo. Para explicar las especies extintas mientras conservaba la noción de una creación única por parte de Dios, Georges Cuvier (1769-1832) aventuró la idea del *catastrofismo*. Cuvier, un anatomista y paleontólogo francés, hipotetizó que al inicio fue creado un gran suministro de especies. Catástrofes sucesivas (como la gran inundación descrita en la Biblia) produjeron capas de roca y destruyeron muchas especies, y algunos de sus restos se fosilizaron durante el proceso. Los organismos del mundo moderno, especuló, son las especies que sobrevivieron a las catástrofes.

La geología proporcionó evidencia de que la Tierra es extraordinariamente vieja

La hipótesis de Cuvier de un mundo conformado mediante catástrofes sucesivas desafiaba la palabra del geólogo Charles Lyell (1797-1875). Lyell, quien construyó sobre el pensamiento temprano de James Hutton (1726-1797), consideró las fuerzas del viento, el agua y los volcanes, y concluyó que no había necesidad de invocar catástrofes para explicar los hallazgos de la geología. ¿Acaso los ríos que se desbordan no tienen capas de sedimento? ¿Acaso los flujos de lava no producen capas de basalto? Entonces, ¿no debería concluirse que las capas de roca son evidencia de procesos naturales ordinarios, que ocurren de manera repetida durante largos periodos? Este concepto, de que el paisaje presente de la Tierra se produjo mediante la acción pasada de los mismos procesos geológicos graduales que se observan en la actualidad, se llama *uniformitarianismo*. La aceptación de este concepto por parte de los científicos de la época tuvo un profundo impacto, porque la idea implica que la Tierra es muy vieja.

Antes de la publicación en 1830 de la evidencia de Lyell para apoyar el uniformitarianismo, pocos científicos sospechaban que la Tierra pudiera tener más de pocos miles de años de antigüedad. Por ejemplo, el conteo de generaciones en el Antiguo Testamento produjo una edad máxima de 4000 a 6000 años. Una Tierra así de joven planteaba problemas para la idea de que la vida había evolucionado. Por ejemplo, escritores antiguos como Aristóteles describieron lobos, ciervos, leones y otros organismos que eran idénticos a los presentes en Europa más de 2000 años después. Si los organismos habían cambiado tan poco durante dicho tiempo, ¿cómo podían surgir nuevas especies si la Tierra se creó sólo un par de miles de años antes de la época de Aristóteles?

Pero si, como sugirió Lyell, las capas de roca con miles de metros de grosor, se producían mediante lentos procesos naturales, entonces la Tierra debía ser vieja y tener muchos millones de años de antigüedad. De hecho, Lyell concluyó que la Tierra era

eterna. Los geólogos modernos estiman que la Tierra tiene unos 4.5 mil millones de años de edad (véase el “¿Cómo sabes eso? Descubrimiento de la edad de un fósil” en el Capítulo 18).

Lyell (y su predecesor intelectual, Hutton) mostró que había suficiente tiempo para que ocurriera la evolución. Pero, ¿cuál fue el mecanismo? ¿Qué proceso podía causar evolución?

Algunos biólogos anteriores a Darwin propusieron mecanismos para la evolución

Uno de los primeros científicos en proponer un mecanismo para la evolución fue el biólogo francés Jean Baptiste Lamarck (1744-1829). Lamarck estaba impresionado por las secuencias de organismos en las capas de roca. Él observó que los fósiles más antiguos tendían a ser menos como los organismos existentes que los fósiles más recientes. En 1809, Lamarck publicó un libro en el cual planteaba la hipótesis de que los organismos evolucionaron a través de la herencia de características adquiridas, un proceso en el que los cuerpos de los organismos vivos se modificaron mediante el uso o falta de uso de partes, y dichas modificaciones las heredan los descendientes. ¿Por qué se modificarían los cuerpos? Lamarck propuso que todos los organismos poseen un impulso innato a la perfección. Por ejemplo, si las jirafas ancestrales intentaron aumentar sus oportunidades de alimentación al estirarse hacia arriba para llegar a las hojas que crecían en lo alto de los árboles, como resultado sus cuellos se volvían un poco más largos. Sus descendientes heredarían estos cuellos más largos y entonces se estirarían incluso más para alcanzar hojas todavía más altas. Con el tiempo, este proceso produciría las jirafas modernas con cuellos muy largos.

En la actualidad se comprende cómo funciona la herencia y puede verse que el proceso evolutivo propuesto por Lamarck puede no funcionar. Las características adquiridas no se heredan. El hecho de que un posible padre levante pesas no significa que su hijo se verá como un campeón de fisicoculturismo. Sin embargo, recuerda que en la época de Lamarck todavía no se descubrían los principios de la herencia. El trabajo pionero de Gregor Mendel que demostraba la herencia en las plantas de guisantes no se reconoció de manera amplia sino hasta 1900 (véase el Capítulo 11). En cualquier caso, la propuesta de Lamarck de que la herencia tiene un papel destacado en la evolución tuvo una importante influencia en los futuros biólogos que descubrieron los mecanismos clave de la evolución.

Darwin y Wallace propusieron un mecanismo de evolución

Hacia mediados del siglo XIX, un creciente número de biólogos había concluido que las especies actuales evolucionaron a partir de especies anteriores. ¿Pero cómo? En 1858, Charles Darwin (1809-1882) y Alfred Russel Wallace (1823-1913), de manera independiente, ofrecieron evidencia convincente de que la evolución era impulsada por un proceso simple, pero poderoso.

Aunque sus antecedentes sociales y educativos eran muy diferentes, Darwin y Wallace eran muy similares en algunos aspectos. Ambos viajaron extensamente en los trópicos y estudiaron las plantas y animales que vivían ahí. Ambos observaron que algunas especies diferían sólo en algunas características (**FIG. 15-5**). Ambos estaban familiarizados con los fósiles que se habían des-



(a) Pinzón terrestre grande: pico adecuado para semillas grandes



(b) Pinzón terrestre pequeño: pico adecuado para semillas pequeñas



(c) Pinzón oliváceo: pico adecuado para insectos



(d) Pinzón vegetariano: pico adecuado para hojas

◀ **FIGURA 15-5 Pinzones de Darwin, residentes de las islas Galápagos** Darwin estudió un grupo de especies muy relacionadas de pinzones en las islas Galápagos. Cada especie se especializa en comer un tipo diferente de alimento y tiene un pico de tamaño y forma característicos porque los individuos anteriores cuyos picos estaban mejor adaptados para explotar cada fuente de alimento local produjeron más descendientes que los individuos con picos menos efectivos.

cubierto, muchos de los cuales mostraban una tendencia a lo largo del tiempo de creciente semejanza con los organismos modernos. Por último, ambos estaban al tanto de los estudios de Hutton y Lyell, quienes propusieron que la Tierra era extremadamente antigua. Estos hechos sugirieron, tanto a Darwin como a Wallace, que las especies cambian con el tiempo. Ambos hombres buscaron un mecanismo que pudiera causar tal cambio evolutivo.

De los dos, Darwin fue el primero en proponer un mecanismo para la evolución, que él bosquejó en 1842 y describió de manera más completa en un ensayo en 1844. Envío el ensayo a algunos colegas, pero no lo envió para su publicación, tal vez porque temía la controversia que provocaría. Algunos historiadores se preguntan si Darwin habría publicado sus ideas alguna vez de no haber recibido, unos 16 años después de su borrador inicial, un escrito de Wallace donde delineaba ideas notablemente parecidas a las de Darwin. Él se dio cuenta de que ya no podía demorarse más.

En escritos separados, pero similares, que se presentaron a la Sociedad Linneana de Londres en 1858, Darwin y Wallace describieron cada uno el mismo mecanismo para la evolución. Al inicio, sus escritos tuvieron poco impacto. De hecho, el secretario de la sociedad escribió en su reporte anual que no había ocurrido nada muy interesante ese año. Por fortuna, al año siguiente, Darwin publicó su monumental libro, *El origen de las especies por medio de selección natural*, que atrajo gran cantidad de atención hacia las nuevas ideas en torno a cómo evolucionan las especies. (Para aprender más acerca de la vida de Darwin,

consulta el “¿Cómo sabes eso? Charles Darwin y los cenizos” en la página 268.)

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- identificar a algunos de los pensadores cuyas ideas montaron el escenario para el desarrollo de la teoría de la evolución?
- describir las ideas clave de dichos pensadores?
- definir *evolución*?

15.2 ¿CÓMO OPERA LA SELECCIÓN NATURAL?

Darwin y Wallace propusieron que la enorme variedad de la vida surgió mediante un proceso de descendencia con modificación, en el cual los individuos de cada generación difieren un poco de los miembros de la generación precedente. Durante largos lapsos, estas pequeñas diferencias se acumulan para producir grandes transformaciones.

La teoría de Darwin y Wallace se apoya en cuatro postulados

La cadena de lógica que condujo a Darwin y Wallace a su propuesta de proceso de evolución resulta ser sorprendentemente

¿CÓMO SABES ESO?

Charles Darwin y los cenzontles



Charles Darwin

¿Cómo los cenzontles ofrecen evidencia clave para la evolución? La historia comienza en 1831, cuando Charles Darwin, de 22 años de edad, aseguró una posición como “caballero acompañante” del capitán Robert Fitzroy, del HMS *Beagle*. El *Beagle* pronto se embarcó en una expedición de cinco años a lo largo de la línea costera de Sudamérica y luego alrededor del mundo.

Además de sus labores como acompañante del capitán, Darwin sirvió como el oficial naturalista de la expedición, cuya labor era observar y recolectar especímenes geológicos y biológicos. El *Beagle* zarpó hacia Sudamérica y se detuvo varias veces a lo largo de su costa. Pero tal vez la parada más significativa del viaje fue el mes que pasaron en las islas Galápagos, alejados de la costa noroeste de Sudamérica. Ahí, junto con muchas otras plantas y animales fascinantes, Darwin descubrió a los cenzontles. Los datos que registró acerca de ellos tuvieron un papel crucial para llevarlo a concluir que las especies podían cambiar con el tiempo.

Cuando el *Beagle* llegó a las Galápagos, la primera isla que Darwin visitó fue la entonces llamada isla Chatham. Él observó que los cenzontles ahí parecían diferentes a los que observó en la tierra continental de Sudamérica. Poco después, Darwin visitó la isla Charles y se sorprendió al ver cenzontles que diferían en muchos aspectos de los que había en la cercana Chatham. Y, al continuar su curso, descubrió cenzontles en la isla James que, a su ojo, eran diferentes de cualquiera de los que había visto en las otras islas.

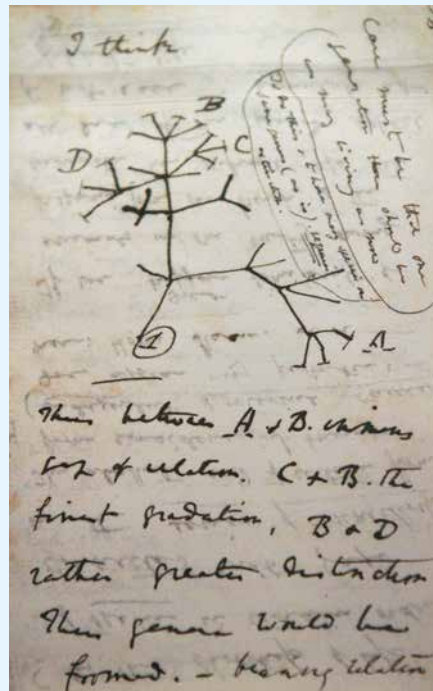
Darwin estaba sorprendido e impresionado por su descubrimiento de que diferentes islas tuvieran distintos cenzontles (FIG. E15-1). E igualmente se sorprendió con los reportes de que las tortugas gigantes del archipiélago también diferían de isla a isla. Darwin comenzó a preguntarse si las diferencias en las tortugas y los cenzontles surgieron después de que se aislaron en islas separadas. Pocas semanas después de dejar las Galápagos, Darwin, al ponderar la variedad y distribución de los animales, escribió que “tales hechos minan la estabilidad de las especies”. Esta entrada en su diario representa la primera indicación tentativa de que Darwin había aceptado la no permanencia de las especies.

Cuando el *Beagle* regresó a Londres en 1836, Darwin pidió a varios expertos examinar los especímenes que había recolectado durante su viaje. El ornitólogo John Gould estudió los especímenes de aves de Darwin y juzgó que el naturalista itinerante de hecho había recolectado tres especies diferentes de cenzontles, cada uno de los cuales habitaba una isla diferente o un pequeño conjunto de islas. Esta conclusión, sólo posible debido a la sistemática recolección y cuidadosa documentación de Darwin, resultó ser una de las piezas decisivas de evidencia en la conversión de Darwin al pensamiento evolutivo. Algunos meses después, Darwin dibujó en su diario un pequeño diagrama de árbol, una representación de su idea emergente de que las especies están vinculadas mediante descendencia a partir de un ancestro común. (FIG. E15-2).

PENSAMIENTO CRÍTICO Un estudio reciente descubrió que los cenzontles de las Galápagos en una isla dada son genéticamente más similares a los cenzontles de las islas cercanas que a los de islas más distantes. A partir de esta información, ¿qué puedes concluir acerca de la historia evolutiva de los cenzontles de las Galápagos?



▲ **FIGURA E15-1** Cenzontles de las Galápagos Cada isla en las Galápagos contiene una especie única de cenzontle. Darwin y su contemporáneo John Gould describieron tres especies, pero los ornitólogos modernos reconocen cuatro. En el sentido del reloj, desde arriba a la izquierda: cenzontles de las Galápagos, Hood, Charles y Chatham.



◀ **FIGURA E15-2** Bosquejo en el diario de Darwin, 1837

simple y directa. Se basa en cuatro postulados acerca de las poblaciones:

Postulado 1: Los miembros individuales de una población difieren unos de otros en muchos aspectos.

Postulado 2: Al menos algunas de las diferencias entre los miembros de una población se deben a características que pueden transmitirse de progenitores a descendientes.

Postulado 3: En cada generación, algunos individuos en una población sobreviven y se reproducen con éxito pero otros no lo consiguen.

Postulado 4: El destino de los individuos no está determinado del todo por la casualidad o la suerte. En vez de ello, la probabilidad de sobrevivencia y reproducción de un individuo dependen de sus características. Los individuos con rasgos ventajosos sobreviven más tiempo y dejan más descendientes, un proceso conocido como **selección natural**.

Darwin y Wallace comprendieron que, si los cuatro postulados eran verdaderos, las poblaciones cambiarían con el tiempo de manera inevitable. Si los miembros de una población tienen diferentes rasgos, y si los individuos que están mejor adaptados a su ambiente dejan más descendientes, y si dichos individuos transmiten sus rasgos favorables a sus descendientes, entonces los rasgos favorables se volverán más comunes en generaciones posteriores. Las características de la población cambiarán un poco con cada generación. Este proceso es evolución por medio de selección natural.

¿Los cuatro postulados son verdaderos? Darwin así lo creyó, y dedicó gran parte de *El origen de las especies* a describir la evidencia de apoyo. Examinemos de manera breve cada postulado, en algunos casos con la ventaja de conocimientos que todavía no salían a la luz durante las vidas de Darwin y de Wallace.

Postulado 1: Los individuos en una población varían

La precisión del primer postulado es evidente para quienquiera que haya mirado en torno a una habitación llena de gente. Las personas difieren en estatura, color de ojos, color de piel y muchas otras características físicas. Variabilidad similar se presenta en poblaciones de otros organismos, aunque puede ser menos obvia para el observador casual (**FIG. 15-6**).

Postulado 2: Rasgos se transmiten de progenitor a descendiente

Cuando Darwin publicó *El origen de las especies*, todavía no se descubrían los principios de la genética. Por tanto, aunque la observación de personas, mascotas y animales de granja parecía demostrar que los descendientes por lo general se parecen a sus progenitores, Darwin y Wallace no tuvieron evidencia científica para apoyar el segundo postulado. Sin embargo, el posterior trabajo de Mendel demostró de manera concluyente qué rasgos particulares pueden transmitirse a los descendientes. Desde la época de Mendel, investigadores en genética han producido una imagen detallada de cómo funciona la herencia.

Postulado 3: Algunos individuos fracasan para sobrevivir y reproducirse

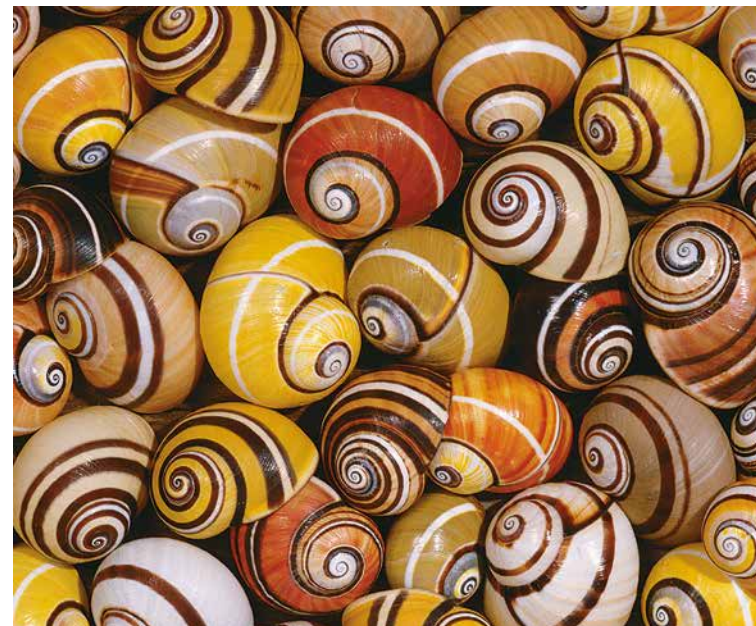
La formulación de Darwin del tercer postulado estuvo muy influida por la obra de Thomas Malthus, *Ensayo acerca del principio de población* (1798), que describió los peligros del crecimiento

no controlado de las poblaciones humanas. Darwin estaba profundamente al tanto de que los organismos pueden producir muchos más descendientes de los que se requieren sólo para reemplazar a los progenitores. Él calculó, por ejemplo, que un solo par de elefantes se multiplicaría hasta una población de 19 millones en 750 años si cada descendiente tuviera seis descendientes que vivieran para reproducirse.

Pero no se presenta un exceso de elefantes. El número de elefantes, como el de individuos en la mayoría de las poblaciones naturales, tiende a permanecer relativamente constante. Por tanto, deben nacer más organismos que sobrevivan lo suficiente como para reproducirse. En cada generación, muchos individuos deben morir jóvenes. Incluso entre los que sobreviven, muchos deben fallar para reproducirse, lo que produce pocos descendientes, o produce descendientes menos vigorosos que, a su vez, fracasan para sobrevivir y reproducirse. Como puedes esperar, siempre que los biólogos han medido la reproducción en una población, han descubierto que algunos individuos tienen más descendientes que otros.

Postulado 4: La sobrevivencia y la reproducción no están determinados por casualidad

Si la reproducción desigual es la norma en las poblaciones, ¿qué determina cuáles individuos dejan más descendientes? Gran cantidad de evidencia científica ha demostrado que el éxito reproductivo depende de las características de un individuo. Por ejemplo, científicos descubrieron que los elefantes marinos machos más grandes en una población de California tienen más descendientes que los machos más pequeños (porque las hembras



▲ **FIGURA 15-6** Variación en una población de caracoles Aunque estas conchas de caracol son todas de miembros de la misma población, no hay dos que sean exactamente iguales.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿La reproducción sexual se requiere para generar la variabilidad en estructuras y comportamientos que son necesarios para la selección natural?

tienen más probabilidad de aparearse con machos grandes). En una población de boca de dragón de Colorado, las plantas con flores blancas tienen más descendientes que las plantas con flores amarillas (porque los polinizadores encuentran más atractivas las flores blancas). Estos resultados, y cientos de otros similares, muestran que, en la competencia por sobrevivir y reproducirse, los ganadores están determinados, en mayor medida, no por la casualidad, sino por los rasgos que poseen.

La selección natural modifica las poblaciones a lo largo del tiempo

La observación y la experimentación sugieren que los cuatro postulados de Darwin y Wallace son robustos. La lógica sugiere que la consecuencia resultante debe ser el cambio en las características de una población a lo largo del tiempo. En *El origen de las especies*, Darwin propuso el siguiente ejemplo: “Tomemos el caso de un lobo, que depreda varios animales, y los asegura [...] con velocidad [...]. Los lobos más rápidos y esbeltos tendrían la mejor posibilidad de sobrevivencia, y por tanto de ser preservados o seleccionados [...]. Ahora, si algún ligero cambio innato de hábito o estructura beneficiara a un lobo individual, tendría la mejor posibilidad de sobrevivir y dejar descendencia. Algunas de sus crías tal vez heredarían los mismos hábitos o estructura, y con la repetición de este proceso, podría formarse una nueva variedad”. La misma lógica se aplica a la presa del lobo: la más rápida o más alerta o mejor camuflada tendría más probabilidad de evitar la depredación y transmitiría dichos rasgos a sus descendientes.

Observa que la selección natural actúa sobre los individuos. Sin embargo, con el tiempo, la influencia de la selección natural sobre los destinos de los individuos tiene consecuencias sobre la población como totalidad. A través de las generaciones, la población cambia conforme aumenta el porcentaje de individuos que heredan rasgos favorables. Un individuo no puede evolucionar, pero una población sí puede hacerlo.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo funciona la selección natural y cómo afecta a las poblaciones?
- describir la lógica, con base en los cuatro postulados, mediante la cual Darwin y Wallace dedujeron que las poblaciones deben evolucionar mediante selección natural?

15.3 ¿CÓMO SABES QUE LA EVOLUCIÓN HA OCURRIDO?

En la actualidad, la evolución es una teoría científica aceptada. (Una teoría científica es una explicación general de importantes fenómenos naturales, desarrollada a través de extensas observaciones reproducibles; véase el Capítulo 1.) Un abrumador cuerpo de evidencia apoya la conclusión de que la evolución ha ocurrido. Las líneas clave de evidencia provienen de fósiles, anatomía comparada (el estudio de cómo las estructuras corporales difieren entre las especies), embriología (el estudio de los organismos en desarrollo en el periodo desde la fecundación hasta el nacimiento o la salida del huevo), bioquímica y genética.

Los fósiles proporcionan evidencia del cambio evolutivo a lo largo del tiempo

Si muchos fósiles son los restos de especies ancestrales de las especies modernas, uno podría esperar encontrar fósiles en una serie progresiva que comience con un organismo antiguo, avance a través de varias etapas intermedias, y culmine en una especie moderna. De hecho, tales series se han encontrado. Por ejemplo, fósiles de los ancestros de las ballenas modernas ilustran las etapas de la evolución de una especie acuática a partir de ancestros terrestres (**FIG. 15-7**). Series de fósiles de jirafas, elefantes, caballos y moluscos también muestran la evolución de estructuras corporales a lo largo del tiempo. Estas series fósiles sugieren que nuevas especies evolucionaron a partir de, y sustituyeron, especies previas.

La anatomía comparada ofrece evidencia de la descendencia con modificación

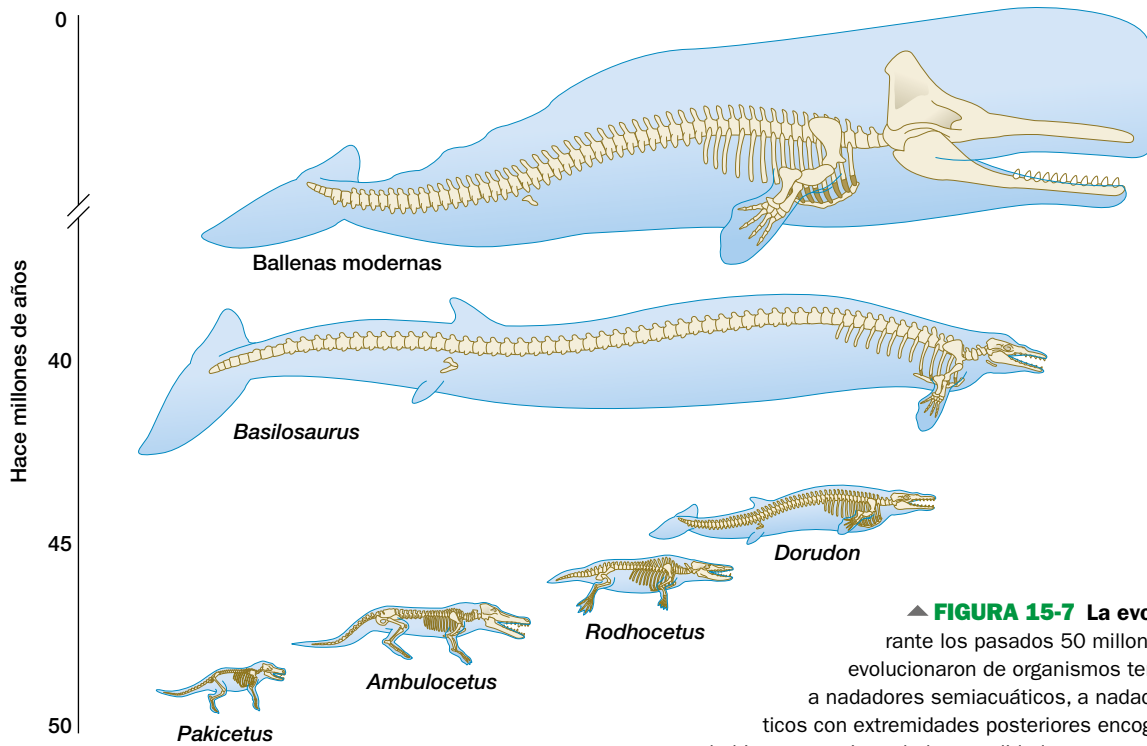
Los fósiles proporcionan “instantáneas” del pasado que permiten a los biólogos rastrear los cambios evolutivos, pero el examen cuidadoso de los organismos actuales también puede descubrir evidencia de la evolución. La comparación de los cuerpos de organismos de diferentes especies puede revelar semejanzas que sólo podrían resultar a partir del cambio evolutivo durante la descendencia a partir de un ancestro común. De esta forma, el estudio de la anatomía comparada suministra fuerte evidencia de que diferentes especies están ligadas mediante una herencia evolutiva común.

Estructuras homólogas ofrecen evidencia de ascendencia común

Una estructura corporal puede modificarse mediante evolución para tener diferentes funciones en distintas especies. Los antebrazos de las aves y los mamíferos, por ejemplo, se usan para volar, nadar, correr y asir objetos. A pesar de esta enorme diversidad de funciones, la anatomía interna de todos los antebrazos de aves y mamíferos es notablemente similar (**FIG. 15-8**). Parece inconcebible que el mismo arreglo de huesos se usara para realizar funciones tan diversas si cada animal se hubiera creado por separado. Sin embargo, tal similitud es la que se esperaría si los antebrazos de aves y mamíferos se derivaran del antebrazo de un ancestro común. Mediante la selección natural, el antebrazo ancestral ha experimentado diferentes modificaciones en distintos tipos de animales. Las estructuras resultantes con similitud interna se llaman **estructuras homólogas**, lo que significa que tienen el mismo origen evolutivo a pesar de cualquier diferencia en la función o la apariencia actual.

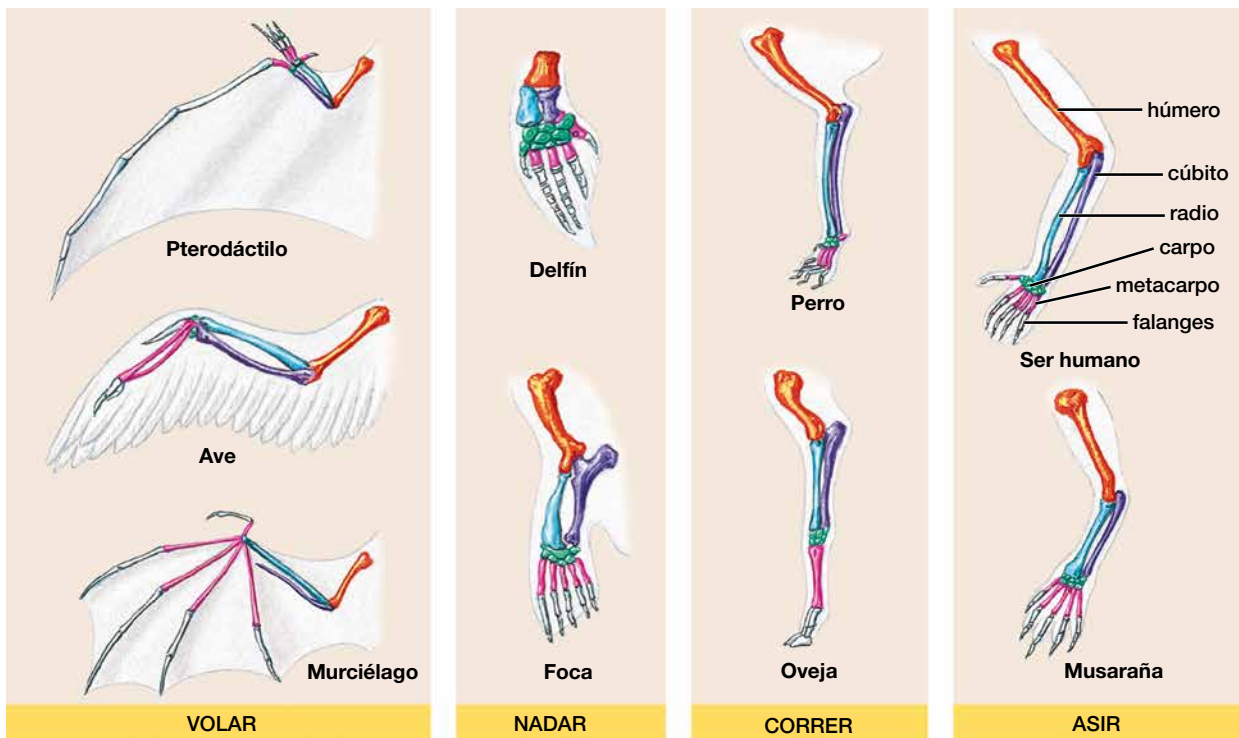
Las estructuras vestigiales se heredan de los ancestros

Una **estructura vestigial** es una estructura reducida o de un desarrollo incompleto que no tiene función alguna o tiene función reducida. Aunque las estructuras vestigiales en ocasiones incorporan usos nuevos, con frecuencia parecen no tener función alguna. Ejemplos de estructuras vestigiales sin función incluyen los molares en los murciélagos vampiro (que viven con una dieta de sangre y, por tanto, no mastican sus alimentos) y los huesos de la



▲ **FIGURA 15-7 La evolución de la ballena** Durante los pasados 50 millones de años, las ballenas evolucionaron de organismos terrestres de cuatro patas a nadadores semiacuáticos, a nadadores por completo acuáticos con extremidades posteriores encogidas, hasta los elegantes habitantes marinos de la actualidad.

PENSAMIENTO CRÍTICO La historia fósil de algunos tipos de organismos modernos, como tiburones y cocodrilos, muestra que sus estructuras y apariencias cambiaron muy poco a lo largo de cientos de millones de años. ¿Esta falta de cambio es evidencia de que dichos organismos no han evolucionado durante dicho tiempo?



▲ **FIGURA 15-8 Estructuras homólogas** A pesar de las grandes diferencias en función, los antebrazos de todos estos animales contienen el mismo conjunto de huesos, heredado de un ancestro común. Los diferentes colores de los huesos destacan las correspondencias entre las diversas especies.

pelvis en las ballenas y ciertas serpientes (**FIG. 15-9**). Ambas estructuras vestigiales son claramente homólogas a estructuras que se encuentran en, y usan, otros vertebrados (animales con columna vertebral). La existencia continua en los organismos de estructuras para las cuales no tienen uso se explica mejor como una especie de “bagaje evolutivo”. Por ejemplo, los mamíferos ancestrales de los cuales evolucionó la ballena tenían cuatro patas y un conjunto bien desarrollado de huesos pélvicos (véase Fig. 15-7). Las ballenas no tienen patas traseras, sin embargo tienen pequeños huesos pélvicos y de patas incrustados en sus lados. Durante la evolución de la ballena, la pérdida de las patas posteriores ofreció una ventaja: mejor aerodinámica del cuerpo para movimiento a través del agua. El resultado es la ballena moderna con pequeños huesos pélvicos inútiles que persisten porque se han reducido al punto de que ya no constituyen una carga que reduzca la supervivencia.

Algunas semejanzas anatómicas resultan de la evolución en ambientes similares

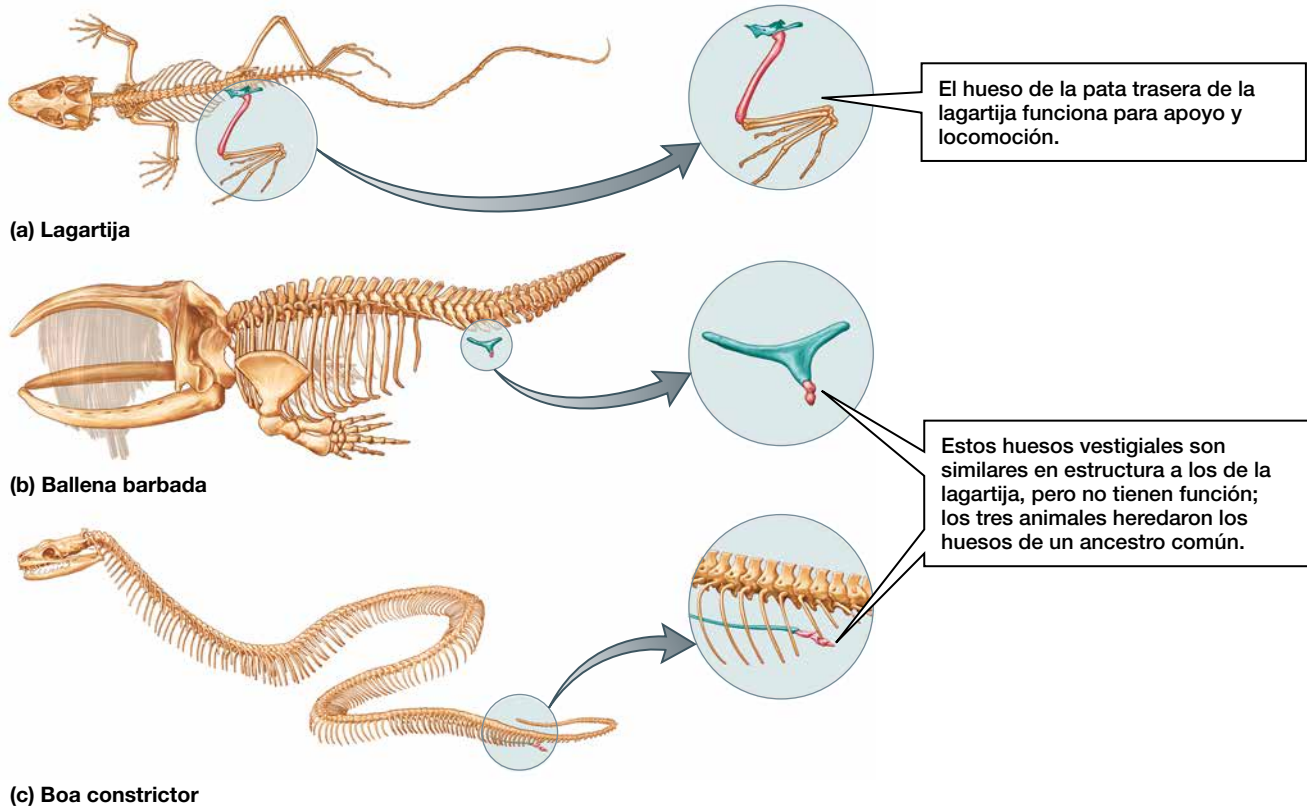
El estudio de la anatomía comparada ha demostrado la ascendencia compartida de la vida al identificar un cúmulo de estructuras homólogas que distintas especies han heredado de ancestros comunes, pero los anatomistas comparativos también han identificado muchas semejanzas anatómicas que no surgen de ascendencia común. En vez de ello, dichas semejanzas surgen a través de **evolución convergente**, en la que la selección natural hace que las estructuras no homólogas que tienen funciones similares se parezcan entre sí. Por ejemplo, tanto aves

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

¿Qué tan buenas son las muelas del juicio y las alas de los avestruces?

Las alas de los avestruces son vestigiales porque son demasiado rudimentarias para realizar la función para la cual evolucionaron en el ancestro volador de la especie. No obstante, el avestruz usa sus alas para otros propósitos. Por ejemplo, un avestruz puede extender sus alas hacia los lados mientras corre, para ayudarse a mantener el equilibrio, y puede extender sus alas como parte de una exhibición de amenaza. Estos usos muestran que la evolución por selección natural a veces puede dar un nuevo propósito a las estructuras vestigiales que perdieron la función para la cual evolucionaron en su origen. Pero si una estructura vestigial permanece inútil o adquiere una nueva función, es homólogo a la versión que conserva su función original en otros organismos y proporciona evidencia de ascendencia común. Pero, ¿todas las semejanzas entre diferentes organismos son resultado de ascendencia compartida?

como insectos tienen alas, pero esta semejanza no surge a partir de modificación evolutiva de una estructura que tanto aves como insectos heredaron de un ancestro común. En su lugar, la semejanza surgió a partir de modificación paralela de dos estructuras diferentes no homólogas. Puesto que la selección natural favoreció el vuelo tanto en aves como en insectos, los dos



▲ **FIGURA 15-9 Estructuras vestigiales** Muchos organismos tienen estructuras vestigiales que al parecer no tienen función. Las (a) lagartijas, (b) ballenas barbadas y (c) boas constrictor heredaron todos huesos de patas traseras de un ancestro común. Estos huesos permanecen funcionales en la lagartija pero son vestigiales en la ballena y la serpiente.



(a) Caballito del diablo



(b) Golondrina

▲ **FIGURA 15-10 Estructuras análogas** La evolución convergente puede producir estructuras al parecer similares que difieren anatómicamente, como las alas de (a) los insectos y (b) las aves.

PENSAMIENTO CRÍTICO Las colas de un pavo real y de un perro, ¿son estructuras homólogas o análogas?

grupos evolucionaron alas de apariencia burdamente similar, pero la semejanza es superficial. Dichas estructuras al parecer semejantes, pero no homólogas, se llaman **estructuras análogas** (FIG. 15-10). Las estructuras análogas en general son muy diferentes en anatomía interna, porque las partes no se derivaron a partir de estructuras ancestrales comunes.

Semejanzas embriológicas sugieren ancestros comunes

La evidencia de ancestros comunes es aparente en las sorprendentes semejanzas de los embriones de diferentes especies (FIG. 15-11). Por ejemplo, en sus primeros estadios embrionarios, peces, tortu-

gas, pollos, ratones y seres humanos desarrollan colas y hendiduras branquiales (también llamadas surcos branquiales).

¿Por qué vertebrados que son tan diferentes como adultos son tan similares en una etapa temprana del desarrollo? La única explicación plausible es que todas estas especies descendieron de un vertebrado ancestral que poseyó genes que dirigieron el desarrollo de branquias y colas. Todos los descendientes todavía tienen dichos genes. En los peces, tales genes están activos a lo largo de todo el desarrollo, lo que resulta en adultos con colas y branquias por completo desarrolladas. En seres humanos y pollos, dichos genes están activos sólo durante etapas tempranas del desarrollo; las estructuras se pierden o se vuelven discretas antes de la adultez.



(a) Lémur



(b) Cerdo



(c) Ser humano

▲ **FIGURA 15-11 Etapas embriológicas revelan relaciones evolutivas** Las primeras etapas embrionarias de (a) lémur, (b) cerdo y (c) ser humano, muestran características anatómicas sorprendentemente semejantes.

¿TE HAS PREGUNTADO...

su vida, y para muchas, la condición es crónica. Este estado de cosas es una desafortunada consecuencia dolorosa del proceso evolutivo. Los seres humanos caminan erguidos en dos patas, pero sus ancestros distantes caminaron en cuatro. Por ende, la selección natural formó la columna vertebral orientada verticalmente al remodelar una cuya orientación normal que era paralela al suelo. La anatomía de la columna vertebral humana evolucionó algunas modificaciones en respuesta a su nueva postura, pero como en general es el caso con la evolución, los cambios involucraron algunas negociaciones. Los arreglos de hueso y músculo que permiten el suave andar bípedo también generan compresión vertical de la columna vertebral, y la presión resultante puede, y con frecuencia lo hace, causar doloroso daño a los tejidos musculares y nerviosos.

Entre 70 y 85% de las personas experimentarán dolor de la espalda baja en algún momento de

por qué los dolores de espalda son tan comunes?

Modernos análisis bioquímicos y genéticos revelan relaciones entre diversos organismos

Durante siglos, los biólogos han estado al tanto de semejanzas anatómicas y embriológicas entre los organismos, pero se requirió el surgimiento de la tecnología moderna para revelar las semejanzas al nivel molecular. Las semejanzas bioquímicas entre los organismos ofrecen tal vez la evidencia más sorprendente de sus relaciones evolutivas. Así como las relaciones se revelaron mediante estructuras anatómicas homólogas, también se revelan mediante moléculas homólogas.

Los científicos contemporáneos tienen acceso a una poderosa herramienta para revelar las homologías moleculares: la secuenciación del ADN. Ahora es posible determinar con rapidez la secuencia de nucleótidos en una molécula de ADN y comparar el ADN de diferentes organismos. Por ejemplo, considera al gen que codifica las proteína citocromo *c* (véanse los Capítulos 12 y 13 para información acerca del ADN y cómo codifica proteínas). El citocromo *c* está presente en todas las plantas y animales (y muchos organismos unicelulares) y realiza la misma función en todos ellos. La secuencia de nucleótidos en el gen para citocromo *c* es similar en estas especies diversas (FIG. 15-12). La extendida presencia de la misma proteína compleja, codificada por el mismo gen y que realiza la misma función, es evidencia de que el ancestro común de plantas y animales tenía citocromo *c* en sus células. Sin embargo, al mismo tiempo, la secuencia del gen citocromo *c* difiere muy poco en diferentes especies, lo que muestra que las variaciones surgieron durante la evolución independiente de multitud de especies de plantas y animales de la Tierra.

Algunas semejanzas bioquímicas son tan fundamentales que se extienden a todas las células vivientes. Por ejemplo:

- Todas las células tienen ADN como el portador de la información genética.
- Todas las células usan ARN, ribosomas y aproximadamente el mismo código genético para traducir dicha información genética en polipéptidos (proteínas).
- Todas las células usan más o menos el mismo conjunto de 20 aminoácidos para construir proteínas.
- Todas las células usan ATP como portador de energía celular.

La explicación más plausible para dicha compartición extensa de rasgos bioquímicos complejos y específicos es que los



FIGURA 15-12 Semejanza molecular muestra relaciones evolutivas Las secuencias de ADN de los genes que codifican citocromo *c* en un ser humano y un ratón. De los 315 nucleótidos en el gen, sólo 30 (sombreado azul) difieren entre las dos especies.

rasgos son homólogos. Esto es: surgieron sólo una vez, en el ancestro común de todas las cosas vivientes, a partir del cual todos los organismos actuales lo heredaron.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir la evidencia de que la evolución ocurrió?
- explicar la diferencia entre semejanza debida a homología y semejanza debida a evolución convergente?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

¿Qué tan buenas son las muelas del juicio y las alas de los avestruces?

Tal como la homología anatómica puede conducir a estructuras vestigiales como las muelas del juicio humanas y las alas de las aves no voladoras, la homología genética puede conducir a secuencias de ADN vestigiales. Por ejemplo, la mayoría de las especies de mamíferos producen una enzima, L-gulonolactona oxidasa, que cataliza el último paso en la producción de vitamina C. Las especies que producen la enzima son capaces de hacerlo porque heredaron de un ancestro común el gen que la codifica. Sin embargo, los seres humanos no producen L-gulonolactona oxidasa, de modo que no pueden producir vitamina C por ellos mismos y deben consumirla en sus dietas. Pero, aun cuando no produzcan la enzima, sus células sí contienen un tramo de ADN con una secuencia muy similar a la del gen productor de la enzima presente en ratas y la mayoría de otros mamíferos. No obstante, la versión humana no codifica la enzima (o alguna proteína). Los seres humanos heredaron este tramo de ADN de un ancestro que comparten con otras especies mamíferas, pero en ellos, la secuencia experimentó un cambio que la volvió disfuncional. (El cambio tal vez no confirió una fuerte desventaja, porque los ancestros humanos obtuvieron suficiente vitamina C en sus dietas.) La secuencia no funcional permanece como rasgo vestigial, evidencia de su ancestro común.

Los rasgos vestigiales son evidencia tanto de ascendencia compartida como de cambio en rasgos con el tiempo. ¿Qué tipos de observaciones y experimentos muestran que la selección natural contribuye al cambio evolutivo?

15.4 ¿CUÁL ES LA EVIDENCIA DE QUE LAS POBLACIONES EVOLUCIONARON MEDIANTE SELECCIÓN NATURAL?

Ya viste que la evidencia de la evolución proviene de muchas fuentes. Pero, ¿cuál es la evidencia de que la evolución ocurre mediante el proceso de selección natural?

El cruzamiento controlado modifica organismos

Una línea de evidencia que apoya la evolución mediante selección natural es la **selección artificial**, la cría de plantas y animales domésticos para producir características deseables específicas. Las diversas razas de perros ofrecen un asombroso ejemplo de selección artificial (**FIG. 15-13**). Los perros descendieron de los lobos, e incluso en la actualidad, los dos se cruzarían con



(a) Lobo gris



(b) Perros diversos

▲ **FIGURA 15-13 La diversidad de perros ilustra la selección artificial** Una comparación de (a) el perro ancestral (el lobo gris, *Canis lupus*) y (b) varias razas de perros. La selección artificial mediante seres humanos causó gran divergencia en el tamaño y la forma de los perros sólo en pocos miles de años.

facilidad. Sin embargo, con pocas excepciones, los perros modernos no se parecen mucho a los lobos. Algunas razas son tan diferentes entre ellas que se considerarían especies separadas si se encontraran en la naturaleza. Los seres humanos produjeron estos perros tan diferentes en pocos miles de años, al no hacer más que seleccionar de manera repetida individuos con rasgos deseables para cruzar. Por tanto, es bastante plausible que la selección natural podría, mediante un proceso comparable que actuara a lo largo de cientos de millones de años, producir el espectro de organismos vivientes. Darwin estuvo tan impresionado por la conexión entre la selección artificial y la selección natural que dedicó al tema un capítulo de *El origen de las especies*.

La evolución por selección natural ocurre en la actualidad

Evidencia adicional de la selección natural proviene de la observación y la experimentación científicas. La lógica de la selección natural no ofrece razón para creer que el cambio evolutivo está limitado al pasado. Después de todo, la variación heredada y la competencia por el acceso a los recursos ciertamente no están limitados al pasado. Si Darwin y Wallace estuvieran en lo correcto

acerca de que dichas condiciones condujeron de manera inevitable a la evolución por selección natural, entonces los investigadores deberían ser capaces de detectar cambio evolutivo mientras ocurre. Y lo hacen. A continuación se considerarán algunos ejemplos que ofrecen un vistazo de la selección natural en funcionamiento.

La selección natural ha silenciado el llamado de los grillos

Entre las especies descubiertas en la isla hawaiana de Kauai está el grillo de campo polinesio (**FIG. 15-14a**). Los investigadores que estudiaron los grillos en Kauai en la década de 1990 descubrieron que los machos producían un sonoro llamado al frotar dos estructuras en sus alas: el raspador (un borde elevado) y la lima (una vena modificada incrustada con pequeños dientes distribuidos de manera uniforme). Los machos llamaban de noche, y las hembras se movían hacia los llamados para encontrar y elegir compañeros. Sin embargo, cada año que los investigadores regresaban a Kauai, escuchaban cada vez menos llamados de grillos. Hacia 2003, el silencio era casi completo; había muy pocos grillos llamando. Pero los grillos no habían desaparecido; una búsqueda nocturna con una potente linterna todavía podía encontrar una multitud de grillos silenciosamente activos. ¿Por qué los machos no hacían llamadas? Dado que las limas en sus alas eran pequeñas y distorsionadas, estos machos de “alas planas” no eran capaces de llamar (**FIG. 15-14b**). ¿Qué había ocurrido?

En algún momento durante la década de 1990, el ambiente de los grillos cambió en forma drástica con la llegada, desde Estados Unidos, de especies de pulgas que antes no estaban presentes en Kauai. La pulga es un parásito mortal, con larvas que crecen en los cuerpos de los grillos y se los comen vivos. ¿Cómo es que las pulgas encuentran un grillo para parasitarlo? Al moverse hacia el sonido de los grillos que llaman. Por ende, después de la llegada de las pulgas, los grillos que llamaban con fuerza tenían menos probabilidad de sobrevivir que los que lo hacían más suavemente o no llamaban en absoluto. La selección natural favoreció a los grillos silenciosos, y en menos de 20 generaciones, los machos silenciosos habían sustituido casi por completo a los llamadores. Como resultado de selección natural, la estructura de las alas de los grillos machos cambió de manera significativa. Debió existir un correspondiente cambio evolutivo en el comportamiento de

apareamiento de las hembras, pues éstas ahora querían aparearse con los machos silenciosos de alas planas.

La selección natural puede conducir a resistencia a herbicidas y pesticidas

La selección natural también es evidente en especies de hierbajos que han evolucionado resistencia a los herbicidas con los cuales se intenta controlarlas. La agricultura exitosa depende de la habilidad de los granjeros para matar los hierbajos que compiten con las plantas de cultivo, pero muchos miembros de especies de hierbajos ya no mueren con las anteriores dosis letales de glifosato, el ingrediente activo del Roundup®, el herbicida de mayor uso en el mundo. ¿Cómo aparecieron estos “superhierbajos” resistentes al glifosato? Surgieron porque el herbicida actuó como un agente de selección natural. Considera, por ejemplo, la artemisa gigante, una de las especies de hierbajos enormemente destructivas que ahora son resistentes al glifosato en algunos lugares. Cuando un campo se rocía con Roundup, casi todas las plantas de artemisa gigante mueren, porque el glifosato desactiva una enzima que es esencial para la supervivencia de la planta. Sin embargo, algunas plantas de artemisa sobreviven. Los investigadores han descubierto que algunos de estos sobrevivientes portan una mutación que les hace producir una tremenda cantidad de la enzima que ataca el glifosato, más enzima de la que puede destruir la dosis usual de glifosato. Ante las repetidas aplicaciones de Roundup, la mutación protectora antes rara se volvió común en muchas poblaciones de artemisa gigante. (Para ejemplos adicionales de cómo los seres humanos influyen sobre la evolución, consulta el “Guardián de la Tierra: Los humanos promueven la evolución a gran velocidad”).

La evolución de superhierbajos resistentes a glifosato fue resultado directo de cambios en las prácticas agrícolas. En la década de 1990, la compañía de biotecnología Monsanto comenzó a vender semillas que se modificaron genéticamente para producir cultivos que no son dañados por glifosato. Estos cultivos “Roundup Ready”, que ahora representan la gran mayoría de plantaciones de soja, maíz y algodón en Estados Unidos y otros países, permite a los granjeros aplicar glifosato a sus campos sin temor de dañar los cultivos. Como resultado, el uso de glifosato se ha disparado en forma estrepitosa. En la actualidad, la agricultura

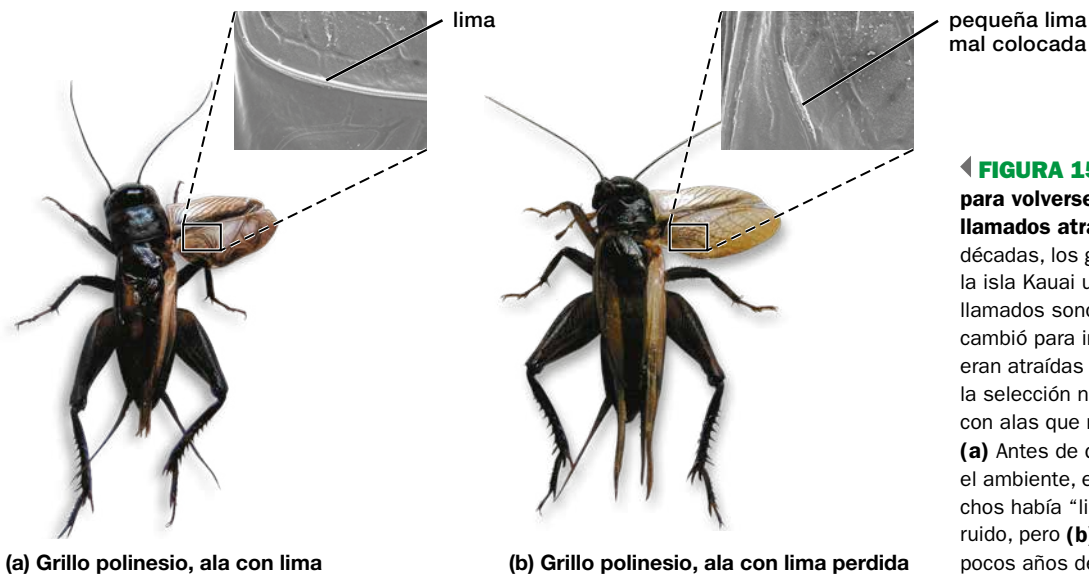


FIGURA 15-14 Grillos evolucionaron para volverse silenciosos cuando sus llamados atraían parásitos. Hace algunas décadas, los grillos de campo polinesios de la isla Kauai usaban sus alas para producir llamados sonoros. Pero cuando el ambiente cambió para incluir pulgas parásitas que eran atraídas por los llamados de los grillos, la selección natural favoreció a los grillos con alas que no podían producir sonido. (a) Antes de que las pulgas aparecieran en el ambiente, en las alas de los grillos machos había “limas” presentes que producían ruido, pero (b) las limas desaparecieron pocos años después del arribo de las pulgas.



Los seres humanos promueven la evolución a gran velocidad

Tal vez no pienses que tú eres una enorme máquina de evolución. No obstante, conforme pasas por las rutinas de tu vida diaria, contribuyes a lo que acaso es la causa más significativa de rápido cambio evolutivo en la actualidad. La actividad humana ha cambiado los ambientes de la Tierra enormemente, y la lógica biológica de la selección natural, mencionada con tanta claridad por Darwin, dice que los cambios ambientales conducen de manera inevitable a cambio evolutivo. Por ende, al cambiar el ambiente, los seres humanos se han convertido en un gran agente de selección natural.

Por desgracia, muchos de los cambios evolutivos causados por los seres humanos han evidenciado ser malas noticias para ellos mismos. El uso liberal de pesticidas ha seleccionado plagas resistentes que frustran los esfuerzos para proteger los suministros de alimentos. Al sobremedicarse con antibióticos y otros medicamentos, los seres humanos han seleccionado “supergémenes” y enfermedades que cada vez son más difíciles de tratar (véase el Capítulo 16). La pesca excesiva en los océanos del mundo ha favorecido a los peces más pequeños que pueden deslizarse a través de las redes con más facilidad, lo que en consecuencia selecciona peces de lento crecimiento que permanecen pequeños incluso como adultos maduros. Como resultado, la pesca de muchas especies con importancia comercial ahora es tan pequeña que la capacidad para extraer alimentos del mar está comprometida.

El uso de pesticidas, antibióticos y la tecnología de pesca han provocado cambios evolutivos que amenazan la salud y el bienestar de los seres humanos, pero el ámbito de estos cambios puede empequeñecer ante aquellos que surgirán por la modificación humana del clima de la Tierra. Las actividades humanas, en especial las actividades que usan energía derivada de combustibles fósiles, modifica el clima al contribuir al calentamiento global. En años por venir, la evolución de las especies estará muy influenciada por los cambios ambientales asociados con un clima más caluroso, como la reducción del hielo y la nieve, veranos más largos y más calurosos, y cambios en los ciclos de vida de otras especies que proporcionan alimento o cobijo.

Existe creciente evidencia de que el cambio climático ya está provocando cambio evolutivo. En varias poblaciones de plantas y animales se ha descubierto la evolución relacionada con el calentamiento. Por ejemplo, en Finlandia, los búhos leonados han cambiado de color en respuesta a un clima más caliente (**FIG. E15-3**). Los búhos de esta especie vienen en dos variedades, gris o marrón. En el pasado, la mayoría de los búhos eran grises, y la variedad marrón era rara. Sin embargo, en la actualidad, alrededor de 40% de los búhos fineses son marrones, e investigadores han demostrado que el aumento en búhos marrones tal vez fue causado por el cambio climático. En particular, los investigadores descubrieron que en los inviernos nevados, los búhos grises sobreviven mucho mejor que los marrones, tal vez porque están mejor camuflados contra la nieve



▲ **FIGURA E15-3** Las poblaciones de búhos leonados han evolucionado en respuesta al cambio climático global. La proporción de búhos marrones aumenta porque este tipo de búhos sobrevive mejor que los grises durante los inviernos con menos nieve.

y por tanto sufren menos depredación de las águilas. En los inviernos con menos nieve, los búhos marrones están mejor camuflados y tienen más probabilidad de sobrevivir. Conforme las temperaturas se elevaron en décadas recientes, los inviernos nevados se han vuelto cada vez más raros, y la resultante reducción de cubierta de nieve ha favorecido a la sobrevivencia de los búhos marrones. Por ende, un búho marrón tiene más probabilidad de sobrevivir al invierno que uno gris, y, dado que el color del plumaje es heredado, producen descendencia marrón. La proporción de búhos marrones en la población ha crecido en respuesta a selección natural asociada con temperaturas más calientes.

La evidencia disponible sugiere que el cambio climático global tendrá un enorme impacto evolutivo, que tal vez afecte la evolución de casi todas las especies. ¿Cómo este cambio evolutivo afectará a los seres humanos y a los ecosistemas de los que depende? Esta pregunta no puede responderse con facilidad, porque la ruta de la evolución no es predecible. Sin embargo, es posible esperar que la monitorización cuidadosa de las especies en evolución y el aumento en la comprensión de los procesos evolutivos ayudará a dar los pasos adecuados para salvaguardar la salud y el bienestar conforme la Tierra se calienta.

PENSAMIENTO CRÍTICO Para reducir la incidencia de resistencia a los pesticidas, se aconseja a los granjeros colocar campos que estén libres de pesticidas o cultivos que contengan pesticida junto a campos en los que los pesticidas se utilicen de manera usual. Dada tu comprensión de cómo funciona la evolución, explica cómo este método frenaría la evolución de la resistencia a los pesticidas en los insectos.

a gran escala es en extremo dependiente de este solo herbicida, incluso conforme su efectividad declina de manera constante debido a la evolución de los hierbajos resistentes.

Tal como los hierbajos han evolucionado para resistir herbicidas, muchos de los insectos que atacan los cultivos también han evolucionado para resistir a los pesticidas que los granjeros usan para controlarlos. Dicha resistencia se ha documentado en más de 500 especies de insectos que dañan cultivos, y casi cada pesticida ha aumentado la evolución de la resistencia en al menos una especie de insecto. Se paga un precio elevado por este fenómeno evolutivo. Los pesticidas adicionales que aplican los granjeros en sus

intentos por controlar a los insectos resistentes cuestan casi dos mil millones de dólares cada año sólo en Estados Unidos y agregan millones de toneladas de veneno al suelo y el agua de la Tierra.

Experimentos pueden demostrar la selección natural

Además de observar la selección natural en la naturaleza, los científicos también han diseñado numerosos experimentos que confirman la acción de la selección natural. Por ejemplo, un grupo de biólogos evolutivos liberó pequeños grupos de lagartijas *Anolis sagrei* en 14 pequeñas islas de las Bahamas que previamente fueron deshabitadas para las lagartijas. Las lagartijas

originales provinieron de una población en Staniel Cay, una isla con vegetación alta, que incluye muchos árboles. En contraste, las islas a las cuales se introdujeron las lagartijas tenían pocos o ningún árbol y estaban cubiertas sobre todo con arbustos pequeños y otras plantas de crecimiento bajo.

Los biólogos regresaron a dichas islas 14 años después y descubrieron que los pequeños grupos originales de lagartijas dieron lugar a poblaciones florecientes de cientos de individuos. En las 14 islas experimentales, las lagartijas tenían patas más cortas y delgadas que las de las lagartijas provenientes de la población fuente original en Staniel Cay. Al parecer, en poco más de una década, las poblaciones de lagartijas cambiaron en respuesta a los nuevos ambientes.

¿Por qué las nuevas poblaciones de lagartijas evolucionaron patas más cortas y delgadas? Los investigadores descubrieron que las lagartijas con patas cortas y delgadas eran más lentas pero más ágiles que las lagartijas con patas largas y gruesas. Hipotetizaron que la rapidez era en especial importante para escapar de los depredadores en los árboles de ramas gruesas de Staniel Cay, pero que la agilidad era más importante en los arbustos con ramas delgadas de las islas experimentales. Por tanto, en el ambiente nuevo, los individuos ágiles con patas más cortas y más delgadas estaban mejor adaptados para sobrevivir y producir mayor número de descendientes, de modo que los miembros de generaciones posteriores tuvieron, en promedio, patas más cortas y más delgadas.

La selección actúa sobre la variación aleatoria para favorecer rasgos que funcionan mejor en ambientes particulares

Dos puntos importantes subyacen a los cambios evolutivos recién descritos:

- **Las variaciones sobre las cuales funciona la selección natural se producen por mutaciones aleatorias.** Las alas silenciosas en los grillos hawaianos, la enzima adicional en las plantas artemisa gigante y las patas más cortas en las lagartijas de las Bahamas, no se produjeron por las pulgas parásitas, el herbicida Roundup o las ramas más delgadas. Las mutaciones que produjeron cada uno de estos rasgos benéficos surgieron de manera espontánea.
- **La selección natural favorece a los organismos que están mejor adaptados a un ambiente particular.** La selección natural no es un proceso para producir grados cada vez mayores de perfección. La selección natural no selecciona lo “mejor” en algún sentido absoluto, sino sólo lo que es mejor en el contexto de un ambiente particular, lo cual varía de lugar a lugar y puede cambiar con el tiempo. Un rasgo que es ventajoso bajo un conjunto de condiciones puede volverse desventajoso si las condiciones cambian. Por ejemplo, las lagartijas con patas más largas eran mejores para escapar de los depredadores en el ambiente boscoso de Staniel Cay, pero eran peores para escapar de los depredadores en los ambientes de arbustos de otras islas.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

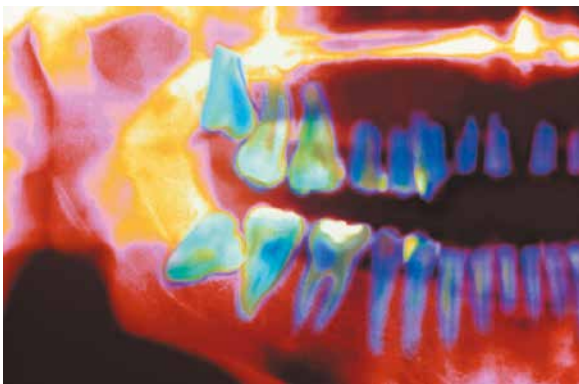
¿Puedes...

- describir algunas observaciones y experimentos que demuestren que las poblaciones evolucionan mediante selección natural?

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

¿Qué tan buenas son las muelas del juicio y las alas de los avestruces?

Las muelas del juicio sólo son una de muchas estructuras anatómicas humanas que parecen ya no tener una función importante (FIG. 15-15). El mismo Darwin observó muchos de estos rasgos “inútiles o casi inútiles” en el primer capítulo de *El origen de las*



▲ **FIGURA 15-15 Muelas del juicio** Comprimidas en una mandíbula demasiado corta para contenerlas, las muelas del juicio con frecuencia se impactan debido a que no tienen la capacidad de hacer erupción a través de la superficie de la encía. Los dientes superior e inferior del extremo izquierdo de esta imagen de rayos X son las muelas de juicio impactadas.

especies y las declaró como la primera evidencia de que los seres humanos evolucionaron a partir de especies anteriores.

El pelo corporal es otro rasgo humano vestigial. Parece ser una reliquia evolutiva de la piel que mantenía calientes a los ancestros distantes (y que todavía calienta a los parientes evolutivos más cercanos, los grandes simios). No sólo se conserva el pelo corporal inútil, también se tienen los músculos que permiten a otros mamíferos inflar su pelaje para mejorar su aislamiento. En los seres humanos, estas estructuras vestigiales sólo producen “carne de gallina”.

Aunque los seres humanos no tienen y no necesitan una cola, tienen un cóccix. El cóccix consta de algunas pequeñas vértebras fusionadas en una pequeña estructura en la base de la columna vertebral, donde estaría una cola si se tuviera alguna. Hay personas que nacen sin cóccix, o quienes se lo remueven de manera quirúrgica no sufren efectos dañinos.

CONSIDERA ESTO Algunos defensores de la visión de que todos los organismos fueron creados de forma simultánea por Dios argumentan que las estructuras vestigiales no constituyen evidencia de evolución, porque sólo muestran que una estructura de creación divina puede degenerar con el tiempo. De acuerdo con esta visión, los cóccix humanos no son evidencia de evolución porque no muestran que haya ocurrido un mejoramiento adaptativo. ¿Éste es un argumento válido?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

15.1 ¿Cómo se desarrolló el pensamiento evolutivo?

Históricamente, la explicación más común para el origen de las especies fue la creación divina de cada especie en su forma presente, y se creyó que las especies permanecían invariables después de su creación. Esta visión fue desafiada por la evidencia de los fósiles, la geología y la exploración biológica. Desde mediados del siglo XIX, los científicos se dieron cuenta de que las especies se originan y evolucionan por la operación de procesos naturales que cambian la constitución genética de las poblaciones.

15.2 ¿Cómo opera la selección natural?

Charles Darwin y Alfred Russel Wallace, de manera independiente, propusieron la teoría de la evolución mediante selección natural. Su teoría expresa las consecuencias lógicas de cuatro postulados acerca de las poblaciones: 1) las poblaciones son variables, 2) los rasgos variables pueden heredarse, 3) existe reproducción desigual y 4) las diferencias en el éxito reproductivo dependen de los rasgos de los individuos. Si estos cuatro postulados fuesen ciertos, entonces las características de los individuos exitosos estarán “seleccionadas naturalmente” y se volverán más comunes con el tiempo.

15.3 ¿Cómo sabes que la evolución ha ocurrido?

Muchas líneas de evidencia indican que la evolución ha ocurrido, incluidas las siguientes:

- Los fósiles de especies antiguas tienden a ser más simples en forma que las especies modernas. Se han descubierto secuencias de fósiles que muestran una serie gradual de cambios en la forma. Estas dos observaciones se esperarían si las especies modernas evolucionaron a partir de especies antiguas.
- Las especies que se consideran relacionadas mediante evolución a partir de un ancestro común poseen muchas estructuras anatómicas similares.
- Etapas en el desarrollo embrionario temprano son muy similares entre tipos muy diferentes de vertebrados.
- Las células vivientes comparten semejanzas en rasgos bioquímicos, como el uso de ADN como el portador de la información genética.

15.4 ¿Cuál es la evidencia de que las poblaciones evolucionaron mediante selección natural?

De igual modo, muchas líneas de evidencia indican que la selección natural es el principal mecanismo que impulsa los cambios en las características de las especies con el tiempo, incluidas las siguientes:

- Rasgos no heredables se han cambiado con rapidez en poblaciones de animales y plantas domésticos mediante la cruce selectiva de organismos con características deseadas (selección artificial). Las inmensas variaciones en las especies producidas en pocos miles de años mediante selección artificial hacen casi inevitable que cambios mucho mayores se forjen mediante cientos de millones de años de selección natural.
- Las actividades tanto naturales como humanas pueden cambiar de forma drástica el ambiente durante cortos periodos.

Se ha observado que características heredadas de las especies cambian de manera significativa en respuesta a dichos cambios ambientales.

Términos clave

estructura análoga	273	fósil	264
estructura homóloga	270	población	263
estructura vestigial	270	selección	
evolución	263	artificial	275
evolución		selección	
convergente	272	natural	269

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

1. Los esqueletos de las ballenas contienen huesos pélvicos no funcionales
 - a. como resultado de evolución convergente.
 - b. debido a catastrofismo.
 - c. porque las ballenas evolucionaron a partir de ancestros que tenían patas traseras.
 - d. porque los huesos pueden necesitarse en una futura adaptación.
2. Darwin fue influido por el pensamiento de Malthus acerca de _____ y por la conclusión de Lamarck de que _____.
 - a. la formación de fósiles; la Tierra tiene una historia compleja
 - b. la distribución geográfica de las especies; los individuos compiten para sobrevivir y reproducirse
 - c. los principios de geología; todos los organismos están relacionados mediante descendencia común
 - d. los límites sobre el crecimiento poblacional; las especies cambian con el tiempo
3. La selección natural es
 - a. una preferencia por los rasgos naturales.
 - b. el método mediante el cual se originaron las razas de perros domésticos.
 - c. el aumento en la reproducción debido a rasgos particulares.
 - d. la razón de que ocurran mutaciones.
4. ¿Qué de lo siguiente no se requiere para que ocurra la evolución mediante selección natural?
 - a. Los individuos en una población varían.
 - b. La descendencia hereda rasgos de sus progenitores.
 - c. Deben pasar miles de generaciones.
 - d. Algunos individuos tienen más descendientes que otros.
5. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones no es evidencia de evolución (es decir: que las especies están ligadas mediante ascendencia compartida y han cambiado con el tiempo)?
 - a. Diferentes especies comparten estructuras homólogas.
 - b. Diferentes especies comparten estructuras análogas.
 - c. Mientras más antiguo es un fósil, menos probable es que sea similar a un organismo viviente.
 - d. Las células de todas las especies contienen ADN.

Llena los espacios

1. La aleta de una foca es homóloga con _____ de un ave, y ambas son homólogas con _____ de un ser humano. El ala de un ave y el ala de una mariposa se describen como estructuras _____ que surgieron como resultado de evolución _____. Los restos de estructuras en animales que no tienen uso para ellas, como los pequeños huesos de pata trasera de las ballenas, se describen como estructuras _____.
2. El descubrimiento de que todos los organismos comparten el mismo código genético ofrece evidencia de que todos descienden de un _____. Mayor evidencia la proporciona el hecho de que todas las células usan aproximadamente el mismo conjunto de _____ para construir proteínas, y todas las células usan la molécula _____ como portadora de energía.
3. Georges Cuvier acuñó un concepto llamado _____ para explicar las capas de roca con fósiles incrustados. Charles Lyell, quien construyó sobre el trabajo de James Hutton, propuso una explicación alternativa llamada _____, que afirma que las capas de roca y muchas otras características geológicas pueden explicarse mediante procesos graduales que ocurrieron en el pasado tal como lo hacen en el presente. Este concepto ofreció importante apoyo a la evolución porque requiere que la Tierra sea extremadamente _____.
4. El proceso mediante el cual las características heredadas de las poblaciones cambian con el tiempo se llama _____. La variabilidad entre los individuos es resultado de cambios azarosos llamados _____ que ocurren en la molécula hereditaria _____.
5. El proceso mediante el cual los individuos con rasgos que proporcionan una ventaja en sus hábitats naturales sean más exitosos en la reproducción se llama _____. Las personas que crían animales o plantas pueden producir grandes cambios en sus características en un tiempo relativamente corto, un proceso llamado _____.
6. El postulado 2 de Darwin afirma que _____. La obra de _____ ofreció la primera evidencia experimental para este postulado.

Preguntas de repaso

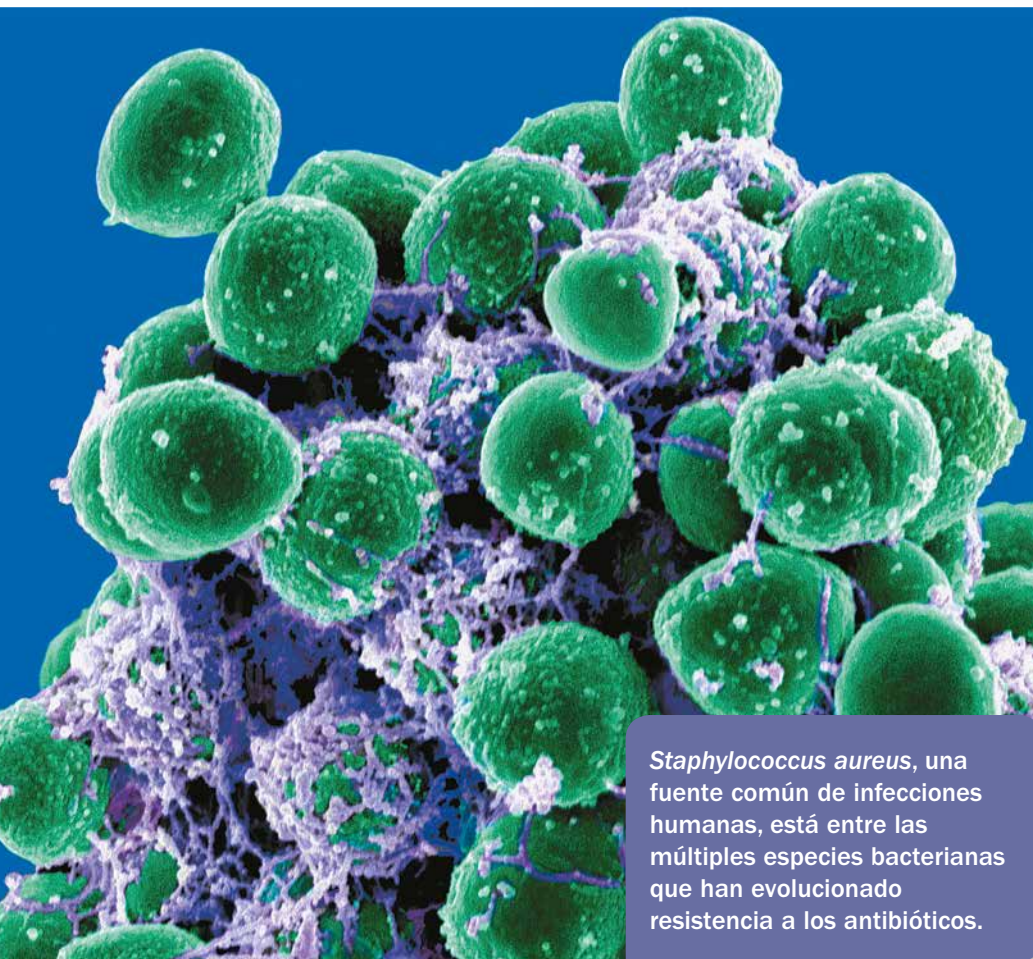
1. La selección natural actúa sobre los individuos, pero sólo las poblaciones evolucionan. Explica por qué este enunciado es verdadero.
2. Distingue entre catastrofismo y uniformitarianismo. ¿Cómo estas hipótesis contribuyeron al desarrollo de la teoría evolutiva?
3. Describe la teoría de la herencia de las características adquiridas de Lamarck. ¿Por qué es inválida?
4. ¿Qué es selección natural? Describe cómo la selección natural pudo haber causado reproducción desigual entre los ancestros de un pez depredador de nado rápido, como la barracuda.
5. Describe cómo ocurre la evolución. En tu descripción, incluye la discusión del potencial reproductivo de las especies, la estabilidad de los tamaños de las poblaciones naturales, la variación entre individuos de una especie, la herencia y la selección natural.
6. ¿Qué es evolución convergente? Ofrece un ejemplo.
7. ¿Cómo la bioquímica y la genética molecular contribuyen a la evidencia de que ha ocurrido evolución?
8. ¿En qué sentido los seres humanos actualmente actúan como agentes de selección sobre otras especies? Menciona algunos rasgos que sean favorecidos por los cambios ambientales provocados por los seres humanos.

Aplicación de conceptos

1. En discusiones del potencial de los seres humanos sin explotar, por lo común se dice que la persona promedio usa sólo 10% de su cerebro. ¿Es probable que esta conclusión sea correcta? Explica tu respuesta en términos de selección natural.
2. ¿La evolución mediante selección natural produce “mejores” organismos en un sentido absoluto? ¿Los seres humanos ascienden por la “Escalera de la naturaleza”? Defiende tu respuesta.

16

CÓMO EVOLUCIONAN LAS POBLACIONES



Staphylococcus aureus, una fuente común de infecciones humanas, está entre las múltiples especies bacterianas que han evolucionado resistencia a los antibióticos.

ESTUDIO DE CASO

la actualidad, el estaf resistente está diseminado, y más de la mitad de dichas infecciones ocurren fuera de los hospitales, en casas, escuelas y centros de trabajo.

En Estados Unidos, las infecciones por SARM causan la muerte de al menos 11 mil personas cada año. Y, lamentablemente, *Staphylococcus* no es la única bacteria patógena que se vuelve menos vulnerable a los antibióticos. Por ejemplo, la resistencia a los antibióticos también apareció en las bacterias que causan tuberculosis, una enfermedad que mata a casi dos millones de personas cada año. En un cre-

ciente número de casos de tuberculosis, la enfermedad no responde a ninguno de los medicamentos que por lo regular son usados para tratarla. La resistencia a múltiples medicamentos también se ha vuelto más prevalente en las bacterias responsables de la dispersión de la gonorrea, enfermedad de transmisión sexual. Además, la resistencia a los medicamentos es común en las bacterias que causan intoxicación alimentaria, septicemia, disentería, neumonía, meningitis e infecciones del sistema urinario. La humanidad experimenta una embestida global de “supergérmenes” resistentes y enfrenta el espectro de enfermedades que no pueden curarse.

Muchos médicos y científicos creen que la forma más efectiva de combatir el ascenso de las enfermedades resistentes es reducir el uso de antibióticos. ¿Por qué dicha estrategia podría ser efectiva? Porque el aumento significativo de la resistencia a los antibióticos es una consecuencia del cambio evolutivo en poblaciones de bacterias, y el agente de este cambio es la selección natural impuesta por los antibióticos. ¿La comprensión de los mecanismos mediante los cuales evolucionan las poblaciones puede ayudar a entender cómo surgió la crisis de la resistencia a los antibióticos y cómo puede resolverse?

Evolución de una amenaza

UN DÍA DE FEBRERO NO HACE MUCHO TIEMPO, un estudiante de 20 años de edad llegó al centro de salud de la Western Washington University. Le había molestado una tos persistente durante un par de semanas, y cuando sus síntomas se agravaron con fiebre y vómito, buscó atención médica. El personal del centro de salud determinó con rapidez que el estudiante tenía neumonía y comenzó el tratamiento. No obstante, su condición se deterioró y fue transferido al hospital local. Algunos días después, murió.

¿Por qué los médicos no pudieron salvar a un hombre joven antes sano de una enfermedad en general curable? Porque la neumonía de la víctima fue provocada por la bacteria *Staphylococcus aureus* resistente a la meticilina (SARM). El *Staphylococcus aureus*, en ocasiones referido como “estaf”, es una bacteria común que puede infectar la piel, la sangre o el sistema respiratorio. Muchas infecciones estaf pueden tratarse de manera exitosa con antibióticos, pero la bacteria SARM es resistente a ellos y muchos de los de uso más común no pueden destruirla. Hasta hace poco, las infecciones SARM ocurrían casi de manera exclusiva en hospitales. Sin embargo, en

DE UN VISTAZO

16.1 ¿Cómo se relacionan poblaciones, genes y evolución?

16.2 ¿Qué causa la evolución?

16.3 ¿Cómo funciona la selección natural?

16.1 ¿CÓMO SE RELACIONAN POBLACIONES, GENES Y EVOLUCIÓN?

Si vives en un área con un clima estacional y tienes un perro o gato, tal vez has notado que el pelaje de tu mascota se engruesa y se vuelve más pesado conforme se aproxima el invierno. ¿El animal evolucionó? No. Los cambios que ves en un organismo individual durante el curso de su vida no son cambios evolutivos. En vez de ello, dichos cambios ocurren de generación en generación, y hacen que los descendientes sean diferentes de sus ancestros.

Más aún: no puedes detectar el cambio evolutivo a través de las generaciones al observar un solo conjunto de progenitores y descendientes. Por ejemplo, si observas que un hombre de 1.80 m de alto tiene un hijo adulto que mide 1.50 m de alto, ¿podrías concluir que los seres humanos evolucionaron para volverse más bajos? Obviamente no. Más bien, si quisieras aprender acerca del cambio evolutivo en la estatura humana, comenzarías por medir muchos seres humanos durante muchas generaciones para ver si la estatura promedio cambia con el tiempo. La evolución no es una propiedad de los individuos, sino de las poblaciones. Una **población** es un grupo que incluye todos los miembros de una especie que viven en una determinada área.

Reconocer que la evolución es un fenómeno a nivel poblacional fue una de las comprensiones clave de Darwin. Pero las poblaciones están compuestas de individuos, y las acciones y

destinos de los individuos determinan cuáles características se transmitirán a las poblaciones descendientes. De esta forma, la herencia ofrece el vínculo entre las vidas de los organismos individuales y la evolución de las poblaciones. Por tanto, el estudio de los procesos de la evolución comenzará con el repaso de algunos principios de genética como se aplican a los individuos. Luego se extenderán dichos principios a la genética de poblaciones.

Los genes y el ambiente interactúan para determinar rasgos

Cada una de las células de todo organismo contiene información genética codificada en el ADN de sus cromosomas. El ADN combinado en el conjunto de cromosomas de un organismo es su *genoma*. Un *gen* es un segmento de ADN ubicado en un lugar particular de un cromosoma (véase el Capítulo 11). La secuencia de nucleótidos en un gen codifica la secuencia de aminoácidos en una proteína, por lo general una enzima que cataliza una reacción particular en la célula. En la ubicación de un gen dado, diferentes miembros de una especie pueden tener secuencias de nucleótidos ligeramente distintas, llamadas *alelos*. Diferentes alelos codifican distintas formas de la misma enzima. Por ejemplo, varios alelos de los genes que influyen el color de ojos en los seres humanos genera enzimas que ayudan a producir ojos que son cafés, o azules, o verdes, etcétera.

En cualquier población de organismos, por lo regular existen dos o más alelos de cada gen. Un individuo de una especie diploide cuyos alelos de un gen particular son ambos iguales es *homocigoto* para dicho gen, y un individuo con diferentes alelos para dicho gen es *heterocigoto*. Los alelos específicos que portan los cromosomas de un organismo (su *genotipo*) influyen el desarrollo de sus rasgos físicos y comportamentales (su *fenotipo*) (FIG. 16-1).

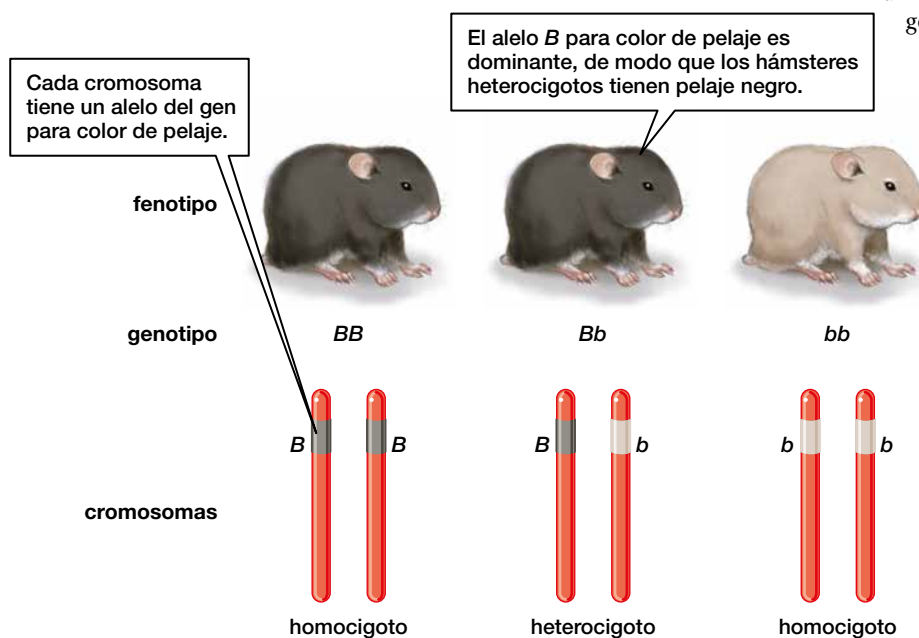


FIGURA 16-1 Alelos, genotipo y fenotipo en individuos Una combinación particular de alelos de un individuo es su genotipo. La palabra “genotipo” puede referirse a los alelos de un solo gen (como se muestra aquí), a un conjunto de genes o a todos los genes de un organismo. El fenotipo de un individuo está determinado por su genotipo y su ambiente. El “fenotipo” puede referirse a un solo rasgo, a un conjunto de rasgos o a todos los rasgos de un organismo.

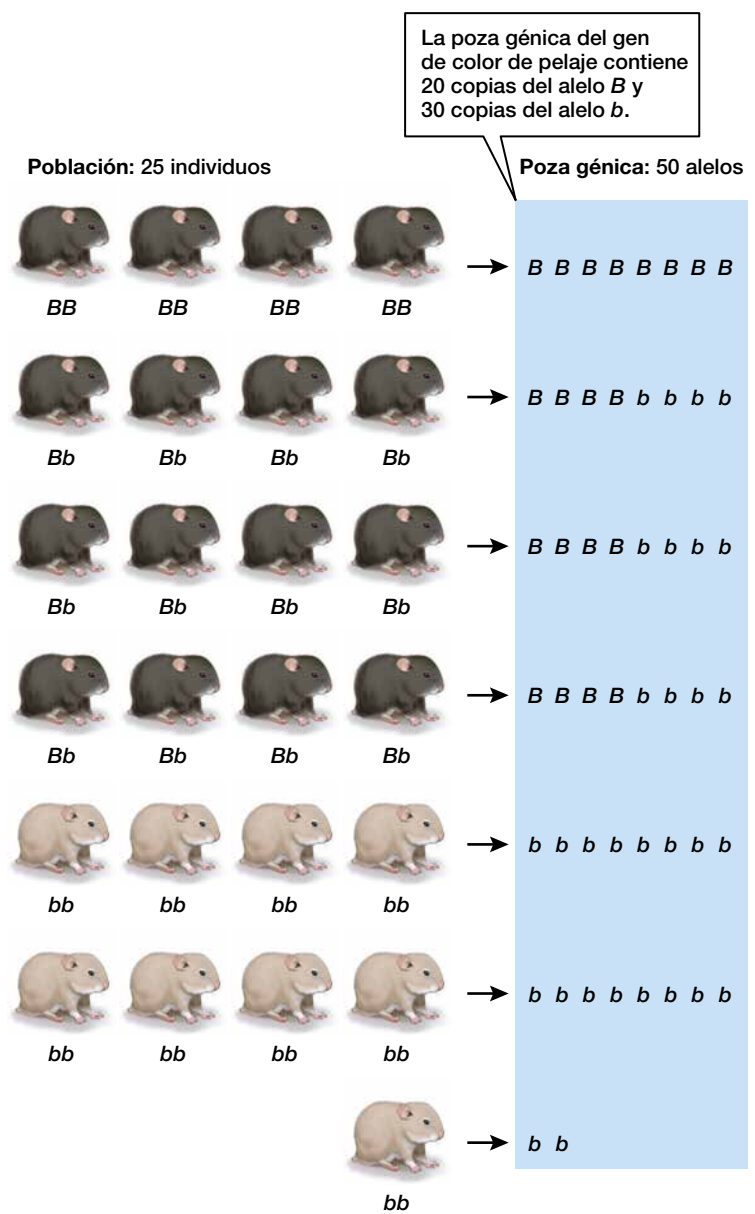
Estos principios se ilustrarán con un ejemplo. El pelaje de un hámster negro tiene color negro porque una reacción química en sus folículos capilares produce un pigmento negro. Cuando se dice que un hámster tiene el alelo para un pelaje negro, significa que un tramo particular de ADN en uno de los cromosomas del hámster contiene una secuencia de nucleótidos que codifica la enzima que cataliza una reacción productora de pigmento que resulta en un pelaje negro. Un hámster con el alelo para un pelaje café tiene una secuencia diferente de nucleótidos en la correspondiente posición cromosómica. Dicha secuencia diferente codifica una enzima que no puede producir pigmento negro. Si un hámster es homocigoto para el alelo negro (dos alelos negros) o si es heterocigoto (un alelo negro y un alelo café), su pelaje contiene el pigmento y es negro. Pero si un hámster es homocigoto para el alelo café, sus folículos capilares no producen pigmento negro y su pelaje es café. Puesto que el pelaje del hámster es negro aun cuando sólo esté presente una copia del alelo negro, el alelo negro es considerado *dominante* y el alelo café *recesivo*.

La poza génica abarca todos los alelos en una población

Observar la evolución en términos de sus efectos sobre los genes ha resultado ser una forma útil de entender los procesos evolutivos. En particular, los biólogos evolutivos han utilizado de manera formidable las herramientas de una rama de la genética, llamada *genética de poblaciones*, que estudia la frecuencia, distribución y herencia de alelos en las poblaciones. Para sacar ventaja de este poderoso auxiliar para entender la evolución, necesitarás aprender algunos de los conceptos básicos de la genética de poblaciones.

La genética de poblaciones define una **poza (pool) génica** como un conjunto que contiene todos los alelos de todos los genes de todos los individuos en una población. Una poza génica no es una entidad física real, sino, más bien, un concepto que puede ayudar a entender el proceso de la evolución. Puedes pensar en la poza génica como en el contenido de una cubeta imaginaria en la cual cada miembro de una población lanzó una copia de su genotipo. Por ende, para cualquier alelo dado, la poza génica recibe una copia de cada individuo que es heterocigoto para dicho alelo (y en consecuencia sólo tiene una copia del alelo en cuestión) y dos copias de cada individuo que es homocigoto para dicho alelo (y en consecuencia tiene dos copias).

Puede considerarse que cada gen particular tiene su propia poza génica, que abarca todos los alelos de dicho gen específico en una población (FIG. 16-2). Si cuentas el número de copias de cada alelo presente en una poza génica, puedes determinar la proporción relativa de cada ello en la poza génica. La proporción de un alelo en la poza génica es su **frecuencia alélica**. Por ejemplo, la poza génica de la población de 25 hámsteres que se muestra en la Figura 16-2 contiene 50 alelos del gen que



▲ **FIGURA 16-2 Una poza génica** En los organismos diploides, cada individuo en una población aporta dos alelos de cada gen a la poza génica.

controla el color de pelaje (porque los hámsteres son diploides y por tanto cada hámster tiene dos copias de cada gen). Veinte de estos 50 alelos son del tipo que codifica pelajes negros, de modo que la frecuencia de dicho alelo en la población es $20/50 = 0.40$ (o 40%).

La evolución es el cambio en la frecuencia alélica en una población

Un observador casual puede definir la evolución sobre la base de los cambios en la apariencia externa o comportamientos de los miembros de una población. Sin embargo, muchos de los

cambios externos que se observan en los individuos que constituyen la población también pueden verse como la expresión visible de los cambios subyacentes a la poza génica. Por tanto, un genetista de poblaciones define la evolución como los cambios a lo largo del tiempo en las frecuencias alélicas de una poza génica. En otras palabras, la evolución es el cambio en la constitución genética de las poblaciones a través de las generaciones.

La población de equilibrio es una población hipotética en la que la evolución no ocurre

Es más fácil entender qué hace que las poblaciones evolucionen si primero consideras las características de una población que *no* evolucionaría. En 1908, el matemático inglés Godfrey H. Hardy y el médico alemán Wilhelm Weinberg desarrollaron, de manera independiente, un modelo matemático simple de una población que no evoluciona. Este modelo, ahora conocido como el **principio Hardy-Weinberg**, demostró que, bajo ciertas condiciones, las frecuencias alélicas y las genotípicas en una población permanecerán constantes sin importar cuántas generaciones pasen. (Para más información acerca de cómo funciona el modelo, consulta el “Con más detalle: El principio Hardy-Weinberg” en la página 289.) En otras palabras, esta población no evolucionará. Los genetistas de poblaciones usan el término **población de equilibrio** para esta hipotética población que no evoluciona en la cual no cambian las frecuencias alélicas, en tanto se cumplan las siguientes condiciones:

- No debe haber mutación.
- No debe haber **flujo génico**. Esto es: no debe haber movimiento de alelos hacia o desde la población (como causaría, por ejemplo, el movimiento de organismos hacia y desde la población).
- La población debe ser muy grande.
- Todos los apareamientos deben ser aleatorios, sin tendencia de que ciertos genotipos se apareen con otros genotipos específicos.
- No debe haber selección natural. Esto es: todos los genotipos deben reproducirse con igual éxito.

Bajo estas condiciones, las frecuencias alélicas en una población permanecerán iguales de manera indefinida. Si una o más de estas condiciones se viola, entonces las frecuencias alélicas pueden cambiar: la población evolucionará.

Como puedes esperar, pocas poblaciones naturales están verdaderamente en equilibrio. Entonces, ¿cuál es la importancia del principio Hardy-Weinberg? Las condiciones Hardy-Weinberg son puntos de partida útiles para estudiar los mecanismos de la evolución. En las siguientes secciones se examinarán algunas de estas condiciones, se demostrará que las poblaciones naturales en general no las satisfacen, y se ilustrarán las consecuencias de dichos incumplimientos. De esta forma podrás entender mejor tanto lo inevitable de la evolución como los procesos que impulsan el cambio evolutivo.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- definir *evolución* en términos de conceptos de la genética de poblaciones?
- definir la *población de equilibrio* y describir las condiciones bajo las cuales se espera que una población permanezca en equilibrio?

16.2 ¿QUÉ CAUSA LA EVOLUCIÓN?

La genética de poblaciones predice que el equilibrio Hardy-Weinberg puede perturbarse mediante desviaciones de cualquiera de sus cinco condiciones. Por tanto, es posible predecir cinco causas principales del cambio evolutivo: mutación, flujo génico, tamaño poblacional pequeño, apareamiento no aleatorio y selección natural.

Las mutaciones son la fuente original de variabilidad genética

Una población permanece en equilibrio evolutivo sólo si no hay **mutaciones** (cambios en la secuencia de ADN). La mayoría de las mutaciones ocurre durante la división celular, cuando una célula elabora una copia de su ADN. En ocasiones, ocurren errores durante el proceso de copiado y el ADN copiado no coincide con el original. Los sistemas celulares, que identifican y reparan los errores en el copiado de ADN, corrigen con rapidez la mayoría de tales errores, pero algunos cambios en la secuencia de nucleótidos se cuelan por los sistemas de reparación. Una mutación no reparada en una célula que da lugar a gametos (óvulos o espermatozoides) puede transmitirse a la descendencia y entrar a la poza génica de una población.

Las mutaciones heredadas son raras pero importantes

¿Cuán significativas son las mutaciones para cambiar la poza génica de una población? Para cualquier gen dado, sólo una pequeña proporción de una población hereda una nueva mutación de la generación anterior. Por ejemplo, las mejores estimaciones de las tasas de mutación humanas sugieren que una mutación en algún sitio particular (par de bases) en el genoma aparecerá sólo en aproximadamente 1 de cada 80 millones de recién nacidos. Por tanto, la mutación en sí por lo general sólo produce cambios muy pequeños en la frecuencia de algún alelo particular.

A pesar de la rareza de las mutaciones heredadas en alguna ubicación particular en el genoma, el efecto acumulativo de las mutaciones es esencial para la evolución. Los genomas de la mayoría de los organismos contienen gran cantidad de pares de bases de ADN, de modo que, aunque la tasa de mutaciones sea baja para algún par de bases particular, el número puro de posibilidades significa que es probable que cada nueva generación de una población incluya algunas mutaciones. Por ejemplo, el genoma humano diploide contiene alrededor de seis mil millones de pares de bases. Por ende, aun cuando cada par de bases tenga, en promedio, sólo

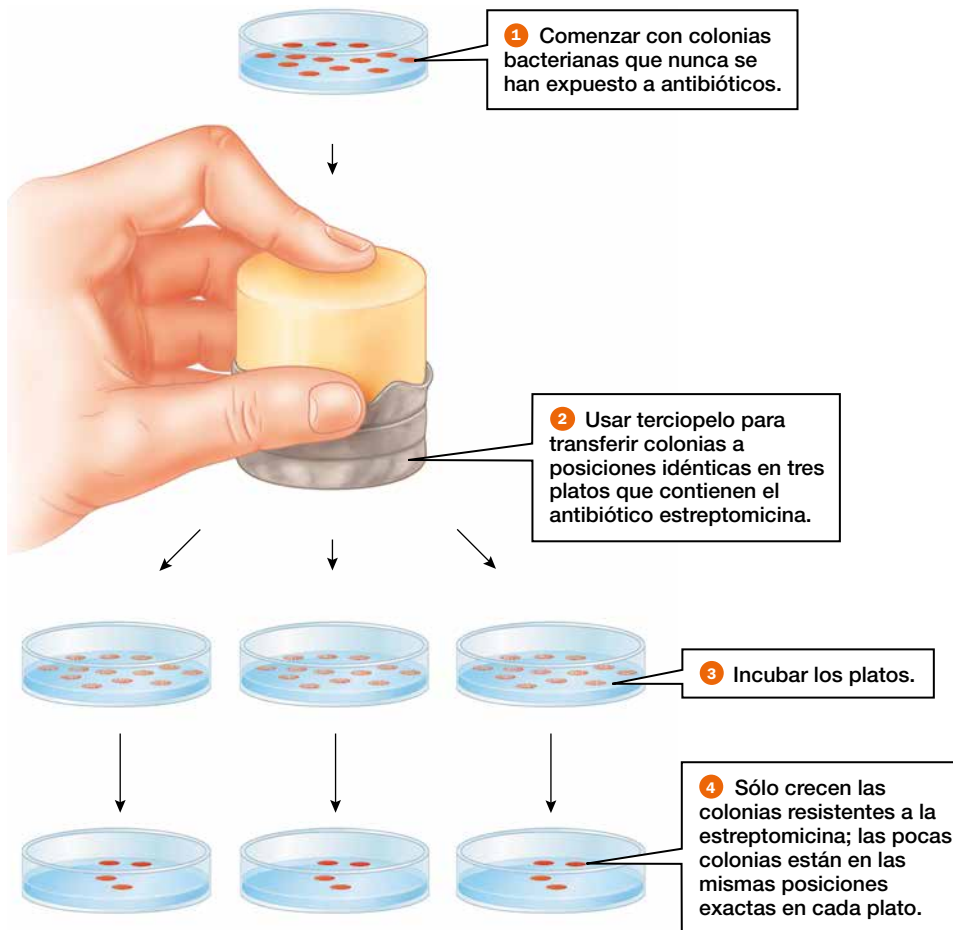


FIGURA 16-3 Las mutaciones ocurren de manera espontánea Este experimento demuestra que las mutaciones ocurren de manera espontánea y no en respuesta a condiciones ambientales. Cuando colonias bacterianas que nunca se han expuesto a antibióticos se exponen al antibiótico estreptomicina, sólo crecen algunas colonias. La observación de que tales colonias sobrevivientes crecen en las mismas posiciones exactas en todos los platos muestra que las mutaciones para la resistencia a la estreptomicina estaban presentes en el plato original antes de la exposición a este antibiótico.

PENSAMIENTO CRÍTICO Si fuese cierto que las mutaciones ocurren en respuesta a la presencia de antibióticos, ¿cómo diferiría el resultado de este experimento del resultado real?

una en 80 millones de posibilidades de mutación, la mayoría de los recién nacidos tal vez heredarán 70 u 80 mutaciones. Estas mutaciones son alelos nuevos: nuevas variaciones sobre las cuales pueden operar otros procesos evolutivos. Como tales, son los cimientos del cambio evolutivo. Sin mutaciones, no habría evolución.

Las mutaciones no están dirigidas a metas

Una mutación no surge como resultado, o en anticipación, de las necesidades de un organismo. Una mutación simplemente ocurre y puede producir un cambio en una estructura o función del organismo. Si dicho cambio es útil o dañino o neutro, ahora o en el futuro, depende de las condiciones ambientales sobre las cuales el organismo tiene poco o ningún control. (FIG. 16-3). La mutación sólo proporciona un potencial para el cambio evolutivo. Otros procesos, en especial la selección natural, pueden actuar para diseminar la mutación a través de la población o para eliminarla.

El flujo génico entre poblaciones cambia las frecuencias alélicas

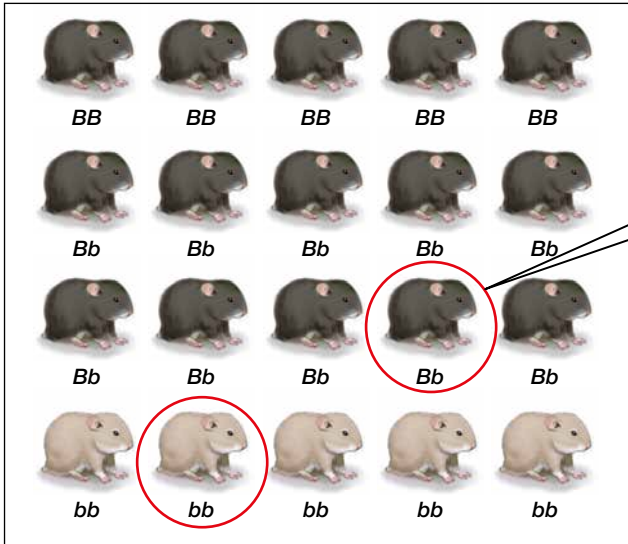
El movimiento de alelos entre poblaciones, conocido como *flujo génico*, cambia cómo se distribuyen los alelos entre las poblaciones. Cuando los individuos se mueven de una población a otra y

se cruzan en la nueva ubicación, los alelos se transfieren de una poza génica a otra. Por ejemplo, los babuinos viven en grupos sociales llamados tropas, y algunos individuos, por lo general machos juveniles, de manera rutinaria dejan su tropa y se mueven hacia nuevas poblaciones. Si los babuinos que parten son afortunados, se unirán a otra tropa y lograrán suficiente estatus social para aparearse. De esta forma, el descendiente macho de una tropa puede aportar alelos a la poza génica de otras tropas.

En algunos tipos de organismos, los alelos se mueven entre poblaciones sólo en ciertas etapas del ciclo de vida. En las plantas con flores, por ejemplo, la mayor parte del flujo génico se debe al movimiento de semillas y polen. El polen, que contiene células espermatozoides, puede transportarse largas distancias en el viento o mediante polinizadores animales. Si el polen a final de cuentas llega a las flores de una población diferente de su especie, puede fecundar óvulos y agregar su colección de alelos a la poza génica local. De igual modo, las semillas pueden transportarse por viento, agua o animales hacia ubicaciones distantes donde pueden germinar para volverse parte de una población lejos de su lugar de origen.

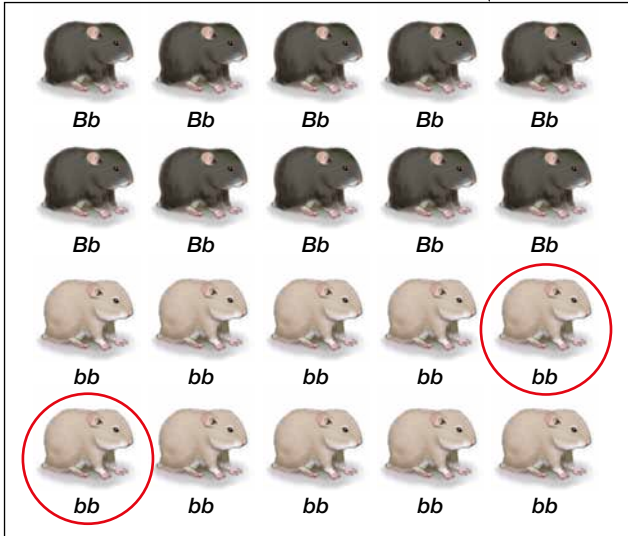
El principal efecto evolutivo del flujo génico es aumentar la semejanza genética de diferentes poblaciones de una especie. El movimiento de alelos de una población a otra tiende a cambiar la poza génica de la población de destino de modo que es más similar a la población fuente.

(a) Generación 1 frecuencia de $B = 50\%$
frecuencia de $b = 50\%$



En cada generación, sólo se aparean dos individuos elegidos al azar, su descendencia forma toda la generación siguiente.

(b) Generación 2 frecuencia de $B = 25\%$
frecuencia de $b = 75\%$



(c) Generación 3 frecuencia de $B = 0\%$
frecuencia de $b = 100\%$

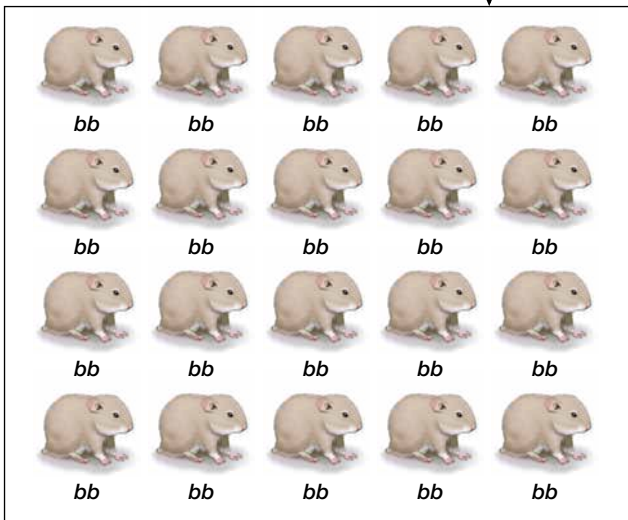


FIGURA 16-4 Deriva genética Si eventos azarosos evitan que algunos miembros de una población se reproduzcan, las frecuencias alélicas pueden cambiar en forma aleatoria.

PENSAMIENTO CRÍTICO Explica cómo se calcula la distribución de genotipos en la generación 2.

Las frecuencias alélicas pueden cambiar por azar en poblaciones pequeñas

Las frecuencias alélicas en las poblaciones pueden cambiar por eventos azarosos distintos a las mutaciones. Por ejemplo, si la mala suerte evita que algunos miembros de una población se reproduzcan, sus alelos a final de cuentas se removerán de la poza génica, lo que alterará su constitución. Cualquier evento impredecible, como una inundación o un incendio, que de manera arbitraria corta algunas vidas, o de alguna forma permite que se reproduzca sólo un subconjunto aleatorio de una población, puede producir cambios aleatorios en las frecuencias alélicas. El proceso mediante el cual los eventos azarosos cambian las frecuencias alélicas se llama **deriva genética**.

Para ver cómo funciona la deriva genética, imagina una población de 20 hámsteres en la que la frecuencia del alelo B para color de pelaje negro es 0.50 y la frecuencia del alelo b para color de pelaje café es 0.50 (FIG. 16-4a). Si todos los hámsteres en la población se cruzaran para producir otra población de 20 animales, las frecuencias de los dos alelos no cambiaría en la siguiente generación. Pero si en vez de ello sólo se permite el cruzamiento de dos hámsteres elegidos al azar (los encerrados en círculos en la Figura 16-4, parte superior), quienes se convierten en los progenitores de la siguiente generación de 20 animales, las frecuencias alélicas pueden ser muy diferentes en la generación 2 (FIG. 16-4b; la frecuencia de B disminuyó y la frecuencia de b aumentó). Y si

¿TE HAS PREGUNTADO...

Una vacuna contra la influenza estimula a tu sistema inmunológico a reconocer y atacar los

virus que causan influenza. El sistema inmunológico reconoce los virus mediante las proteínas que contiene, pero estas

proteínas cambian de un año al siguiente. ¿Por qué? Por la deriva genética, que es en especial rápida en los virus de la influenza debido a su alta tasa de mutación. Después de un año de deriva genética en la población de virus de influenza, el sistema

inmunológico de una persona vacunada anteriormente ya no puede reconocer el virus. La persona necesita una vacuna nueva diseñada para proteger contra la versión evolucionada del virus.

por qué necesitas vacunarte contra la influenza todos los años?

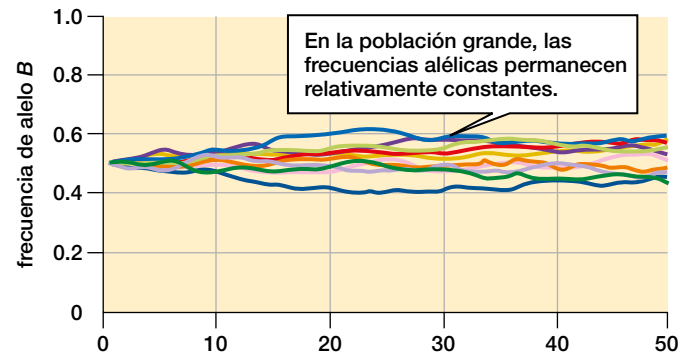
el apareamiento en la segunda generación de nuevo se restringiera a dos hámsteres elegidos al azar (en círculos en la Figura 16-4b), las frecuencias alélicas pueden de nueva cuenta cambiar en la generación 3 (FIG. 16-4c). Las frecuencias alélicas seguirán cambiando en forma aleatoria en tanto la reproducción se restrinja a un subconjunto aleatorio de la población. Observa que los cambios causados por la deriva genética pueden incluir la desaparición de un alelo de la población, como se ilustra con la desaparición del alelo *B* (y por tanto el fenotipo de pelaje negro) en la generación 3 en la Figura 16-4.

El tamaño de la población es importante

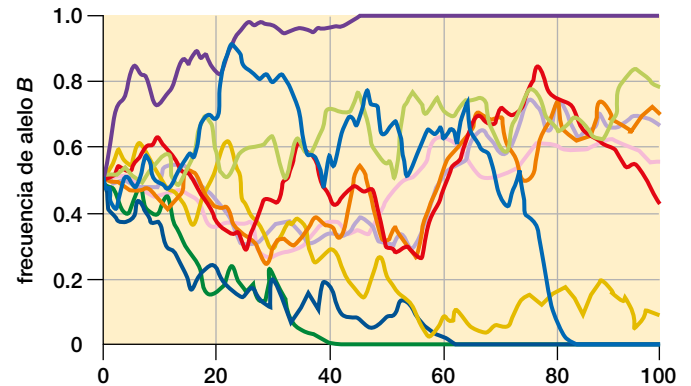
La deriva genética ocurre más rápido y tiene mayor efecto en las poblaciones pequeñas que en las grandes. Si una población es grande, es improbable que los eventos azarosos, que de manera aleatoria evitan la reproducción de ciertos individuos, alteren de manera significativa la composición genética de la población. Los individuos que se reproducen constituirán una muestra aleatoria tan grande como para asegurar que su composición genética sea más o menos la misma que la de la población fuente. Sin embargo, en una población pequeña, una muestra aleatoria de reproductores puede ser muy pequeña, y en consecuencia su composición genética tiene más probabilidad de diferir de la que tiene la población fuente. Un alelo que ocurre a frecuencia baja en una población pequeña (y por tanto está presente sólo en algunos individuos) puede eliminarse por completo de la población si un evento azaroso evita que se reproduzcan sus únicos portadores.

Una forma de poner a prueba estas predicciones acerca de la deriva genética en poblaciones grandes frente a pequeñas es escribir un programa de computadora que simule cómo las frecuencias de los alelos cambiarían durante muchas generaciones en las que sólo se reproduce un subconjunto aleatorio de la población. La FIGURA 16-5 muestra los resultados de simulaciones de tres poblaciones de los hámsteres hipotéticos introducidos en la Figura 16-4. En estas simulaciones, el programa comenzó con una población de un tamaño específico en el cual la frecuencia inicial de cada alelo era 50%. Entonces los gametos se seleccionaron al azar de la poza génica de la población y se combinaron para crear una nueva generación con el mismo tamaño poblacional; el proceso se repitió para 100 generaciones.

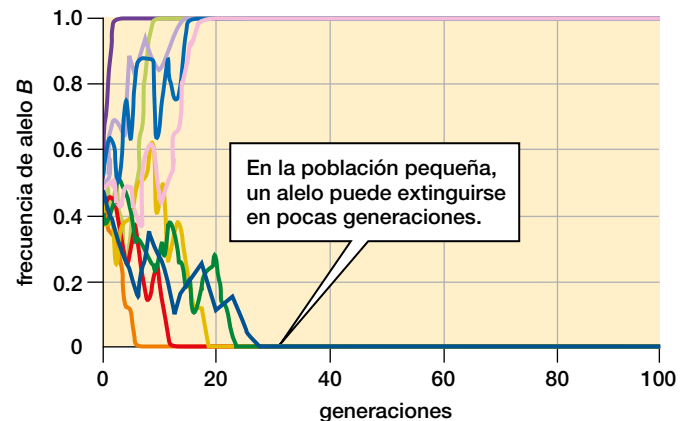
La FIGURA 16-5a muestra los resultados de diez corridas en las cuales el tamaño de la población simulada fue grande (2 mil individuos). Observa que la frecuencia del alelo *B* permanece cerca de su frecuencia inicial pero, no obstante, cambia con el tiempo. La FIGURA 16-5b muestra diez simulaciones de una población más pequeña (40 individuos). En este caso, es muy probable que la frecuencia del alelo *B* diverja de su nivel inicial, en algunas instancias alcanzando una frecuencia de 100% (todos los hámsteres son negros) o 0% (todos los hámsteres son cafés). La FIGURA 16-5c muestra el destino del alelo *B* en diez corridas de una simulación de una población muy pequeña (4 individuos). Aquí, las frecuencias alélicas cambian muy rápido; en las diez corridas, el alelo *B* alcanza una frecuencia de 100% o 0% después de no más de 20 generaciones. De manera global, mientras más pequeña sea la población, más dramáticos son los efectos de la deriva genética. Sin embargo, en poblaciones de todos los tamaños, cada corrida de la simulación tiene un resultado diferente, porque la deriva genética es un proceso aleatorio.



(a) Tamaño poblacional = 2000



(b) Tamaño poblacional = 40



(c) Tamaño poblacional = 4

▲ **FIGURA 16-5 El efecto del tamaño de la población sobre la deriva genética** Cada línea de color representa una simulación de computadora del cambio con el tiempo en la frecuencia del alelo *B* en (a) una población grande, (b) una población más pequeña y (c) una población muy pequeña. La mitad de los alelos en cada población de partida fueron *B* (50%) y, en cada generación, se reprodujeron individuos elegidos al azar.

Un cuello de botella poblacional puede causar deriva genética

Dos casos de deriva genética, el cuello de botella poblacional y el efecto fundador, ilustran aún más el impacto que puede tener el tamaño poblacional pequeño sobre las frecuencias alélicas de una especie. En un **cuello de botella poblacional**, el tamaño de una población se reduce en forma drástica mediante un evento como una catástrofe natural o caza excesiva. Después

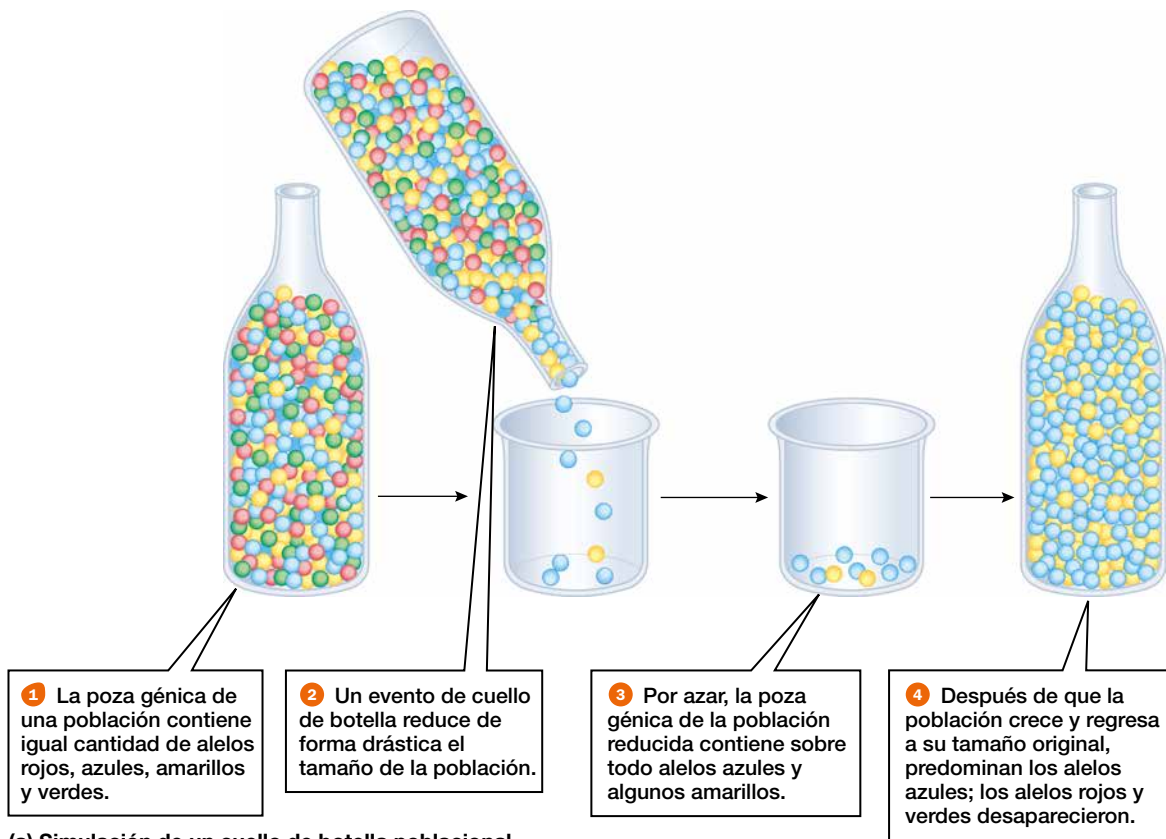
de dicho cuello de botella, sólo unos pocos individuos están disponibles para aportar genes a la siguiente generación. Los cuellos de botella poblacionales pueden cambiar con rapidez las frecuencias alélicas y reducir la variabilidad genética al eliminar alelos (**FIG. 16-6a**). Incluso si la población aumenta más tarde, los efectos genéticos del cuello de botella pueden permanecer durante cientos o miles de generaciones.

La pérdida de variabilidad genética debida a cuellos de botella se ha documentado en numerosas especies, incluido el elefante marino septentrional (**FIG. 16-6b**). El elefante marino se cazó casi hasta su extinción en el siglo XIX; hacia la década de 1890 sobrevivían sólo más o menos 20 individuos. Por lo general, los elefantes marinos machos dominantes monopolizan los apareamientos, de modo que un solo macho puede procrear toda la descendencia en este punto de cuello de botella extremo. Desde finales del siglo XIX, los elefantes marinos aumentaron en

número a más de 200 mil individuos, pero análisis bioquímicos muestran que todos los elefantes marinos septentrionales son casi idénticos genéticamente. Con tan poca variación genética, el elefante marino tiene poco potencial para evolucionar en respuesta a cambios ambientales (véase el “Guardián de la Tierra: Los peligros de reducir la poza génica” en la página 291). Debido a la limitada variación genética en esta especie, las especies permanecen vulnerables ante la extinción, sin importar cuántos elefantes marinos existan.

Las poblaciones fundadoras aisladas pueden producir cuellos de botella

El **efecto fundador** ocurre cuando un pequeño número de organismos fundan colonias aisladas. Una pequeña parvada de aves, por ejemplo, que se pierde durante la migración o es sacada de



(a) Simulación de un cuello de botella poblacional



(b) Elefantes marinos

FIGURA 16-6 Los cuellos de botella poblacionales reducen la variación

(a) Un cuello de botella poblacional puede reducir de manera drástica la variación genotípica y fenotípica porque los pocos organismos que sobreviven pueden portar todos conjuntos similares de alelos. (b) El elefante marino septentrional pasó por un cuello de botella poblacional en el pasado reciente. Como resultado, la diversidad genética de la población es en extremo baja.

PENSAMIENTO CRÍTICO Si una población se vuelve grande de nuevo después de un cuello de botella, con el tiempo, la diversidad genética aumentará. ¿Por qué?

CON MÁS DETALLE El principio Hardy-Weinberg

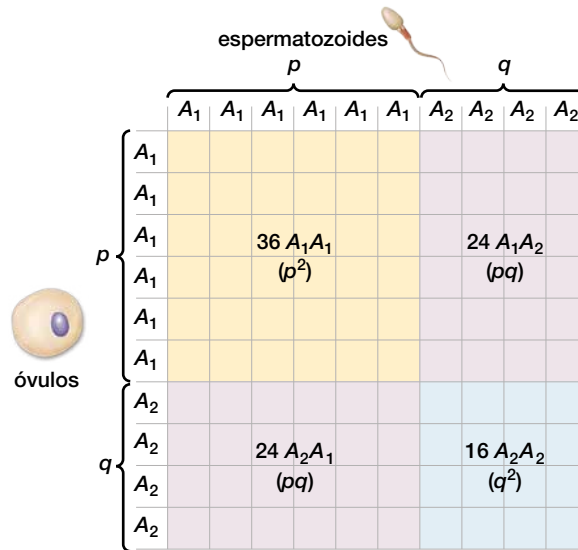
El principio Hardy-Weinberg afirma que las frecuencias alélicas permanecen constantes a lo largo del tiempo en la poza génica de una población grande en la cual haya apareamiento aleatorio pero no mutación, no flujo génico y no selección natural. Además, Hardy y Weinberg demostraron que, si las frecuencias alélicas no cambian en una población de equilibrio, la proporción de los individuos con un genotipo particular también permanecerá constante.

Para entender mejor la relación entre las frecuencias alélicas y la ocurrencia de genotipos, imagina una población de equilibrio cuyos miembros portan un gen que tiene dos alelos, A_1 y A_2 . Observa que cada individuo en esta población debe portar uno de tres posibles genotipos diploides (combinaciones de alelos):

A_1A_1 , A_1A_2 o A_2A_2 .

Supón que en la poza génica de la población, la frecuencia del alelo A_1 es p y la frecuencia del alelo A_2 es q . Hardy y Weinberg demostraron que las proporciones de los diferentes genotipos en la población pueden calcularse como:

Proporción de individuos con genotipo $A_1A_1 = p^2$
 Proporción de individuos con genotipo $A_1A_2 = 2pq$
 Proporción de individuos con genotipo $A_2A_2 = q^2$



Por ejemplo, si, en la poza génica de esta población, 60% de los alelos de un gen son A_1 y 40% son A_2 (esto es: $p = 0.6$ y $q = 0.4$), entonces las proporciones de los genotipos serían:

Proporción de individuos con genotipo $A_1A_1 = 36\%$ (porque $p^2 = 0.6 \times 0.6 = 0.36$)
 Proporción de individuos con genotipo $A_1A_2 = 48\%$ (porque $2pq = 2 \times 0.6 \times 0.4 = 0.48$)
 Proporción de individuos con genotipo $A_2A_2 = 16\%$ (porque $q^2 = 0.4 \times 0.4 = 0.16$)

FIGURA E16-1 Relación entre frecuencias alélicas y de genotipo Este cuadrado de Punnett muestra los genotipos esperados de 100 cigotos formados por apareamiento aleatorio en una población en la cual 60% de los espermatozoides y óvulos portan el alelo A_1 ($p = 0.6$) y 40% portan A_2 ($q = 0.4$). Como puedes ver, de cada 100 cigotos, el genotipo de 36 será A_1A_1 (36% , $p^2 = 0.36$), 48 será A_1A_2 (48% , $2pq = 0.48$) y 16 será A_2A_2 (16% , $q^2 = 0.16$).

Este resultado se muestra en forma gráfica en la **FIGURA E16-1**. Dado que todo miembro de la población debe poseer uno de los tres genotipos, las tres proporciones siempre deben sumar uno. Por esta razón, la expresión que relaciona la frecuencia alélica con las proporciones de genotipos puede escribirse como:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

donde los tres términos del lado izquierdo de la ecuación representan los tres genotipos.

curso por una tormenta puede asentarse en una isla aislada. Este grupo fundador puede, por azar, tener frecuencias alélicas que sean muy diferentes de las de la población progenitora. Si este es el caso, la poza génica de la población futura en la nueva ubicación será muy distinta a la de la población más grande de la cual se ramificó. Considera, por ejemplo, a los habitantes amish de Lancaster County, Pennsylvania, que son descendientes de sólo más o menos 200 inmigrantes del siglo XVIII. Entre los amish de Lancaster County actuales, un trastorno genético conocido como síndrome Ellis-van Creveld es mucho más común que entre la población general (**FIG. 16-7**). La prevalencia del síndrome entre los amish surgió de una sola pareja inmigrante que portaba el alelo Ellis-van Creveld. Puesto que la población fundadora era tan pequeña, esta sola ocurrencia significa que el alelo lo portaba una proporción comparativamente alta de la población (1 o 2 portadores de 200 frente a 1 en 1000 en la población general). Esta alta frecuencia alélica inicial, resultado del efecto fundador, combinada con la posterior deriva genética, condujeron a niveles extraordinariamente elevados de síndrome Ellis-van Creveld entre este grupo amish.

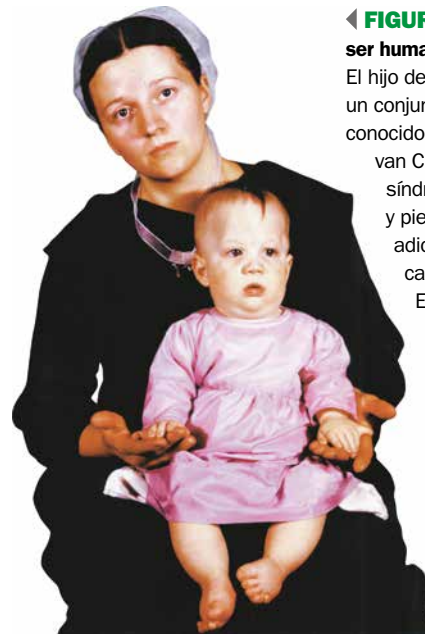


FIGURA 16-7 Ejemplo de un ser humano del efecto fundador

El hijo de esta mujer amish sufre de un conjunto de defectos genéticos conocido como síndrome Ellis-van Creveld. Los síntomas del síndrome incluyen brazos y piernas cortos, dedos adicionales y, en algunos casos, defectos cardíacos.

El efecto fundador explica la prevalencia de síndrome Ellis-van Creveld entre los residentes amish de Lancaster County, Pennsylvania.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Evolución de una amenaza

Los alelos mutantes que confieren resistencia a los antibióticos en los miembros de una población bacteriana pueden moverse hacia otras poblaciones mediante flujo génico y aumentar mediante deriva genética. Por ejemplo, SARM que viva en la piel de una persona puede transferirse hacia la piel de su compañero de cuarto vía una toalla compartida o artículo de vestir. Después de unirse a la población de bacterias no resistentes en la piel del compañero de cuarto, las SARM recién llegadas pueden reproducirse e incluso pueden transferir alelos de resistencia directo a bacterias locales a través de un proceso conocido como conjugación (véase el Capítulo 20). Los alelos de resistencia, introducidos a la población bacteriana en la piel del compañero de cuarto mediante flujo génico, después pueden experimentar deriva genética que aumenta su frecuencia. Pero, ¿qué ocurrirá si se introducen antibióticos al nuevo ambiente (esto es: al cuerpo del compañero de cuarto)? Descúbrelo en la Sección 16.3.

El apareamiento dentro de una población casi nunca es aleatorio

Los efectos del *apareamiento no aleatorio* pueden tener un papel significativo en la evolución, porque los organismos rara vez se aparean estrictamente al azar. Por ejemplo, muchos organismos tienen movilidad limitada y tienden a permanecer cerca de su lugar de nacimiento, eclosión o germinación. En dichas especies, la mayoría de los descendientes de un progenitor dado viven en la misma área; por ende, cuando se reproducen, hay buenas posibilidades de que se relacionarán con sus progenitores reproductivos. Dicha reproducción sexual entre parientes se llama *consanguinidad*.

Puesto que los parientes son genéticamente similares, la consanguinidad tiende a aumentar el número de individuos que heredan los mismos alelos de ambos progenitores y por tanto son homocigotos para muchos genes. Este aumento en homocigotos puede tener efectos dañinos, como el aumento en la ocurrencia de enfermedades o defectos genéticos. Muchas pozas génicas incluyen alelos recesivos dañinos que persisten en la población porque sus efectos negativos se enmascaran en portadores heterocigotos (que tienen una sola copia del alelo dañino). Sin embargo, la consanguinidad aumenta las probabilidades de producir descendientes homocigotos con dos copias del alelo dañino.

En los animales, el apareamiento no aleatorio también puede surgir si los individuos tienen preferencias o sesgos que influyen su elección de parejas. El ánser nival es un buen ejemplo. Los individuos de esta especie vienen en dos “fases de color”; algunos ánses navales son blancos, y otros son azul-grisáceo (FIG. 16-8). Aunque blancos y azul-grisáceos pertenecen a la misma especie, la elección de pareja no es aleatoria con respecto al color. Las aves muestran una fuerte tendencia a aparearse con un compañero del mismo color. Esta preferencia por parejas que sean similares se conoce como *apareamiento selectivo*.

Ni la consanguinidad ni el apareamiento selectivo por sí mismos alterarán las frecuencias alélicas en una población. No obstante, pueden tener grandes efectos sobre la distribución de diferentes genotipos, y por ende sobre la distribución de genotipos en la población.



▲ FIGURA 16-8 Apareamiento no aleatorio entre ánses navales El ánser nival, que tiene plumaje o blanco o azul-grisáceo, tiene más probabilidad de aparearse con otras aves del mismo color.

No todos los genotipos son igualmente benéficos

En una población de equilibrio hipotética, individuos de todos los genotipos sobreviven y se reproducen igualmente bien; ningún genotipo tiene ventaja alguna sobre los otros. Sin embargo, esta condición tal vez sólo se satisface rara vez, si acaso, en poblaciones reales. Aun cuando muchos alelos son neutros, en el sentido de que los organismos que poseen alguno de varios alelos tienen igual probabilidad de sobrevivir y reproducirse, algunos alelos confieren una ventaja sobre su poseedor. Cada vez que un alelo proporciona, en palabras de Alfred Russel Wallace, “un poco de superioridad”, los individuos que los portan son favorecidos mediante **selección natural**, el proceso mediante el cual los individuos con rasgos que los ayudan a sobrevivir y reproducirse dejan más descendientes que aquellos que carecen de dichos rasgos. En la siguiente sección se examina con más detalle el impacto de la selección natural.

La TABLA 16-1 resume las diferentes causas de evolución.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir cómo mutación, flujo génico, deriva genética, apareamiento no aleatorio y selección natural afectan la evolución?

TABLA 16-1	Causas de evolución
Proceso	Consecuencia
Mutación	Crea nuevos alelos; aumenta la variabilidad
Flujo génico	Aumenta la semejanza de diferentes poblaciones
Deriva genética	Produce cambio aleatorio de frecuencias alélicas; puede eliminar alelos
Apareamiento no aleatorio	Cambia las frecuencias genotípicas, pero no las alélicas
Selección natural y sexual	Aumenta la frecuencia de alelos favorecidos; produce adaptaciones



Los peligros de reducir la poza génica

Muchas de las especies de la Tierra están en peligro. De acuerdo con la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, más de 20 mil especies de plantas y animales en la actualidad están amenazadas con la extinción. Para la mayoría de estas especies en peligro, la principal amenaza es la destrucción del hábitat. Cuando el hábitat de una especie se reduce, su tamaño poblacional lo imita casi de manera invariable. Muchas personas, organizaciones y gobiernos están preocupados acerca del problema de las especies en peligro y trabajan para protegerlas a ellas y a sus hábitats. Por desgracia, una población que ya se volvió tan pequeña como para garantizar el estatus de “en peligro” es probable que experimente cambios evolutivos que aumenten sus posibilidades de extinción.

Un problema es que, en poblaciones pequeñas, las opciones de apareamiento son limitadas y una gran proporción de los apareamientos puede ser entre parientes cercanos. Esta consanguinidad aumenta las posibilidades de que la descendencia será homocigota para alelos recesivos dañinos. Estos individuos menos adaptados pueden morir antes de reproducirse, lo que reduce aún más el tamaño de la población.

Sin embargo, la mayor amenaza para las poblaciones pequeñas surge de su inevitable pérdida de diversidad genética (**FIG. E16-2**). A partir de la discusión de los cuellos de botella poblacionales, es evidente que, cuando las poblaciones se reducen a tamaños muy pequeños, muchos de los alelos que estuvieron presentes en la población original no estarán representados en la poza génica de la población restante. Más aún: se ha visto que la deriva genética en poblaciones pequeñas provocará que después muchos de los alelos sobrevivientes desaparezcan de la población de manera permanente (véase Fig. 16-5c). Puesto que la deriva genética es un proceso aleatorio, muchos de los alelos perdidos serán los ventajosos que anteriormente fueron favorecidos por selección natural. De manera inevitable, el número de diferentes alelos en la población se vuelve cada vez más pequeño. Incluso si con el tiempo el tamaño de una población en peligro comienza a crecer, puede tardar cientos de generaciones en restaurar la diversidad genética perdida.

¿Por qué tiene importancia que la diversidad genética de una población sea baja? La diversidad baja crea dos riesgos principales. Primero: la adaptabilidad de la población como totalidad se reduce por la pérdida de alelos ventajosos que subyacen a rasgos adaptativos. Es improbable que una población menos apta florezca. Segundo: una población empobrecida genéticamente carece de la variación que le permitirá adaptarse cuando cambien las condiciones ambientales. Cuando el ambiente cambia, como seguro sucederá, una especie genéticamente uniforme tiene menos probabilidad de contener individuos bien adaptados para sobrevivir y reproducirse bajo las nuevas condiciones. Una especie incapaz de adaptarse a las condiciones cambiantes está en un muy alto riesgo de extinción.



▲ **FIGURA E16-2 Reducción de pozas génicas** El lobo etíope está entre las especies con muy alto peligro de extinción, pues se sabe que tiene una diversidad genética en extremo baja.

¿Qué se puede hacer para preservar la diversidad genética de las especies en peligro? Desde luego, la mejor solución es preservar muchos de los diversos tipos de hábitat, de modo que, en primer lugar, las especies nunca estén cerca de estar en peligro de extinción. Sin embargo, la población humana ha crecido tanto y en consecuencia se ha apropiado de gran parte de los recursos de la tierra que esta solución es imposible en muchos lugares. Para muchas especies, la única solución es asegurar que las áreas de hábitat conservado sean tan grandes como para que contengan poblaciones de tamaño suficiente para incluir la mayor parte de la diversidad genética total de las especies amenazadas.

PENSAMIENTO CRÍTICO En muchos casos, las circunstancias evitan la preservación de una gran área ininterrumpida del hábitat de una especie amenazada. Sin embargo, en ocasiones, muchas áreas más pequeñas pueden protegerse. En tales casos, los biólogos conservacionistas destacan que las áreas pequeñas deben estar ligadas mediante corredores del hábitat adecuado. ¿Puedes explicar por qué?

16.3 ¿CÓMO FUNCIONA LA SELECCIÓN NATURAL?

A diferencia de las otras causas de evolución estudiadas, la selección natural conduce a la evolución de rasgos que mejoran la capacidad de un organismo para sobrevivir y reproducirse. Estudiar la evolución adaptativa que resulta de la selección natural ha sido un objetivo principal de la biología evolutiva.

La selección natural surge de la reproducción desigual

El economista británico Herbert Spencer acuñó en 1864 la frase “sobrevivencia del más apto” para resumir el proceso que Darwin nombró como selección natural. Pero esta formulación no es muy precisa: la selección natural favorece los rasgos que aumentan la sobrevivencia de su poseedor sólo en la medida



Cáncer y medicina darwiniana

En años recientes, un creciente número de médicos e investigadores biomédicos se han dado cuenta de que la práctica médica debe informarse con la apreciación de cómo la evolución afecta la salud y la enfermedad humanas. Considera, por ejemplo, el cáncer. Aunque un tumor canceroso es un crecimiento anormal y dañino de tejido, también es una población de células en evolución. La población de células que forma el tumor ocupa un hábitat particular dentro de un cuerpo, y las células en la población tienden a poseer una variedad de diferentes genotipos. Esta variedad surge porque las células cancerosas por lo general contienen múltiples mutaciones. Cuando las células se replican, lo que hacen con mucha más frecuencia que las células normales, es probable que adquieran mutaciones adicionales. Las células en un tumor en esencia compiten entre ellas para sobrevivir y reproducirse. Las células que están mejor adaptadas al ambiente local dejan más descendencia, y con el tiempo el tumor evoluciona: su constitución genética cambia.

Si entiendes cómo funciona la selección natural, tal vez puedas predecir qué ocurre cuando un tumor se trata con quimioterapia. El medicamento cambia el ambiente del tumor de tal forma que muchas células cancerosas no pueden sobrevivir. Sin embargo, con frecuencia, algunas de las células tienen alelos mutantes que les permiten resistir el medicamento. Estas células resistentes sobreviven el ataque, y ellas o sus descendientes pueden moverse hacia nuevos ambientes en diferentes partes del cuerpo. Con el tiempo, las células resistentes proliferan y el paciente canceroso ahora tiene múltiples tumores, todos los cuales son resistentes al tratamiento con quimioterapia. Este escenario evolutivo ayuda a explicar por qué un paciente canceroso, después de la quimioterapia, a veces parece estar libre de cáncer (porque la mayoría de las células del tumor fueron destruidas, pero algunas células restantes son indetectables), sólo para más tarde sufrir una recurrencia incluso más amenazante (porque la selección natural favoreció la evolución de poblaciones de células cancerosas resistentes a la quimioterapia, que con el tiempo se dispersaron y crecieron).

Algunos investigadores del cáncer creen que una comprensión más profunda de los detalles de la evolución de los tumores podría ayudar a mejorar los tratamientos contra el cáncer. Por ejemplo, si se supiera cuáles genotipos de célula cancerosa son favorecidos en el ambiente creado por un medicamento particular, los médicos podrían administrar primero dicho medicamento. Después, cuando la población del tumor se haya reducido a un pequeño grupo de células resistentes, podría introducirse un segundo medicamento, que se sabe hace inhabitable el ambiente para el tipo de célula sobreviviente, justo en el momento correcto para reducir la adaptabilidad de las células antes de que tengan oportunidad de moverse hacia nuevos ambientes en el cuerpo. Como dice un investigador del cáncer, los médicos deben “jugar ajedrez, no *aplata-al-topo*” con los tumores en evolución. Conforme los investigadores con una perspectiva evolutiva aprendan más acerca de cómo evolucionan los diferentes tipos de cáncer, los médicos serán cada vez más capaces de jugar ajedrez con los tumores... y ganar.

EVALÚA LO SIGUIENTE Un equipo de médicos trató cuatro pacientes con cáncer de mama. Cada paciente recibió un curso de quimioterapia (la misma combinación de medicamentos para cada paciente). Además, investigadores secuenciaron el genotipo de células en tejido de piel sano y en el tumor de cada paciente a intervalos durante el periodo de tratamiento. Al final del curso de tratamiento, los cuatro pacientes fueron declarados libres de cáncer detectable. Pero en 18 meses, tres de los pacientes sufrieron una recaída. Los investigadores secuenciaron muestras de los nuevos tumores. Si comparas la información genética de los cuatro pacientes, ¿qué tipo de diferencia puedes esperar encontrar entre el paciente curado y aquellos que sufrieron recaídas? ¿Cómo podría la teoría de la evolución mediante selección natural explicar la diferencia?

que el mejoramiento en la supervivencia conduce al mejoramiento de la reproducción. Un rasgo que mejora la supervivencia puede, por ejemplo, aumentar la probabilidad de que un individuo sobreviva lo suficiente como para reproducirse, o puede aumentar el tiempo de vida de un organismo y, en consecuencia, su número de oportunidades para reproducirse. Pero, a final de cuentas, es su éxito reproductivo el que determina el futuro de los alelos de un individuo y la prevalencia en la siguiente generación de los rasgos asociados con dichos alelos. Por tanto, el principal impulsor de la selección natural son las diferencias en la reproducción: los individuos que portan ciertos alelos dejan más descendientes (quienes heredan dichos alelos) que otros individuos con diferentes alelos. En la terminología de la biología evolutiva, se dice que los individuos con mayor éxito reproductivo durante su vida tienen mayor **aptitud** que los individuos con menor éxito reproductivo. (Para un ejemplo de cómo el concepto de aptitud puede ayudar a la práctica médica, consulta el “Guardián de la salud: Cáncer y medicina darwiniana”).

La selección natural actúa sobre los fenotipos

Aunque la evolución se definió como los cambios en la composición genética de una población, es importante reconocer que la selección natural no actúa directo sobre los genotipos de organismos individuales. Más bien, la selección natural actúa sobre los fenotipos, las estructuras y los comportamientos mostrados por los miembros de una población. Sin embargo, esta selección de fenotipos en forma inevitable afecta los genotipos presentes en una población, porque fenotipos y genotipos están estrechamente ligados. Por ejemplo, se sabe que la altura de una planta de guisante está influida de manera muy fuerte por los alelos de ciertos genes de la planta. Si una población de plantas de guisantes encontrara condiciones ambientales que favorecieran plantas más altas, entonces las plantas más altas dejarían más descendientes. Estos descendientes portarían los alelos que contribuyeron a la altura de sus progenitores. Por ende, si la selección natural favorece un fenotipo particular, favorecerá al genotipo subyacente.

Algunos fenotipos se reproducen con más éxito que otros

Como has visto, la selección natural sólo significa que algunos fenotipos se reproducen con más éxito que otros. Este proceso simple es un agente tan poderoso de cambio porque solo los fenotipos más aptos transmiten rasgos a las generaciones posteriores. Pero, ¿qué hace apto a un fenotipo? Los fenotipos exitosos son aquellos que tienen las mejores **adaptaciones**: características que ayudan a la sobrevivencia y la reproducción individual en un ambiente particular.

Un ambiente tiene componentes no vivos y vivos

Los organismos individuales deben luchar con un ambiente que incluye tanto factores físicos no vivos como los otros organismos vivientes con los que interactúa el individuo. El componente no viviente del ambiente incluye factores como clima, disponibilidad de agua y de nutrimentos. Estos factores no vivientes tienen un importante papel en la determinación de los rasgos que ayudan a la sobrevivencia y la reproducción de un organismo. Sin embargo, las adaptaciones también surgen debido a las interacciones con el componente vivo del ambiente, a saber, otros organismos. Un ejemplo simple ilustra este concepto.

Considera una planta de césped búfalo que crece en un pequeño trozo de suelo en las planicies orientales de Wyoming. Las raíces de la planta deben ser capaces de tomar suficiente agua y minerales para crecer y reproducirse, y en dicha medida, deben adaptarse a su ambiente no viviente. Pero incluso en las secas praderas de Wyoming, este requisito es relativamente trivial, siempre que la planta esté sola y protegida en su metro cuadrado de suelo. Sin embargo, en realidad, muchas otras plantas (otras plantas de césped búfalo, así como otros céspedes, arbustos artemisa y flores silvestres anuales) también brotan en ese mismo trozo de suelo. Si el césped búfalo ha de sobrevivir, debe competir con las otras plantas por recursos. Sus largas y profundas raíces, y eficientes métodos de ingesta de minerales, evolucionaron no sólo porque las planicies son secas, sino también porque el césped búfalo debe coexistir con animales que desean comerlo, como el ganado y otros animales herbívoros que pacen en la pradera. De modo que, con el tiempo, las plantas de césped búfalo

más duras y difíciles de comer sobrevivieron mejor y se reprodujeron más en la pradera que los céspedes búfalo menos duros. Como resultado, las hojas del césped búfalo son bastante duras; compuestos de sílice incrustados las refuerzan.

La competencia actúa como agente de selección

Como muestra el ejemplo del césped búfalo, una de las principales fuentes de selección natural es la **competencia** con otros organismos por recursos escasos. La competencia por recursos es más intensa entre los miembros de la misma especie porque, como Darwin escribió en *El origen de las especies*, “frecuentan los mismos distritos, requieren el mismo alimento y están expuestos a los mismos peligros”. En otras palabras, ningún par de organismos en competencia tienen requerimientos tan similares para sobrevivir como dos miembros de la misma especie. Aunque diferentes especies también pueden competir por los mismos recursos, por lo general lo hacen en menor medida que los individuos dentro de una especie.

Predadores y presas actúan como agentes de selección

Cuando dos especies interactúan de manera extensa, cada una ejerce fuerte selección sobre la otra. Cuando una evoluciona una nueva característica o modifica una antigua, la otra en general evoluciona nuevas adaptaciones en respuesta. Este proceso en el que las especies afectan mutuamente la evolución de cada una se llama **coevolución**. Acaso la forma más familiar de coevolución se encuentra en las relaciones depredador-presa.

La **depredación** describe cualquier interacción en la que un organismo consume a otro. En algunos casos, la coevolución entre depredadores (aquellos que realizan el consumo) y la presa (aquellos que son consumidos) es una especie de carrera armamentista biológica, en la que cada lado evoluciona nuevas adaptaciones en respuesta al escalamiento de la otra. Darwin usó el ejemplo de lobos y ciervos: la depredación de los lobos selecciona contra los ciervos lentos o descuidados, lo que en consecuencia deja a los ciervos más rápidos y más alertas para reproducirse y transmitir estos rasgos. Los ciervos alertas y rápidos seleccionan a su vez contra los lobos lentos y torpes, porque dichos depredadores no pueden adquirir suficiente alimento.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Evolución de una amenaza

La resistencia a los antibióticos evoluciona mediante selección natural. Para ver cómo, imagina un paciente de hospital con una herida infectada. Un médico decide tratar la infección con un goteo intravenoso de penicilina. Conforme el antibiótico pasa a través de los vasos sanguíneos del paciente, millones de bacterias mueren antes de poder reproducirse. Sin embargo, algunas bacterias portan un raro alelo que codifica una enzima que destruye penicilina. Las bacterias portadoras de este raro alelo son capaces de sobrevivir y reproducirse, y sus descendientes heredan el alelo destructor de penicilina. Después de algunas generaciones, la frecuencia del alelo destructor de penicilina en las bacterias ha proliferado a casi 100%, y la frecuencia del alelo normal ha declinado hasta casi cero. Como resultado de selección natural impuesta por el poder asesino del antibiótico, evolucionó la población de bacterias dentro del cuerpo del paciente. La poza génica de la población cambió, y la selección natural, en forma de destrucción bacteriana por penicilina, causó el cambio.



Césped búfalo

La resistencia a los antibióticos ilustra puntos clave acerca de la selección natural

El ejemplo de la resistencia a los antibióticos destaca algunas características importantes de la selección natural.

- **La selección natural no causa cambios genéticos en los individuos.** Los alelos para resistencia a los antibióticos surgen de manera espontánea en algunas bacterias, mucho antes de que las bacterias encuentren un antibiótico. Los antibióticos no hacen que aparezca la resistencia; su presencia sólo favorece la supervivencia de las bacterias con alelos destructores de antibióticos sobre aquellas sin dichos alelos.
- **La selección natural actúa sobre los individuos, pero las poblaciones son las que cambian por evolución.** El agente de selección natural (en este ejemplo, antibióticos) actúa sobre bacterias individuales. Como resultado, algunos individuos se reproducen y otros no. Sin embargo, la población como totalidad es la que evoluciona conforme cambian sus frecuencias alélicas.
- **La evolución mediante selección natural no es progresiva; no hace “mejores” a los organismos.** Los rasgos favorecidos por la selección natural se modifican conforme cambia el ambiente. Las bacterias resistentes son favorecidas sólo cuando están presentes los antibióticos. Más tarde, cuando el ambiente ya no los contiene, las bacterias resistentes pueden estar en desventaja en relación con otras bacterias.

La selección sexual favorece rasgos que ayudan a un organismo a aparearse

En muchas especies animales, los machos tienen características notorias como colores brillantes, plumas o aletas largas, o astas elaboradas. Los machos también pueden mostrar elaborados comportamientos de cortejo. Aunque estas características y comportamientos extravagantes por lo general tienen un papel en el apareamiento, también parecen no ser acordes con la supervivencia y la reproducción eficientes. Los ornamentos y demostraciones exagerados pueden ayudar a los machos a ganar acceso a las hembras, pero también pueden hacerlos más notorios y por tanto vulnerables a los depredadores. Darwin estaba intrigado por esta aparente contradicción. Él acuñó el término **selección sexual** para describir el tipo especial de selección que actúa sobre los rasgos que ayudan a un animal a conseguir una pareja sexual.

Darwin reconoció que la selección sexual podría estar impulsada o por competencias sexuales entre los machos o por preferencias de las hembras por fenotipos particulares en los machos. La competencia macho-macho para acceder a las hembras puede favorecer la evolución de características que proporcionen una



▲ **FIGURA 16-10** La vistosa cola del pavo real evolucionó a través de selección sexual. Los ancestros de los pavos reales hembras actuales aparentemente eran quisquillosas al momento de elegir un macho con el cual aparearse, lo que favoreció a los machos con colas más largas y más coloridas.

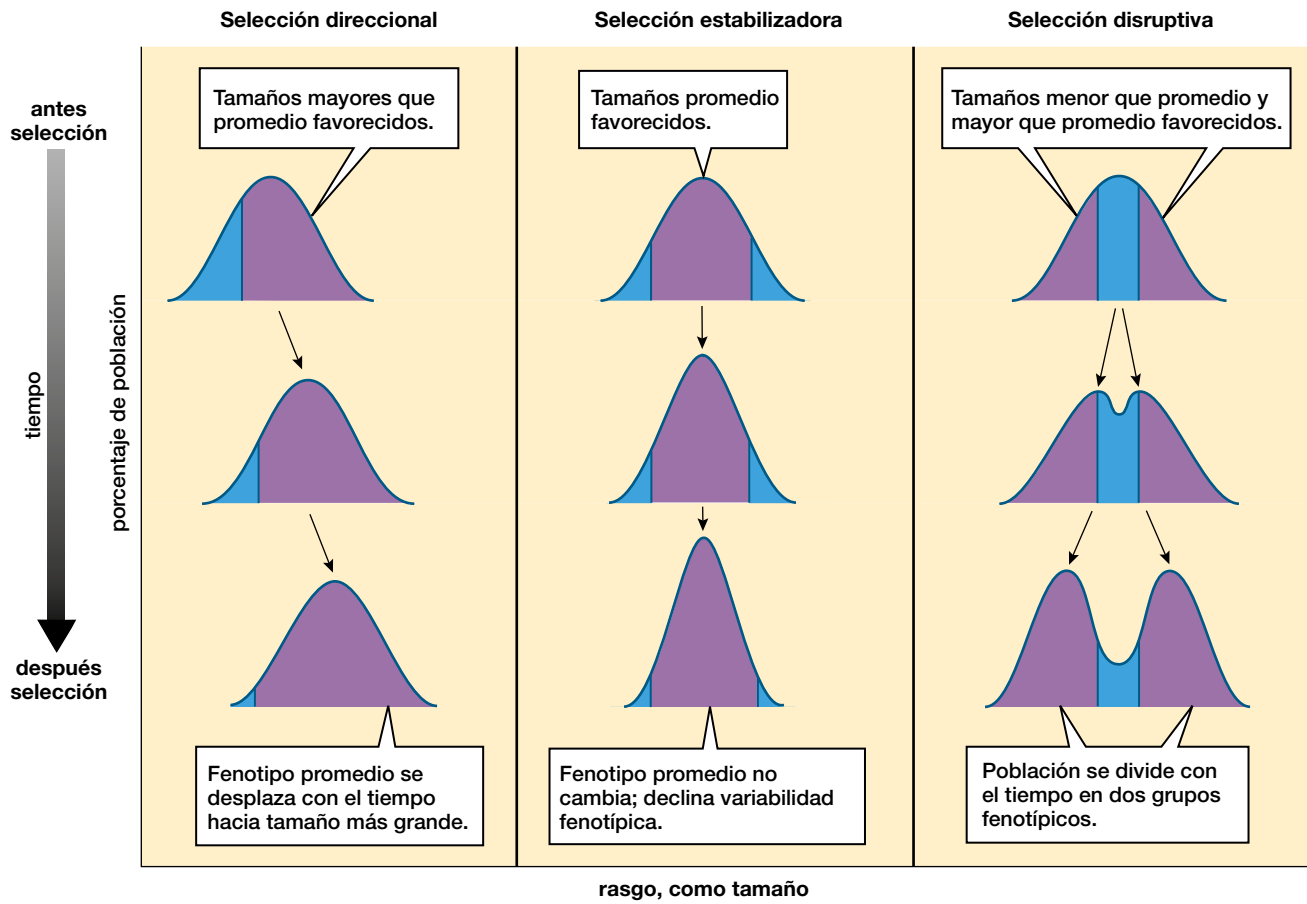
ventaja en peleas o demostraciones rituales de agresión (**FIG. 16-9**). En las especies animales en las cuales las hembras seleccionan de manera activa a sus parejas sexuales, con frecuencia parecen preferir machos con los ornamentos más elaborados o las demostraciones más extravagantes (**FIG. 16-10**). ¿Por qué?

Una hipótesis es que las estructuras, los colores y las demostraciones de los machos que no aumentan la supervivencia pueden ofrecer a una hembra una señal externa de la condición de un macho. Sólo un macho vigoroso y energético puede sobrevivir cuando está cargado con coloración notoria o una gran cola que puede hacerlo más vulnerable a los depredadores. Por el contrario, los machos que son débiles o están bajo ataque de parásitos no tienen brillo y son desaliñados comparados con los machos saludables. Una hembra que elige al macho más brillante y más ornamentado también elige al macho más sano. Al hacerlo, gana adaptabilidad si, por ejemplo, el macho más sano proporciona cuidado parental superior a la descendencia o si porta alelos para resistencia a enfermedades que heredarán los descendientes y ayudarán a asegurar su supervivencia. Por tanto, las hembras ganan una ventaja reproductiva al elegir al macho más ostensiblemente ornamentado, y los rasgos (incluida la ornamentación exagerada) de estos machos ostentosos se transmitirán a generaciones posteriores.

◀ **FIGURA 16-9** La competencia entre machos favorece la evolución de estructuras para combate ritual a través de la selección sexual. Dos machos carneros pelean durante la estación otoñal de apareamiento. En muchas especies es improbable que los perdedores de tales competencias se apareen, mientras que los ganadores gozan de tremendo éxito reproductivo.

PENSAMIENTO CRÍTICO Si estudiaras una población de carneros y pudieras identificar al padre y la madre de cada ternero nacido, ¿predirías que la diferencia en número de descendientes entre el adulto con más éxito reproductivo y el adulto con menos éxito sería mayor para los machos o para las hembras?





▲ **FIGURA 16-11** Tres maneras en que la selección afecta con el tiempo a una población Ilustración gráfica de tres maneras en que la selección natural y/o sexual, que actúa sobre una distribución normal de fenotipos, puede afectar con el tiempo a una población. En todas las gráficas, las áreas azules representan individuos que son seleccionados contra, esto es: aquellos que no se reproducen de manera tan exitosa como lo hacen los individuos en el rango morado.

PENSAMIENTO CRÍTICO Cuando la selección es direccional, ¿existe algún límite a cuán extremo se volverá el rasgo bajo selección? ¿Por qué sí o por qué no?

La selección puede influir las poblaciones en tres formas

Las selecciones natural y sexual pueden conducir a varios patrones de cambio evolutivo. Los biólogos evolutivos agrupan dichos patrones en tres categorías (FIG. 16-11):

- La **selección direccional** favorece a los individuos con un valor extremo de un rasgo y selecciona contra los individuos promedio y aquellos en el extremo opuesto. Por ejemplo, la selección direccional puede favorecer el tamaño pequeño y seleccionar contra individuos promedio y grandes en una población.
- La **selección estabilizadora** favorece a los individuos con el valor promedio de un rasgo (por ejemplo, tamaño corporal intermedio) y selecciona contra los individuos con valores extremos.
- La **selección disruptiva** favorece a los individuos en ambos extremos de un rasgo (por ejemplo, tamaños corporales tanto grandes como pequeños) y selecciona contra los individuos con valores intermedios.

La selección direccional desplaza los rasgos en una dirección específica

Si las condiciones ambientales cambian en una forma consistente, una especie puede responder mediante la evolución en una dirección consistente. Por ejemplo, durante los pasados periodos de edad

de hielo, en los que el clima de la Tierra se enfrió en forma considerable, muchas especies de mamíferos evolucionaron pelajes más gruesos. La evolución de la resistencia a los antibióticos en las bacterias es otro ejemplo de selección direccional: cuando los antibióticos están presentes en el ambiente de una especie bacteriana, los individuos con mayor resistencia se producen de manera más prolífica que los individuos con menos resistencia.

La selección estabilizadora actúa contra los individuos que se desvían demasiado del promedio

La selección direccional no puede durar por siempre. ¿Qué ocurre una vez que una especie está bien adaptada a un ambiente particular? Si el ambiente no cambia, la mayor parte de las nuevas variaciones que aparecen serán dañinas. Bajo estas condiciones, se espera que las especies estén sujetas a selección estabilizadora, la cual favorece la sobrevivencia y la reproducción de individuos promedio. La selección estabilizadora en general ocurre cuando un rasgo está bajo presiones ambientales opositoras provenientes de dos fuentes diferentes. Por ejemplo, entre las lagartijas del género *Aristelliger*, las lagartijas más pequeñas tienen un tiempo difícil defendiendo territorios, pero las lagartijas más grandes tienen más probabilidad de ser comidas por búhos. Como resultado, las lagartijas *Aristelliger* están bajo selección estabilizadora que favorece tamaños corporales intermedios.



▲ **FIGURA 16-12 Estrilda piquigorda ventrinegra** Como resultado de selección disruptiva, cada estrilda piquigorda ventrinegra tiene o un pico grande (izquierda) o un pico pequeño (derecha).

La selección disruptiva adapta a los individuos dentro de una población a diferentes hábitats

La selección disruptiva puede ocurrir cuando una población habita una área con más de un tipo de recurso útil. En esta situación, las características más adaptativas pueden ser diferentes para cada tipo de recurso. Por ejemplo, la fuente de alimento de la estrilda piquigorda ventrinegra (**FIG. 16-12**), una pequeña ave comedora de nueces, que se encuentra en los bosques de África, incluye tanto semillas duras como semillas blandas. Romper semillas duras requiere un gran pico robusto, pero un pico más pequeño y puntiagudo es una herramienta más eficiente para procesar semillas blandas. En consecuencia, las estrildas piquigordas ventrinegras tienen picos de dos tamaños. Una ave puede tener un pico grande o un pico pequeño, pero muy pocas aves tienen un pico con tamaño medio; los individuos con picos de tamaño intermedio tienen una tasa de supervivencia más baja que aquellos con picos o grandes o pequeños. Por tanto, la selección disruptiva en las estrildas piquigordas ventrinegras favorece a las aves con picos grandes y a las aves con picos pequeños, pero no a aquellas que tienen picos de tamaño medio.

Las estrildas piquigordas ventrinegras representan un ejemplo de *polimorfismo balanceado*, en el que dos o más fenotipos se mantienen en una población. En muchos casos de polimorfismo balanceado persisten múltiples fenotipos, porque cada uno es favorecido por un factor ambiental separado. Por ejemplo, considera dos formas diferentes de hemoglobina que están presentes en algunas poblaciones humanas en África. En estas poblaciones, las moléculas de hemoglobina de personas que son homocigotas para un alelo particular producen hemoglobina defectuosa que se acumula en cadenas largas, lo cual distorsiona y debilita los eritrocitos. Esta distorsión produce una enfermedad seria conocida como anemia falciforme, que puede matar a sus víctimas. Antes de la llegada de la medicina moderna, las personas homocigotas para el alelo falciforme no tenían probabilidad de sobrevivir lo suficiente como para reproducirse. Entonces, ¿por qué la selección natural no eliminó el alelo?

Lejos de eliminarse, el alelo falciforme está presente en casi la mitad de la población en algunas áreas de África. La persistencia del alelo parece ser el resultado de selección contrabalanceada que favorece a los portadores heterocigotos del alelo. Los heterocigotos, quienes tienen un alelo para hemoglobina defectuosa y un alelo para hemoglobina normal, sufren de anemia leve pero también muestran mayor resistencia a la malaria, una enfermedad mortal que afecta los eritrocitos y que está extendida en África ecuatorial. En áreas de África con alto riesgo de malaria, los heterocigotos debieron sobrevivir y reproducirse con más éxito que algún tipo de homocigoto. Como resultado, se han preservado el alelo de hemoglobina normal y el alelo falciforme.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir por qué la selección de fenotipos puede afectar la evolución de genotipos?
- explicar cómo la competencia y la depredación influyen la evolución?
- explicar cómo opera la selección sexual y describir ejemplos de su resultado?
- comparar y contrastar las selecciones direccional, estabilizadora y disruptiva?

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Evolución de una amenaza

El uso excesivo de antibióticos ha acelerado la evolución de la resistencia a los mismos. Cada año, los médicos estadounidenses extienden más de 100 millones de recetas para antibióticos; los Centros para el Control de Enfermedades estiman que casi la mitad de estas recetas son innecesarias.

Aunque el uso y mal uso médico de los antibióticos son las fuentes más importantes de selección natural para la resistencia a éstos, los antibióticos también permean el ambiente afuera del cuerpo. En Estados Unidos, cada año se administran más de 13 mil toneladas de antibióticos a animales de granja. Además, los suelos y el agua de la Tierra están envenenados con antibióticos que entran al ambiente a través de desechos humanos y de ganado, y a partir de jabones y limpiadores antibacterianos que ahora se usan de manera rutinaria en muchos hogares y centros de trabajo. Como resultado de esta alteración masiva del ambiente, bacterias resistentes se encuentran ahora no sólo

en hospitales y los cuerpos de personas enfermas, sino también en los alimentos, el agua y el suelo. Las bacterias susceptibles están bajo ataque constante, y las cepas resistentes tienen poca competencia. En el combate contra las enfermedades, de manera atropellada se han pasado por alto algunos principios básicos de biología evolutiva y ahora se están pagando precios muy altos.

PENSAMIENTO CRÍTICO Los microbiólogos han descubierto que alelos asociados con la resistencia a los antibióticos están presentes en bacterias que viven en el suelo, incluso en ambientes que son relativamente libres de contaminación de antibióticos provenientes de actividades humanas. ¿Por qué dichos alelos están presentes (aunque sea en niveles bajos) en poblaciones bacterianas? Por el contrario, si los alelos resistentes son benéficos, ¿por qué son raros en poblaciones naturales de bacterias?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

16.1 ¿Cómo se relacionan poblaciones, genes y evolución?

La evolución es el cambio en las frecuencias de alelos en la poza génica de una población. Las frecuencias alélicas en una población permanecerán constantes a través de las generaciones sólo si se satisfacen las siguientes condiciones: (1) no hay mutación, (2) no hay flujo génico, (3) la población es muy grande, (4) todos los apareamientos son aleatorios y (5) todos los genotipos se reproducen igualmente bien (esto es: no hay selección natural).

16.2 ¿Qué causa la evolución?

El cambio evolutivo es causado por mutación, flujo génico, tamaño poblacional pequeño, apareamientos no aleatorios y selección natural.

Las mutaciones son cambios aleatorios no dirigidos en la composición del ADN. Aunque la mayoría de las mutaciones son neutras o dañinas para el organismo, algunas resultan ser ventajosas en ciertos ambientes. Las mutaciones son raras y por sí mismas no cambian mucho las frecuencias alélicas, pero proporcionan el material bruto para la evolución mediante otros procesos.

El flujo génico es el movimiento de alelos entre distintas poblaciones de una especie. Tiende a reducir las diferencias en la composición genética de poblaciones diversas.

Si una población es pequeña, los eventos aleatorios pueden reducir la supervivencia y la reproducción de un número desproporcionado de individuos que portan un alelo particular, lo que en consecuencia cambia enormemente la frecuencia de alelos en la población; esto es deriva genética.

El apareamiento no aleatorio, como el selectivo, puede cambiar la distribución de genotipos en una población, en particular al aumentar la proporción de homocigotos.

La supervivencia y reproducción de los organismos están influidas por sus fenotipos. Puesto que el fenotipo depende del genotipo, al menos de manera parcial, la selección natural tiende a favorecer la persistencia de ciertos alelos a costa de otros.

16.3 ¿Cómo funciona la selección natural?

La selección natural es impulsada por diferencias en el éxito reproductivo entre distintos genotipos. La selección natural surge a partir de las interacciones de los organismos con las partes vivas y no vivas de sus ambientes. Cuando dos especies interactúan de manera intensiva, ambas pueden evolucionar en respuesta. Los fenotipos que ayudan a los organismos a aparearse pueden evolucionar mediante selección sexual.

Términos clave

adaptación 293
aptitud 292
coevolución 293
competencia 293
cuello de botella
poblacional 287

depredación 293
deriva genética 286
efecto fundador 288
flujo génico 284
frecuencia alélica 283
mutación 284

población 282
población de equilibrio 284
poza (pool) génica 283
principio
Hardy-Weinberg 284
selección direccional 295
selección disruptiva 295
selección estabilizadora 295
selección natural 290
selección sexual 294

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- Los alelos responsables de la resistencia a los antibióticos en las bacterias
 - surgen en respuesta a la presencia de antibióticos.
 - son idénticos a los alelos responsables para la resistencia a los pesticidas en los insectos.
 - están presentes en poblaciones bacterianas que nunca se han expuesto a antibióticos.
 - se formaron mediante interacciones entre moléculas de antibiótico y ADN bacteriano.
- La selección estabilizadora sobre un rasgo tiende a
 - hacerlo más extremo.
 - reducir la variabilidad en el rasgo.
 - disminuir la frecuencia de los alelos asociados con el rasgo.
 - resultar en elaborados ornamentos en los machos.
- Una adaptación es
 - cualquier rasgo que surge a partir de una mutación.
 - un rasgo que aumenta el éxito reproductivo de su portador.
 - cualquier rasgo que cambia durante la vida de un organismo.
 - un rasgo que surge debido a flujo génico o deriva genética.
- ¿Cuál de los siguientes enunciados acerca de las mutaciones es falso?
 - Las mutaciones en un sitio cromosómico dado son raras.
 - Los genomas de la mayoría de las personas contienen algunos alelos mutantes que no están presentes en alguno de los progenitores.
 - Las mutaciones son la fuente última de variabilidad genética.
 - Es más probable que las mutaciones benéficas ocurran cuando un organismo necesita cambiar.
- La deriva genética ocurre
 - cuando distintos fenotipos tienen diferente éxito reproductivo.
 - en poblaciones pequeñas, pero no en poblaciones grandes.
 - cuando sólo se reproduce un subconjunto aleatorio de una población.
 - en los mamíferos, pero no en las bacterias.

Llena los espacios

- El _____ ofrece un modelo matemático simple para una población que no evoluciona, también llamada población _____, en la cual las frecuencias _____ no cambian con el tiempo. ¿Es probable encontrar dichas poblaciones en la naturaleza? _____

2. Diferentes versiones del mismo gen se llaman _____. Estas versiones surgen como resultado de cambios en la secuencia de _____. que forman el gen. Estos cambios se conocen como _____. Un individuo con dos copias idénticas de un gen dado se describe como _____ para dicho gen, mientras que un individuo con dos versiones diferentes de dicho gen se describe como _____.
3. _____ de un organismo se refiere a los alelos específicos que se encuentran dentro de sus cromosomas, mientras que los rasgos que producen estos alelos se llaman _____. ¿Sobre cuál de éstos actúa la selección natural? _____
4. Una forma aleatoria de evolución se llama _____. Esta forma de evolución ocurre más rápidamente y tiene mayor efecto en las poblaciones que son _____. Dos causas importantes de esta forma de evolución son _____ y _____. ¿Cuál de éstas se aplicaría a una población iniciada por un par de progenitores que quedaron varados en una isla? _____
5. La competencia es más intensa entre los miembros de _____. Los depredadores y sus presas actúan como agentes de _____ uno sobre el otro, lo que resulta en una forma de evolución llamada _____. Esto resulta en la evolución de características llamadas _____ que ayudan tanto a depredadores como a sus presas a sobrevivir y reproducirse.
6. La aptitud evolutiva de un organismo se mide por su éxito _____. La aptitud de un organismo puede modificarse si cambia su _____.
2. Define *población de equilibrio*. Destaca las condiciones que debe satisfacer una población para permanecer en equilibrio genético.
3. ¿Cómo el tamaño poblacional afecta la probabilidad de cambios en las frecuencias alélicas sólo por azar? ¿Pueden ocurrir cambios significativos en las frecuencias alélicas (esto es, evolución) como resultado de deriva genética?
4. Si mides las frecuencias alélicas de un gen y descubres grandes diferencias de las predichas por el principio Hardy-Weinberg, ¿ello probaría que está ocurriendo selección natural en la población que estudias? Revisa las condiciones que conducen a una población de equilibrio y explica tu respuesta.
5. A las personas les encanta decir que “no puedes probar una negación”. Estudia de nuevo el experimento de la Figura 16-3 y comenta acerca de lo que demuestra.
6. Describe las tres formas en las cuales la selección natural puede afectar con el tiempo a una población. ¿Cuál forma es más probable que ocurra en ambientes estables y cuál puede ocurrir en ambientes que cambian con rapidez?
7. ¿Qué es la selección sexual? ¿En qué se parece y en qué se diferencia la selección sexual a otras formas de selección natural?

Aplicación de conceptos

1. En Norteamérica, la estatura promedio de los seres humanos adultos ha aumentado de manera estable durante décadas. ¿Está ocurriendo selección direccional? ¿Qué datos justificarían tu respuesta?
2. Hacia la década de 1940, la población de grullas americanas se redujo a sólo 15 individuos. Gracias a medidas de conservación, su número ahora aumenta. ¿Qué problemas evolutivos especiales enfrentan las grullas americanas ahora que pasaron por un cuello de botella poblacional?

Preguntas de repaso

1. ¿Qué es una poza génica? ¿Cómo determinarías las frecuencias alélicas en una poza génica?

17

EL ORIGEN DE LAS ESPECIES



Paedophryne amauensis, una minúscula rana desconocida para la ciencia hasta 2013, es una de varias especies antes desconocidas, que fue encontrada en los bosques de Nueva Guinea.

ESTUDIO DE CASO

habían perdido: una pequeña rana, más pequeña que el botón de una camisa. De hecho, la rana era más pequeña que cualquier otro animal con columna vertebral conocido. Y todavía más, la rana era de un tipo hasta entonces desconocido para la ciencia: era una especie recién descubierta. La nueva especie de rana, que sus descubridores bautizaron *Paedophryne amauensis*, es una de muchas especies recién descubiertas en Nueva Guinea, incluidas aves, mamíferos, mariposas y plantas con flores.

Nueva Guinea no es el único lugar que produce interesantes nuevas especies. Un descubrimiento en particular sorprendente fue en las montañas Annamite de Vietnam, donde el saola, un antílope ungulado con cuernos, fue descubierto a principios de la década de 1990. El descubri-

miento de una nueva especie de mamíferos grandes en una fecha tardía fue un completo choque: después de siglos de exploración humana y explotación de casi cada rincón del mundo, los científicos tenían certeza de que ninguna especie de mamífero grande podría haber escapado a la detección. Sorpresas más recientes incluyen el descubrimiento, reportado en 2013, del olinguito, un pariente nocturno del mapache que habita los bosques nublados de gran altitud en los Andes de Sudamérica.

La discusión de las especies recién descubiertas conduce a algunas preguntas importantes: ¿qué se entiende cuando se dice que algunos organismos constituyen una especie? ¿Cómo se originan dichas especies?

Descubrimiento de la diversidad

CONFORME LA OSCURIDAD CAÍA EN UNA CALUROSA TARDE HÚMEDA en el bosque lluvioso de la isla de Nueva Guinea, un equipo de científicos observaba con atención el suelo de la selva. Buscaban la fuente de un llamado de tono alto que sonaba como un insecto. Pero la cuidadosa búsqueda de los científicos no detectó animal alguno que pudiera producir el sonido. Al final, los frustrados investigadores levantaron con una pala un poco de hojarasca de un lugar que parecía ser la fuente de los llamados, lo pusieron en una bolsa de plástico y se dirigieron de regreso al laboratorio. Ahí, escondida entre las hojas de la bolsa, descubrieron lo que antes

DE UN VISTAZO

17.1 ¿Qué es una especie?

17.2 ¿Cómo se mantiene el aislamiento reproductivo entre especies?

17.3 ¿Cómo se forman nuevas especies?

17.4 ¿Qué causa la extinción?

17.1 ¿QUÉ ES UNA ESPECIE?

Aunque Darwin explicó con brillantez cómo la evolución da forma a los organismos complejos, su idea no explicaba por completo la diversidad de la vida. En particular, el proceso de selección natural no puede por sí mismo explicar cómo las cosas vivas llegan a dividirse en grupos, donde cada grupo es diferente a los otros. Cuando observas un gran gato, no ves un arreglo continuo de diferentes fenotipos de tigre que de manera gradual se degrada hasta el fenotipo de un león. Ves leones y tigres como tipos separados distintos sin traslape. Cada tipo distinto se conoce como especie.

En la vida diaria, la mayoría de las personas usan de manera espontánea una concepción informal, no científica, de especie. Con toda claridad perciben a los gorriones como diferentes de las águilas, que, por supuesto, son diferentes de los patos. Pero en ocasiones tienen problemas cuando intentan hacer distinciones más finas. No es fácil, por ejemplo, distinguir entre diferentes especies de gorriones, en especial si no se tiene una idea precisa de qué constituye una especie. ¿Cómo, entonces, los científicos hacen estas distinciones más finas?

Cada especie evoluciona de manera independiente

En la actualidad, los biólogos definen una **especie** como un grupo de poblaciones que evolucionan de manera independiente. Cada especie sigue una ruta evolutiva separada. Sin embargo, esta definición no establece con claridad el estándar mediante el cual se juzga tal independencia evolutiva. El estándar de uso más difundido define especie como “grupos de poblaciones naturales que real o potencialmente se cruzan, y que están aislados reproductivamente de otros de tales grupos”. Esta definición, conocida como el *concepto de especie biológica*, se basa en la observación de que el **aislamiento reproductivo** (incapacidad para cruzarse con éxito fuera del grupo) garantiza la independencia evolutiva.

El concepto de especie biológica tiene dos limitaciones importantes. Primera: dado que la definición se basa en patrones de reproducción sexual, no ayuda a determinar las fronteras de las especies entre organismos que se reproducen de manera asexual. Segunda: no siempre es práctico, o incluso posible, observar de manera directa si los miembros de dos diferentes grupos se cruzan. Por ende, un biólogo que quiere determinar si un grupo de organismos es una especie separada, con frecuencia debe hacer la determinación sin saber con certeza si los miembros del grupo se cruzan con organismos fuera del grupo.

A pesar de las limitaciones del concepto de especie biológica, la mayoría de los biólogos lo acepta para identificar especies de organismos que se reproducen sexualmente. Sin embargo, los científicos que estudian bacterias y otros organismos que sobre

¿TE HAS PREGUNTADO...

Una forma para determinar en número de especies en la Tierra sería simplemente contarlas.

Podrías revisar con detalle la literatura científica para encontrar todas las especies que los científicos han descubierto y nombrado, y luego compilar el número total. Un intento de hacer eso es el proyecto Catálogo de vida, en el cual se ha recopilado una base de datos en línea que enumera 1 612 941 especies a partir de 2015. Pero incluso este catálogo no puede decir cuántas especies existen en la Tierra.

¿Por qué no cuenta el trabajo? Porque la mayor parte de las especies del planeta aún no se descubre. Relativamente pocos científicos están comprometidos en la búsqueda de nuevas especies y casi todas las que no han sido descubiertas son pequeñas y discretas o viven en hábitats pobremente explorados como el suelo, el océano o las ramas más altas en las selvas tropicales. Así que nadie sabe el número real de especies en la Tierra. Pero los biólogos coinciden en que el número debe ser mucho mayor que el de especies ya nombradas. Una opinión común sostiene que el número real está cerca de 8.7 millones, el dato estimado por un análisis reciente que utilizó sofisticados métodos estadísticos para extrapolar las tendencias anteriores en el descubrimiento de especies.

cuántas especies habitan el planeta?

todo se reproducen de manera asexual, requieren definiciones alternativas. Incluso algunos biólogos que estudian organismos que se reproducen sexualmente prefieren definiciones de especie que no dependen de una propiedad (aislamiento reproductivo) que pueda ser difícil de medir. Se han propuesto varias alternativas al concepto de especie biológica. (Una de ellas, el concepto de especie filogenética, se describe en el Capítulo 19.)

La apariencia puede ser engañosa

Los biólogos han descubierto que las diferencias en apariencia no siempre significan que dos poblaciones pertenezcan a distintas especies. Por ejemplo, una *Thamnophis ordinoides* (serpiente liga del noroeste) puede ser café, negra, gris, verde o con ciertas sombras intermedias, y puede o no tener franjas (**FIG. 17-1**). Si tiene franjas, éstas pueden ser anchas o delgadas, y podrían ser de diversos colores. Sin embargo, a pesar de su diversidad de apariencia, todas las *Thamnophis ordinoides* son miembros de la misma especie.



(a) Serpiente liga con franjas verdes



(b) Serpiente liga con franjas rojas

▲ **FIGURA 17-1** Los miembros de una especie pueden diferir en apariencia (a) Esta serpiente liga de franjas verdes y (b) esta serpiente liga de franjas rojas son miembros de la misma especie.

PENSAMIENTO CRÍTICO Wisconsin del sur es hogar de varias poblaciones de ardillas con pelaje negro. Se hipotetiza que estas ardillas son miembros de la especie *Sciurus carolinensis*, que por lo general tiene pelaje gris. ¿Cómo podrías determinar si las ardillas con pelaje negro son de hecho de la misma especie que las ardillas con pelaje gris?

Por el contrario, algunos organismos con apariencias muy similares pertenecen a especies diferentes. Por ejemplo, el atrapamoscas de la cordillera y el del Pacífico son tan similares que incluso los observadores de aves expertos no pueden separarlos (**FIG. 17-2**). Del mismo modo, casi no hay diferencias visibles entre las especies de mosquitos asiáticos *Anopheles dirus* y *Anopheles harrisoni*. Sin embargo, esta semejanza en apariencia disfraza una diferencia crucial: *A. dirus* difunde la malaria de persona a persona, pero *A. harrisoni* por lo general no lo hace.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir cómo los biólogos definen *especie* y explicar por qué es difícil desarrollar un criterio para distinguir especies?
- describir el concepto de especie biológica y discutir sus limitaciones?
- mencionar algunas razones por las cuales pueda ser difícil separar a las especies?



(a) Atrapamoscas de la cordillera



(b) Atrapamoscas del Pacífico

▲ **FIGURA 17-2** Los miembros de diferentes especies pueden tener apariencia similar El (a) atrapamoscas de la cordillera y (b) el atrapamoscas del Pacífico son especies diferentes.

TABLA 17-1 Mecanismos de aislamiento reproductivo

Mecanismos de aislamiento anteriores al apareamiento	Factores que evitan el apareamiento de organismos de dos especies
<i>Aislamiento geográfico</i>	Las especies no se cruzan porque una barrera física las separa.
<i>Aislamiento ecológico</i>	Las especies no se cruzan incluso si están dentro de la misma área porque ocupan diferentes hábitats.
<i>Aislamiento temporal</i>	Las especies no se cruzan porque tienen diferentes épocas de apareamiento.
<i>Aislamiento comportamental</i>	Las especies no se cruzan porque tienen diferentes rituales de cortejo y apareamiento.
<i>Incompatibilidad mecánica</i>	Las especies no se cruzan porque sus estructuras reproductivas son incompatibles.
Mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento	Factores que evitan que una especie no pueda fecundar los óvulos de otra especie
<i>Incompatibilidad de gametos</i>	Los espermatozoides de una especie no pueden fecundar los óvulos de otra especie.
<i>Inviabilidad híbrida</i>	La descendencia híbrida no sobrevive.
<i>Infertilidad híbrida</i>	La descendencia híbrida es estéril o tiene baja fertilidad.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Descubrimiento de la diversidad

Los investigadores descubrieron a la pequeña rana *Paedophryne amauensis* porque a propósito buscaban la fuente de un sonido inusual, pero a veces la semejanza entre dos especies puede conducir a los científicos a descubrimientos accidentales. Una especie antes desconocida de gato salvaje se descubrió de manera inadvertida cuando investigadores secuenciaban el ADN de un gato salvaje sudamericano del tamaño de un gato doméstico, llamado tigrina. El análisis de ADN reveló que muchos alelos encontrados en los supuestos tigrinas que vivían en el noreste brasileño no eran compartidos con otros tigrinas. Este hallazgo sugirió que los gatos del noreste no se cruzaban con otros tigrinas y por tanto eran una especie diferente. ¿Qué evita que las dos especies se crucen?

17.2 ¿CÓMO SE MANTIENE EL AISLAMIENTO REPRODUCTIVO ENTRE ESPECIES?

Los rasgos que evitan la cruce y mantienen el aislamiento reproductivo se llaman **mecanismos de aislamiento** (TABLA 17-1).

Los mecanismos de aislamiento ofrecen un beneficio claro a los individuos. Un individuo que se cruza con un miembro de otra especie tal vez no producirá descendencia (o tendría descendencia que no es apta o es estéril), lo que desperdicia esfuerzo reproductivo y fracasa para contribuir a generaciones futuras. En consecuencia, la selección natural favorece los rasgos que evitan la reproducción a través de las fronteras de las especies.

Los mecanismos de aislamiento previos al apareamiento evitan el apareamiento entre especies

El aislamiento reproductivo puede mantenerse por varios mecanismos, pero los que evitan el apareamiento son en especial efectivos. Los mecanismos que evitan el apareamiento entre especies se llaman de manera colectiva **mecanismos de aislamiento previos al apareamiento**.

Los miembros de diferentes especies no pueden reunirse

Los miembros de diferentes especies no pueden aparearse si nunca se acercan entre sí. El **aislamiento geográfico** evita la cruce entre poblaciones que no entran en contacto porque viven en diferentes lugares físicamente separados (FIG. 17-3). Sin embargo, no es posible determinar si las poblaciones separadas geográficamente en realidad son especies distintas. En caso de que desapareciera la barrera



(a) Ardilla Kaibab



(b) Ardilla de Albert

◀ **FIGURA 17-3 Aislamiento geográfico** Para determinar si estas dos ardillas son miembros de diferentes especies, debe saberse si “real o potencialmente se cruzan”. Por desgracia, es difícil decirlo, porque (a) la ardilla Kaibab sólo vive en el borde norte del Gran Cañón y (b) la ardilla de Albert vive en el borde sur. Las dos poblaciones están aisladas geográficamente pero todavía son bastante similares. ¿Han divergido lo suficiente desde su separación como para volverse aisladas reproductivamente? Puesto que permanecen geográficamente aisladas, no es posible decirlo con certeza.

física que las separa, las poblaciones reunidas podrían cruzarse libremente y no ser especies separadas después de todo. Por tanto, el aislamiento geográfico por lo general no se considera como un mecanismo que mantenga el aislamiento reproductivo entre las especies. En vez de ello, es un mecanismo que permite la formación de nuevas especies. Si las poblaciones no pueden cruzarse después de eliminar las barreras geográficas, entonces debieron desarrollarse otros mecanismos de aislamiento anteriores al apareamiento.

Diferentes especies pueden ocupar distintos hábitats

Dos poblaciones que usan diferentes recursos pueden pasar tiempo en diferentes hábitats dentro de la misma área general y por tanto mostrar **aislamiento ecológico**. Los gorriones corona blanca y los gorriones garganta blanca, por ejemplo, tienen rangos geográficos que traslapan ampliamente. Sin embargo, los gorriones garganta blanca frecuentan matorrales densos, mientras que los de corona blanca habitan en campos y praderas, y rara vez penetran mucho en la espesura. Las dos especies pueden coexistir dentro de algunos cientos de metros entre ellas y sin embargo rara vez se reúnen durante la época de apareamiento. Un ejemplo más dramático lo proporcionan las más de 300 especies de avispas de los higos (**FIG. 17-4**). En la mayoría de los casos, las avispas de los higos de una especie dada se cruzan en (y polinizan) los frutos de una especie particular de higo, y cada especie de higo aloja sólo una o dos especies de avispas polinizadoras. Por ende, las avispas de los higos de diferentes especies rara vez se encuentran entre ellas durante la época de apareamiento, y el polen de una especie de higo por lo general no es transportado hacia flores de una especie diferente.

Diferentes especies pueden cruzarse en distintas épocas

Incluso si dos especies ocupan hábitats similares no pueden aparearse si tienen diferentes épocas de cruce, un fenómeno llamado **aislamiento temporal** (aislamiento basado en el tiempo). Por ejemplo, el grillo de campo primaveral y el de campo otoñal pueden encontrarse en muchas áreas de Norteamérica, pero como sus nombres sugieren, los primeros se aparean en primavera y los últimos en el otoño. Como resultado, las dos especies no se cruzan.

En las plantas, las estructuras reproductivas de diferentes especies pueden madurar en distintos momentos. Por ejemplo, los



▲ **FIGURA 17-4 Aislamiento ecológico** Los óvulos de esta hembra de avispa de los higos fueron fecundados mediante el apareamiento que tuvo lugar dentro de un higo. Ella encontrará otro higo de la misma especie, entrará a través de un poro, pondrá sus huevos y morirá. Sus descendientes eclosionarán, desarrollarán y aparearán dentro del higo. Puesto que cada especie de avispa de los higos sólo se reproduce en su propia especie de higo particular, cada especie de avispa está aislada reproductivamente.

pinos Bishop y los pinos Monterey crecen juntos cerca de Monterey, en la costa de California (**FIG. 17-5**), pero las dos especies liberan su polen que contiene espermatozoides (y óvulos listos para ser fecundados) en diferentes épocas: el pino Monterey libera polen a principios de la primavera, el pino Bishop, en verano. Por esta razón, las dos especies no se cruzan bajo condiciones naturales.

Diferentes especies pueden tener distintas señales de cortejo

Entre los animales, elaborados colores y comportamientos de cortejo pueden evitar el apareamiento con miembros de otras especies. Las señales y comportamientos que difieren de especie a especie crean **aislamiento comportamental**. Por ejemplo, el extravagante plumaje y pose de ataque de un macho de ave del paraíso Raggiana que corteja son indicios notorios de su especie, y hay poca posibilidad de que las hembras de otra especie se apareen con él por error (**FIG. 17-6**). Entre las ranas, los machos con

frecuencia son impresionantemente indiscriminados, y saltan sobre cada hembra a la vista sin importar la especie. Sin embargo, las hembras sólo se aproximan a las ranas machos que emiten el llamado apropiado para su especie. Si caen en un abrazo indeseado, emiten el “llamado de liberación”, que hace que el macho las deje ir. Como resultado, se producen pocos **híbridos** descendientes de progenitores de diferentes especies.



(a) Pino Bishop



(b) Pino Monterey

◀ **FIGURA 17-5 Aislamiento temporal**

(a) Los pinos Bishop y (b) los pinos Monterey coexisten en la naturaleza. En el laboratorio produce híbridos fértiles. Sin embargo, en la vida silvestre no se cruzan, porque liberan polen en diferentes épocas del año.



▲ **FIGURA 17-6 Aislamiento comportamental** La exhibición para atraer pareja de una ave del paraíso Raggiana macho incluye posturas, movimientos, plumaje y vocalizaciones distintivas que no se parecen a los de otras especies de ave del paraíso.

Diferentes órganos sexuales pueden frustrar los intentos de apareamiento

Si un macho y una hembra de diferentes especies intentan aparearse, el intento puede ser interrumpido por diferencias físicas entre las especies, lo que de manera colectiva se conoce como **incompatibilidades mecánicas**. Entre las especies animales con fecundación interna (en las que el espermatozoide se deposita dentro del sistema reproductivo de la hembra), los órganos sexuales del macho y la hembra simplemente no se ajustan. Formas corporales incompatibles también pueden hacer que la copulación entre especies sea algo imposible. Por ejemplo, caracoles de especies cuyas conchas tienen espirales levógiras pueden ser incapaces de copular con caracoles muy relacionados cuyas conchas tienen espirales dextrógiras, porque la incompatibilidad de conchas está acompañada por una incompatibilidad de orientación corporal que evita que los genitales de las dos especies se alineen de manera adecuada durante los intentos de copulación. Entre las plantas, flores con diferentes estructuras pueden atraer distintos polinizadores, lo que en consecuencia evita la transferencia de polen entre especies.

Los mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento limitan la descendencia híbrida

Cuando los mecanismos de aislamiento anteriores al apareamiento fracasan o todavía no evolucionan, los miembros de diferentes especies pueden aparearse. Sin embargo, los **mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento** pueden evitar la formación de descendientes híbridos fértiles y vigorosos, con el resultado de que las dos especies permanecen separadas, con poco o nada de flujo génico entre ellas.

Los espermatozoides de una especie puede fracasar para fecundar los óvulos de otra especie

Incluso si un macho insemina a una hembra de una especie diferente, sus espermatozoides pueden no ser capaces de fecundar sus óvulos, un mecanismo de aislamiento llamado **incompatibilidad de gametos**. Por ejemplo, en los animales con fecundación

interna, los fluidos en el sistema reproductivo de la hembra pueden debilitar o matar los espermatozoides de otras especies.

La incompatibilidad de gametos puede ser un mecanismo de aislamiento en especial importante en especies que se reproducen por dispersión de gametos en el agua o en el aire, como los invertebrados marinos y las plantas que se polinizan con el viento. Por ejemplo, los espermatozoides del erizo de mar contienen una proteína que les permite enlazarse a los óvulos. La estructura de la proteína difiere entre especies, de modo que los espermatozoides de una especie de erizo de mar no pueden enlazarse a los óvulos de otra especie. En los abulones (un tipo de molusco), los óvulos están rodeados por una membrana que sólo pueden penetrar los espermatozoides que contienen una enzima particular. Cada especie de abulón tiene una versión distintiva de la enzima, de modo que los híbridos son raros, aun cuando varias especies de abulones coexistan en las mismas aguas y desoven durante el mismo periodo. Entre las plantas, una incompatibilidad química similar puede evitar la germinación de polen de una especie que aterrice en el estigma (estructura que atrapa polen) de la flor de otra especie.

La descendencia híbrida no sobrevive o no puede reproducirse

Si de hecho ocurre fecundación entre especies, el híbrido resultante puede ser incapaz de sobrevivir, una situación llamada **inviabilidad híbrida**. Las instrucciones genéticas que dirigen el desarrollo de las dos especies pueden ser tan diferentes que los híbridos abortan pronto en el desarrollo. Por ejemplo, es posible inducir a las ranas leopardo cautivas a aparearse con ranas de bosque, y los apareamientos por lo general producen óvulos fecundados. Sin embargo, los embriones resultantes mueren a los pocos días.

En otras especies animales, un híbrido puede sobrevivir hasta la adultez pero no puede reproducirse porque presenta comportamiento de cruce ineficaz. Por ejemplo, los híbridos entre ciertas especies de inseparables (Agapornis) tienen gran dificultad para construir nidos. Los miembros de cada especie progenitora heredan un comportamiento particular para acarrear material para los nidos; una especie mete el material bajo las plumas de sus ancas y la otra lo lleva en su pico. Sin embargo, los híbridos usan una mezcla no funcional de los dos comportamientos. En repetidas ocasiones intentan meter material del nido bajo sus plumas, pero son incapaces de hacerlo porque no sueltan el material de sus picos. Es probable que los híbridos con dicho comportamiento ineficaz para construir nidos no puedan reproducirse en la naturaleza.

La descendencia híbrida puede ser infértil

La mayoría de los híbridos animales, como la mula (cruza entre un caballo y un burro) y el liger (cruza en zoológico entre un león y un tigre), son estériles (**FIG. 17-7**). Esta **infertilidad híbrida** evita que los híbridos transmitan su material genético a los descendientes, lo que en consecuencia bloquea el flujo génico entre las dos especies progenitoras. Una razón común para la infertilidad híbrida es la falla de los cromosomas para aparearse de manera adecuada durante la meiosis, de modo que óvulos y espermatozoides fracasan en su desarrollo.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los tipos principales de mecanismos de aislamiento reproductivo anteriores y posteriores al apareamiento?
- ofrecer ejemplos de cada tipo de mecanismo?



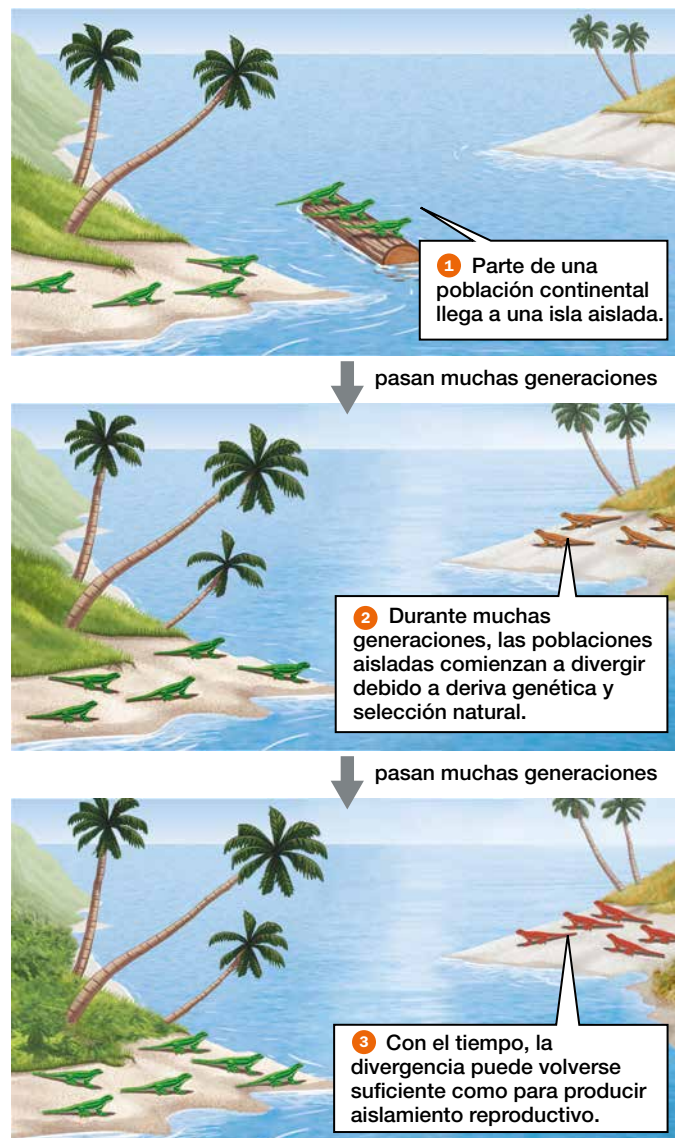
▲ **FIGURA 17-7 Infertilidad híbrida** Este liger, el descendiente híbrido de un león y un tigre, es estéril. Las pozas génicas de sus especies progenitoras permanecen separadas.

17.3 ¿CÓMO SE FORMAN NUEVAS ESPECIES?

A pesar de su exhaustiva exploración del proceso de selección natural, Charles Darwin no propuso un mecanismo completo de **especiación**, el proceso mediante el cual se forman nuevas especies. Sin embargo, en la actualidad, los biólogos reconocen que la especiación depende de dos procesos: aislamiento y divergencia genética.

- **Aislamiento de poblaciones:** si los individuos (o sus gametos) se mueven libremente entre dos poblaciones, se cruzan y el flujo génico resultante hará que los cambios en una población también se diseminen en la otra. Por tanto, dos poblaciones no pueden volverse cada vez más diferentes a menos que ocurra algo que bloquee la cruce entre ellas. La especiación depende del aislamiento.
- **Divergencia genética de las poblaciones:** no es suficiente que dos poblaciones estén aisladas. Se convertirán en especies separadas sólo si, durante el periodo de aislamiento, evolucionan diferencias suficientemente grandes. Las diferencias deben ser tan grandes como para que, si las poblaciones aisladas se reunieran, ya no pudieran cruzarse y producir descendencia fértil y vigorosa. Esto es: la especiación es completa sólo si la divergencia resulta en evolución de un mecanismo de aislamiento. Dichas diferencias pueden surgir por casualidad (deriva genética), en especial si al menos una de las poblaciones aisladas es pequeña (véase el Capítulo 16). Las diferencias genéticas grandes también pueden surgir a través de selección natural si las poblaciones aisladas experimentan diferentes condiciones ambientales.

La especiación siempre requiere aislamiento seguido por divergencia, pero estos pasos pueden tener lugar en varias formas distintas. Los biólogos evolutivos agrupan las diferentes rutas a la especiación en dos categorías amplias: **especiación alopátrica**, en la que dos poblaciones están geográficamente separadas entre sí, y la **especiación simpátrica**, en la que dos poblaciones comparten la misma área geográfica (aislamiento genético). (Para aprender más acerca de cómo los científicos estudian el resultado de la especiación, véase el “¿Cómo sabes eso? En busca de los secretos del mar”, de la página 306.)



▲ **FIGURA 17-8 Aislamiento alopátrico y divergencia** En la especiación alopátrica, algún evento hace que una población se divida mediante una barrera geográfica insuperable. Una forma en la que puede ocurrir la división es mediante la colonización de una isla aislada. Las dos poblaciones ahora separadas pueden divergir genéticamente. Si las diferencias genéticas entre las dos poblaciones se vuelven tan grandes para evitar la cruce, entonces las dos poblaciones constituyen especies separadas.

PENSAMIENTO CRÍTICO Elabora una lista de eventos o procesos que pudieran causar subdivisión geográfica de una población. ¿Crees que los eventos de tu lista son suficientes para explicar la formación de los millones de especies que habitan la Tierra?

La separación geográfica de una población puede conducir a especiación alopátrica

Nuevas especies pueden surgir mediante especiación alopátrica cuando una barrera insuperable separa físicamente diferentes partes de una población.

Los organismos pueden colonizar hábitats aislados

Una pequeña población puede aislarse si se mueve hacia una nueva posición (**FIG. 17-8**). Por ejemplo, algunos miembros de una población

¿CÓMO SABES ESO?

En busca de los secretos del mar

Además de estudiar cómo surgen nuevas especies, los biólogos también investigan el resultado de milenios de especiación: la diversidad actual de especies de la vida. Sin embargo, incluso después de varios siglos de exploración científica, mucha de esta diversidad permanece pobremente comprendida. Un esfuerzo ambicioso de aumentar la comprensión de la diversidad de la vida es el recién concluido Censo de Vida Marina.

El Censo de Vida Marina fue un enorme esfuerzo colaborador para explorar de manera sistemática la parte menos explorada de la Tierra: sus océanos. El censo pretende “valorar y explicar la diversidad, distribución y abundancia de vida marina”. El proyecto duró 10 años, que concluyeron en 2010, e involucró 2 700 científicos de más de 80 países (**FIG. E17-1**). Los científicos realizaron 540 expediciones a un costo de 650 millones de dólares. Las expediciones abarcaron el globo, desde los trópicos hasta las regiones polares, exploraron aguas costeras y el mar abierto, y examinaron la vida desde la superficie del agua hasta sus lechos más profundos. Los científicos del censo estudiaron una enorme variedad de organismos, desde microbios hasta ballenas, los contaron, rastrearon sus movimientos (**FIG. E17-2**), mapearon sus ubicaciones, analizaron su

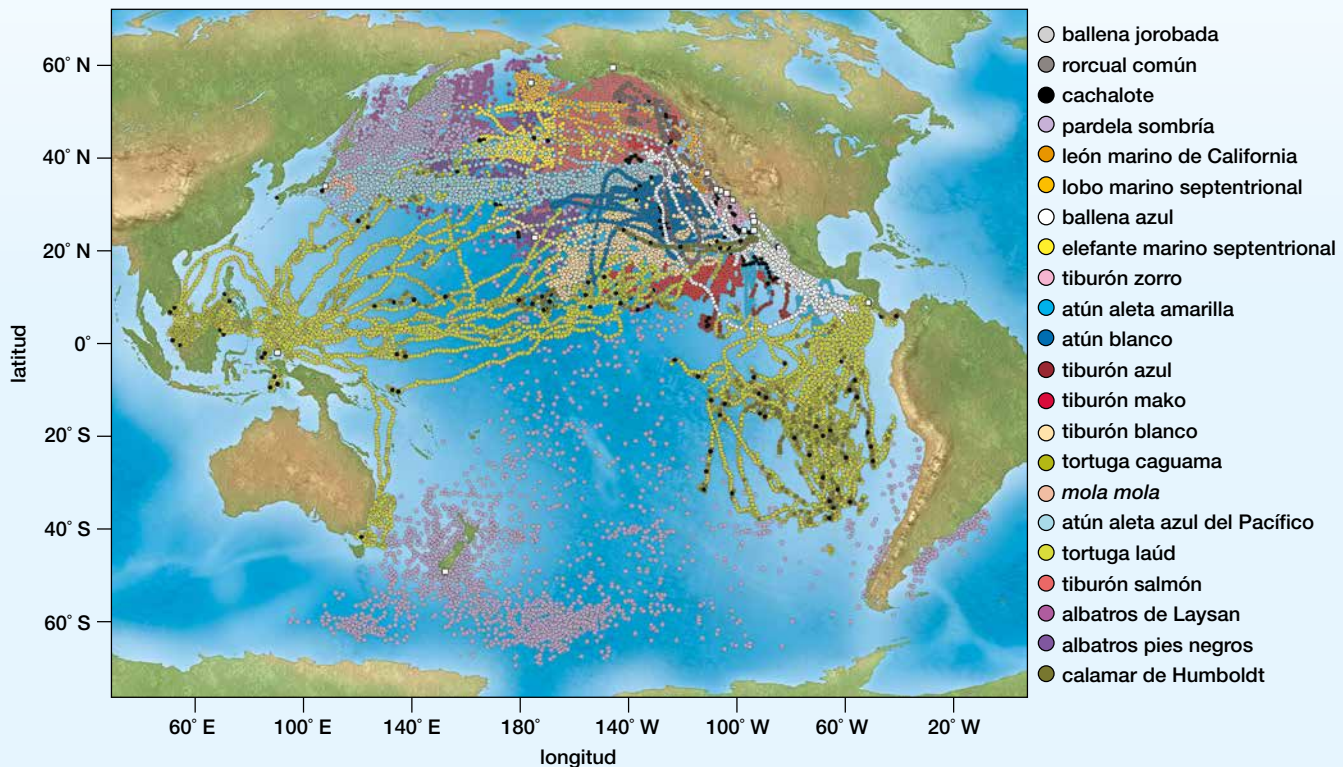


▲ **FIGURA E17-1 Investigación de la biodiversidad marina** Un investigador del Censo de Vida Marina usa una caja de luz para examinar organismos en una bahía poco profunda.

ADN y llevaron muchos al laboratorio para mayores estudios.

Los esfuerzos de los científicos del censo produjeron una cantidad masiva de información. Los investigadores descubrieron organismos vivientes en cada hábitat que exploraron, incluidas las profundidades oceánicas que carecen de oxígeno. Documentaron rutas de migración animal antes desconocidas y recopilaron millones de registros de ubicaciones y abundancia de organismos que pueden servir como línea de referencia para rastrear los efectos de las actividades humanas sobre los organismos marinos. El censo también identificó “puntos críticos” en el océano donde la vida es especialmente abundante y descubrieron más de 6 mil especies nuevas. Sobre todo, el Censo de Vida Marina aumentó de manera dramática el conocimiento de la vida en los océanos y demostró el valor de la investigación científica coordinada, a gran escala, de la biodiversidad.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cómo los científicos de conservación podrían usar el mapa que se muestra en la figura E17-2 para ayudar a elegir la mejor ubicación para una reserva marina propuesta?



▲ **FIGURA E17-2 Rastreo de especies** Para entender los movimientos y la distribución geográfica de las especies, investigadores del Censo colocaron etiquetas rastreadoras a 22 especies de grandes depredadores en el Océano Pacífico. Las etiquetas emitían señales a satélites, que las transmitían hacia las computadoras de los científicos. Los datos resultantes se graficaron en mapas, los cuales revelaron un cúmulo de información acerca de dónde y cuándo se movían los animales.

Block et al. 2011. *Nature* 475:86-90.

de organismos terrestres pueden colonizar una isla oceánica. Los colonizadores pueden ser aves, insectos voladores, esporas fúngicas o semillas transportadas con el viento sopladadas por una tormenta. Más organismos terrestres pueden llegar a la isla en un montón de

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Descubrimiento de la diversidad

No es de sorprender que los bosques de Nueva Guinea son hogar de varias especies distintivas como la rana miniatura *Paedophryne amauensis*. Después de todo, Nueva Guinea es una isla. Es probable que, en el pasado, poblaciones colonizaron la isla y se volvieron genéticamente aisladas de las poblaciones de tierra firme, lo que en consecuencia inició el proceso de especiación. Pero, ¿qué hay de especies no isleñas, como el saola, el olinguito (FIG. 17-9) y las otras especies únicas de los Annamite y los Andes? ¿Cómo poblaciones que habitan bosques de tierra firme en Vietnam o Ecuador se aislaron de otras poblaciones?



(a) Saola



(b) Olinguito

▲ **FIGURA 17-9 Mamíferos ocultos** Son raros los descubrimientos de especies de mamíferos antes desconocidas, pero las selvas remotas pueden ocultar especies como los recién descubiertos (a) saola y (b) olinguito.

vegetación a la deriva desprendido de la costa continental. Cualquiera sea el medio, se sabe que tal colonización ocurre de manera regular, dada la presencia de cosas vivientes incluso en las islas más remotas.

El aislamiento por colonización no está limitado a islas. Por ejemplo, diferentes arrecifes de coral pueden estar separados varios kilómetros en mar abierto, de modo que cualquier esponja, pez o alga que habite el arrecife y sea transportado por corrientes oceánicas hacia un arrecife distante en efecto estaría aislado de sus poblaciones originales. Cualquier hábitat que esté limitado por una gran extensión de un hábitat muy diferente puede aislar a los colonizadores que lleguen.

Cambios geológicos y climáticos pueden dividir poblaciones

El aislamiento también puede resultar de cambios en el paisaje que dividan una población. Por ejemplo, la elevación de los niveles del mar puede transformar una cumbre costera en una isla, y aislar a los residentes. Nuevas rocas provenientes de una erupción volcánica pueden dividir un mar o lago anteriormente continuo, y dividir las poblaciones. Un río que cambia de curso también puede dividir poblaciones, así como puede hacerlo una cadena montañosa recién formada. Los cambios climáticos, como los que ocurrieron en las pasadas eras del hielo, pueden cambiar la distribución de la vegetación y varar porciones de poblaciones en parches aislados de hábitat adecuado.

A lo largo de la historia de la Tierra, muchas poblaciones se han dividido mediante deriva continental. Los continentes de la Tierra flotan sobre roca fundida y se mueven con lentitud a través de la superficie del planeta. En algunas ocasiones durante la larga historia de la Tierra, las masas continentales se han roto en fragmentos que después se separan (véase Fig. 18-11). Cada uno de estos rompimientos debió dividir una multitud de poblaciones.

La selección natural y la deriva genética pueden hacer que las poblaciones aisladas diverjan

Si dos poblaciones por alguna razón quedan geográficamente aisladas, no habrá flujo génico entre ellas. Si los ambientes de las ubicaciones difieren, entonces la selección natural puede favorecer diferentes rasgos en las distintas ubicaciones, y las poblaciones pueden acumular diferencias genéticas. De manera alternativa, pueden surgir diferencias genéticas si una o más de las poblaciones separadas es tan pequeña como para que ocurra deriva genética sustancial. Lo anterior puede ser en especial probable en las secuelas de un evento fundador en el cual algunos individuos queden aislados del cuerpo principal de la especie. En cualquier caso, las diferencias genéticas entre las poblaciones separadas con el tiempo pueden volverse tan grandes como para hacer imposible el apareamiento. En este punto, las dos poblaciones se habrán convertido en especies separadas. La mayoría de los biólogos evolutivos creen que el aislamiento geográfico seguido por especiación alopátrica ha sido la fuente más común de nuevas especies, en especial entre animales.

El aislamiento genético sin separación geográfica puede conducir a especiación simpátrica

Para la especiación se requiere aislamiento genético, flujo génico limitado, pero las poblaciones pueden estar genéticamente aisladas sin separación geográfica. Por ende, mediante especiación simpátrica pueden surgir nuevas especies.

El aislamiento ecológico puede reducir el flujo génico

Si una área geográfica contiene dos tipos distintos de hábitats (cada uno con distintas fuentes de alimentos, lugares para criar a los jóvenes, etc.), diferentes miembros de una sola especie pueden comenzar a especializarse en un hábitat o el otro. Si las condiciones son correctas, la selección natural en los dos diferentes hábitats puede conducir a la evolución de distintos rasgos en los dos grupos. Con el tiempo, estas diferencias pueden volverse tan grandes como para evitar que los miembros de los dos grupos se crucen, y la anterior especie única se habrá dividido en dos.

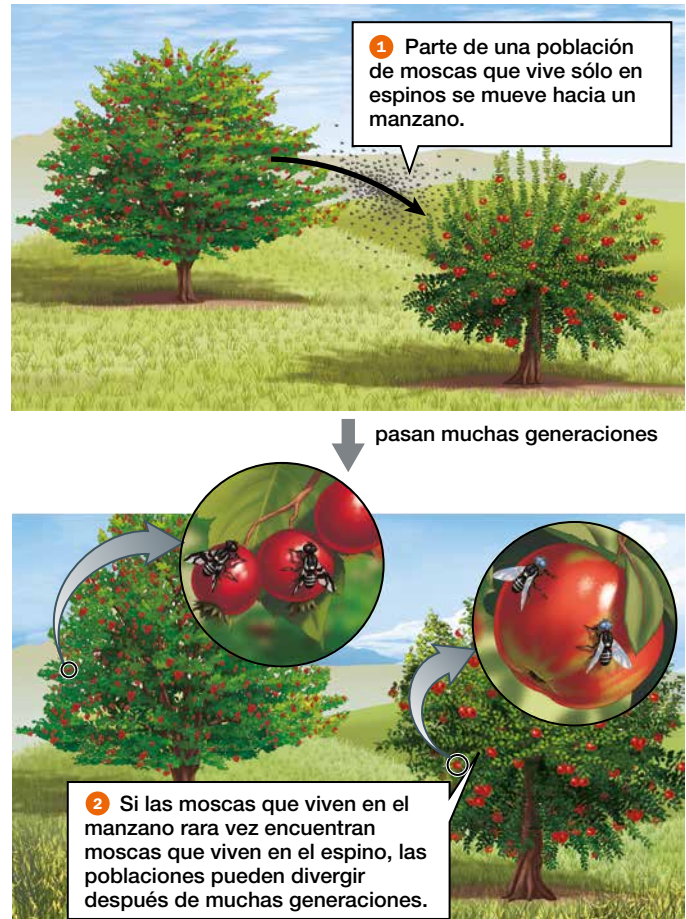
Tal división parece tener lugar justo ante los ojos de los biólogos, por decirlo de alguna manera, en el caso de la mosca de la fruta *Rhagoletis pomonella*. *Rhagoletis* es un parásito del espinoso; cuando las larvas eclosionan, se comen el fruto. Hace unos 150 años, científicos observaron que *Rhagoletis* comenzó a infestar manzanos, que se introdujeron en Estados Unidos desde Europa. En la actualidad, parece que *Rhagoletis* se está dividiendo en dos especies: una que se reproduce en manzanas y una que se reproduce en espinos (FIG. 17-10). Los dos grupos evolucionaron diferencias genéticas sustanciales, algunas de las cuales (como las que afectan la época del año cuando emergen las moscas adultas y comienzan a aparearse) son importantes para la sobrevivencia en una planta huésped particular.

Los dos tipos de moscas se convertirán en dos especies sólo si mantienen separación reproductiva. Manzanos y espinos por lo general crecen en las mismas áreas, y las moscas, después de todo, pueden volar. Entonces, ¿por qué las moscas de manzana y las de espinos no se cruzan y cancelan cualquier diferencia genética entre ellas? Primero: las hembras por lo regular ponen sus huevecillos en el mismo tipo de fruto donde ellas se desarrollaron. Los machos también tienden a preferir el mismo tipo de fruto en el cual se desarrollaron. Por tanto, los machos a los que les gustan las manzanas encontrarán y se aparearán con hembras a las que les gusten las manzanas. Segundo: las manzanas maduran de dos a tres semanas después que los frutos del espinos, y los dos tipos de moscas emergen con el tiempo apropiado para su fruto huésped elegido. Por ende, las dos variedades de moscas tienen muy poca posibilidad de reunirse. Aunque entre los dos tipos de moscas ocurre algún tipo de cruzamiento, parecen estar muy avanzadas en sus procesos de especiación. ¿Lo lograrán? El entomólogo Guy Busch sugiere: “pregúntennos de nuevo dentro de algunos miles de años”.

Las mutaciones pueden conducir a aislamiento genético

En algunos casos, nuevas especies pueden surgir casi de inmediato como resultado de mutaciones que cambian el número de cromosomas en las células de un organismo. La adquisición de múltiples copias de cada cromosoma se conoce como **poliploidía** y es una causa frecuente de especiación simpátrica. En general, los individuos poliploides no pueden aparearse con éxito con individuos diploides normales. Por ende, un mutante poliploide está genéticamente aislado de su especie progenitora. Sin embargo, si de alguna forma se reproduce y deja descendencia, sus descendientes podrían formar una nueva especie aislada reproductivamente.

Las plantas poliploides tienen más probabilidad que los animales poliploides de poder reproducirse, de modo que la especiación mediante poliploidía es más común en plantas que en animales. A diferencia de los animales, muchas plantas pueden autofecundarse, reproducirse asexualmente, o ambas. Por tanto, una planta poliploide tiene muchas más probabilidades que un animal



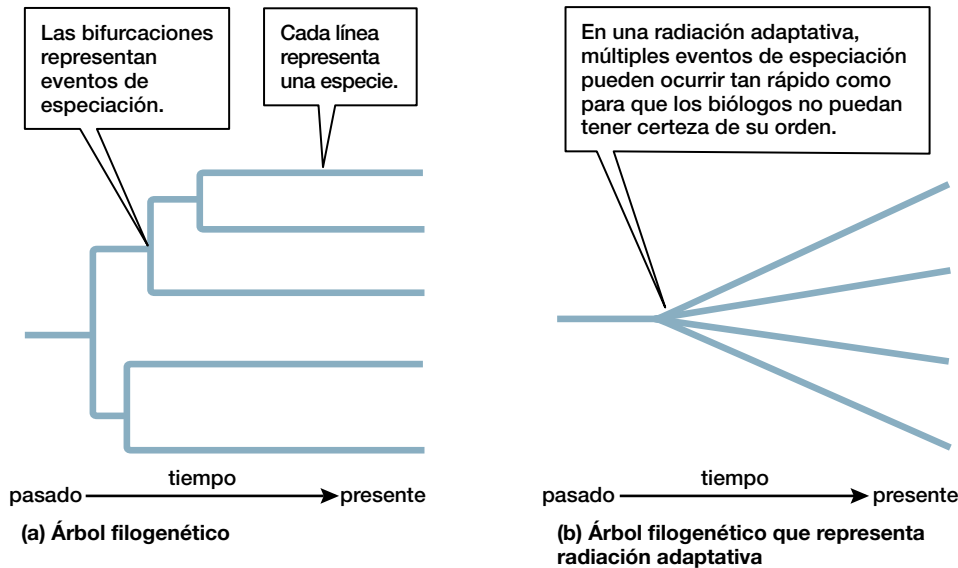
▲ **FIGURA 17-10 Aislamiento simpátrico y divergencia** En la especiación simpátrica, algún evento bloquea el flujo génico entre dos partes de una población que permanece en una sola área geográfica. Una forma en que puede ocurrir este aislamiento genético es si una porción de una población comienza a usar un recurso no explotado antes, como cuando algunos miembros de una población de insectos cambian hacia una nueva especie de planta huésped (como ocurrió en la especie de mosca de fruta *Rhagoletis pomonella*). Las dos poblaciones ahora aisladas pueden divergir genéticamente. Si las diferencias genéticas entre las dos poblaciones se vuelven tan grandes como para evitar el cruzamiento, entonces las dos poblaciones constituyen especies separadas.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cómo los científicos del futuro pueden poner a prueba si *R. pomonella* se convirtió en dos especies?

poliploide de convertirse en el miembro fundador de una nueva especie poliploide.

Bajo ciertas condiciones, pueden surgir muchas nuevas especies

En la misma forma en que la historia de tu familia puede representarse mediante un árbol genealógico, la historia de la vida puede representarse mediante un **árbol filogenético**. La base del árbol filogenético representa los organismos más primitivos de la Tierra, y cada una de las ramas más externas representan una de las especies vivas de la actualidad. Cada bifurcación en las ramas representa un evento



◀ **FIGURA 17-11 Interpretación de árboles filogenéticos** La historia evolutiva con frecuencia se representa mediante (a) un árbol filogenético, una gráfica en la que el eje horizontal representa el tiempo. En (b), un árbol filogenético que representa una radiación adaptativa, muchas líneas pueden ramificarse a partir de un solo punto. Este patrón refleja la incertidumbre de los biólogos acerca del orden en el cual tuvieron lugar los múltiples eventos de especiación de la radiación. Con más investigación, puede ser posible sustituir el patrón de “brote estelar” con un árbol más informativo.

de especiación, cuando una especie se divide en dos. Las hipótesis y descubrimientos acerca de las relaciones evolutivas entre especies con frecuencia se comunican mediante la representación de una porción del árbol filogenético de la vida (**FIG. 17-11a**).

En algunos casos, muchas nuevas especies surgen en un tiempo relativamente corto (**FIG. 17-11b**). Este proceso, llamado **radiación adaptativa**, puede ocurrir cuando las poblaciones de una especie invaden una variedad de nuevos hábitats y evolucionan en respuesta a las diferentes presiones ambientales en dichos hábitats.

La radiación adaptativa ha ocurrido muchas veces y en múltiples grupos de organismos, por lo regular cuando las especies encuentran una gran variedad de hábitats desocupados. Por ejemplo,

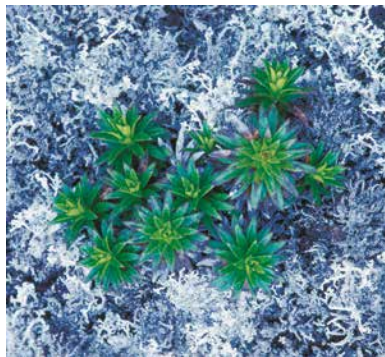
episodios de radiación adaptativa tuvieron lugar cuando algunos pinzones caprichosos colonizaron las islas Galápagos, cuando una población de peces cíclidos llegaron al lago Malawi aislado en África, y cuando una ancestral especie de planta espada plateada llegó a las islas hawaianas (**FIG. 17-12**). Estos eventos dieron lugar a radiaciones adaptativas de 13 especies de pinzones de Darwin en las Galápagos, a más de 300 especies de cíclidos en el lago Malawi, y a 30 especies de plantas espada plateada en Hawái. En estos ejemplos, la especie invasora no enfrentó competidores excepto por otros miembros de su propia especie, y todos los hábitats disponibles fueron explotados con rapidez por las nuevas especies que evolucionaron a partir de los invasores originales.



(a) Ahinahina



(b) Waialeale dubautia



(c) Kupaoa



(d) Na'ena'e 'ula

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los dos pasos generales que se requieren para que surja una nueva especie?
- explicar la diferencia entre especiación alopátrica y simpátrica, y describir cada proceso?
- explicar la radiación adaptativa y describir el proceso mediante el cual puede surgir?
- interpretar un árbol filogenético?

◀ **FIGURA 17-12 Radiación adaptativa** Aproximadamente 30 especies de plantas espada plateada habitan las islas de Hawái. Estas especies no se encuentran en ninguna otra parte, y todas ellas descendieron de una sola población ancestral hace algunos millones de años. Esta radiación adaptativa condujo a una colección de especies muy relacionadas de diversa forma y apariencia, con un arreglo de adaptaciones para explotar los muchos hábitats diferentes en Hawái, desde los cálidos bosques lluviosos húmedos, hasta las frías y yermas cimas volcánicas.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué supones que existan tantas especies *endémicas* (es decir: especies que no se encuentran en otras partes) en las islas? ¿Por qué la abrumadora mayoría de extinciones recientes ocurrieron en islas?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Descubrimiento de la diversidad

Una posible explicación para la distintiva colección de especies encontradas en los Andes y los Andes está en la historia geológica de estas regiones. Durante las eras de hielo que ocurrieron de manera repetida durante los pasados millones de años, el área cubierta por bosques tropicales debió reducirse de manera dramática. Los organismos que dependían de los bosques para sobrevivir se habrían restringido a cualquier “isla” restante de bosque, aislados de sus compañeros en otros parches distantes de bosque. Como aprendiste, este tipo de aislamiento puede montar el escenario para especiación alopátrica y pudo crear las condiciones que dieron lugar a la saola, al olinguito y a otros moradores únicos de los bosques tropicales. Una vez surgida una nueva especie, ¿se puede esperar que persista indefinidamente?

17.4 ¿QUÉ CAUSA LA EXTINCIÓN?

El destino último de cualquier especie es la **extinción**, la muerte de todos sus miembros. De hecho, al menos 99.9% de todas las especies que han existido están ahora extintas. El curso natural de la evolución, revelado por los fósiles, es la sustitución continua de especies conforme surgen unas nuevas y las antiguas se extinguen.

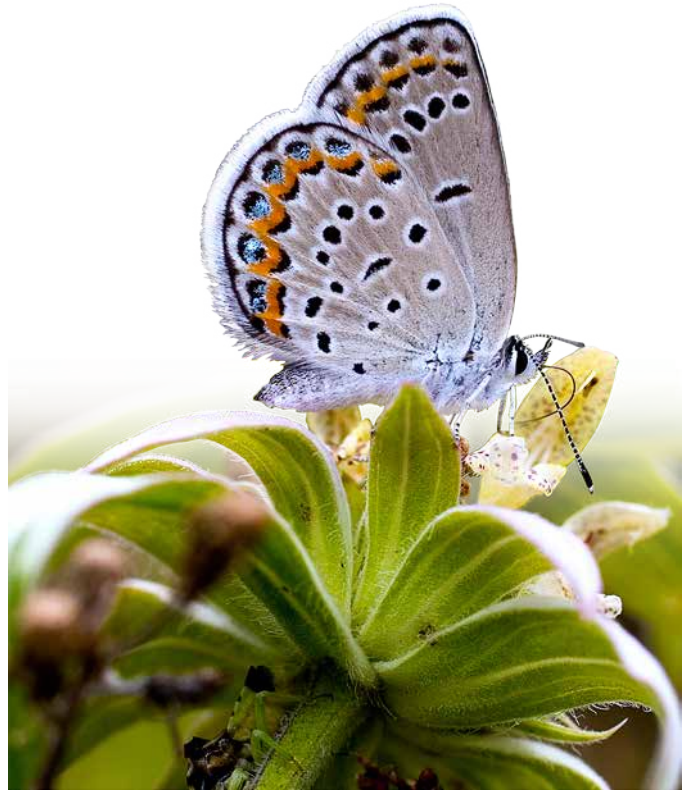
La causa inmediata de extinción probable es siempre el cambio ambiental, ya sea en las partes no vivientes o en las vivientes del ambiente. Los cambios ambientales que pueden conducir a extinción incluyen destrucción del hábitat y aumento de la competencia entre especies. Ante tales cambios, las especies con rangos geográficos pequeños o adaptaciones muy especializadas son en particular susceptibles a la extinción.

La distribución localizada hace vulnerables a las especies

Las especies varían en gran medida en sus rangos de distribución y, por tanto, en su vulnerabilidad a la extinción. Algunas especies, como la gaviota argénteo, los ciervos cola blanca y los seres humanos, habitan continentes completos o incluso toda la Tierra; otros, como el cachorro del Hoyo del Diablo, que sólo se encuentra en un manantial termal en el desierto de Nevada, tienen rangos extremadamente limitados. Es obvio que si una especie sólo habita un área muy pequeña, cualquier perturbación a dicha área con facilidad podría resultar en extinción. Si el Hoyo del Diablo se seca debido a una sequía o excavación de pozo cercana, sus cachorros desaparecerían de inmediato. Por el contrario, las especies con rangos amplios no sucumben a catástrofes ambientales locales.

La especialización aumenta el riesgo de extinción

Otro factor que puede hacer que una especie sea vulnerable a la extinción es la especialización extrema. Cada especie evoluciona adaptaciones que le ayudan a sobrevivir y reproducirse en su ambiente. En algunos casos, estas adaptaciones incluyen especializaciones que favorecen la supervivencia en un conjunto particular y limitado de condiciones ambientales. La mariposa azul de Karner, por ejemplo, sólo se alimenta de la planta lupino azul (FIG. 17-13). Por tanto, la mariposa sólo se encuentra donde florece la planta. Pero la lupino



▲ **FIGURA 17-13 La especialización extrema pone en riesgo a las especies** La mariposa azul Karner sólo se alimenta de lupino azul, la cual florece en bosques secos y claros en el noroeste de Estados Unidos. Tal especialización comportamental hace a las mariposas muy vulnerables a cualquier cambio ambiental que puede exterminar su especie de plantas huésped únicas.

PENSAMIENTO CRÍTICO Si la especialización pone a una especie en riesgo de extinción, ¿cómo pudo haber evolucionado esta característica peligrosa?

azul se ha vuelto muy rara porque las granjas y el desarrollo han sustituido de manera importante su hábitat de bosques abiertos y claros en el noreste estadounidense. Si la lupino desaparece, la mariposa azul de Karner seguro se extinguirá junto con ella (consulta el “Guardián de la Tierra: ¿Por qué conservar la biodiversidad?”).

Las interacciones con otras especies pueden conducir a la extinción de las especies

Interacciones como la depredación y la competencia sirven como agentes de selección natural (véase el Capítulo 16). En algunos casos, estas mismas interacciones pueden conducir a la extinción y no a la adaptación.

Es probable que en especial la depredación contribuya a la extinción cuando las especies encuentran depredadores a los cuales no han estado expuestas con anterioridad. Por ejemplo, cuando la serpiente arborícola marrón depredadora por accidente se introdujo a la isla del Pacífico de Guam en la década de 1940, las poblaciones de aves comenzaron a declinar. En Guam antes no había serpientes depredadoras, de modo que las aves de la isla no desarrollaron defensas contra ellas. En pocas décadas, casi todas las aves nativas de Guam desaparecieron, incluidas dos especies que sólo se encontraban ahí, y por tanto ahora están extintas.

El aumento en la competencia también puede contribuir a la extinción. Un posible ejemplo de extinción a través de competencia comenzó hace aproximadamente 3 millones de años,

¿Por qué conservar la biodiversidad?

En la actualidad, la mayoría de las extinciones ocurren en los trópicos, donde vive la gran mayoría de las especies. La principal causa de estas extinciones es el cambio ambiental, en especial la destrucción del hábitat. Por desgracia, las actividades humanas están destruyendo y perturbando con rapidez los hábitats tropicales (**FIG. E17-3**). Por ejemplo, un reporte reciente de las Naciones Unidas con base en análisis de fotografías satelitales y otros datos, estimó que la extensión del bosque tropical lluvioso mundial se redujo en aproximadamente 103 600 kilómetros cuadrados por año entre 1980 y 2010, aunque la tasa de pérdida recién se lentificó en algunos países (**FIG. E17-4**). La mayor parte del bosque perdido se destruyó por tala o desmonte para agricultura. De igual modo, un sondeo mundial de arrecifes de coral reveló que alrededor de 20% del área de arrecifes de la Tierra ya fue destruido y 20% adicional está severamente dañado, de nuevo, sobre todo como resultado de influencias humanas como la contaminación.

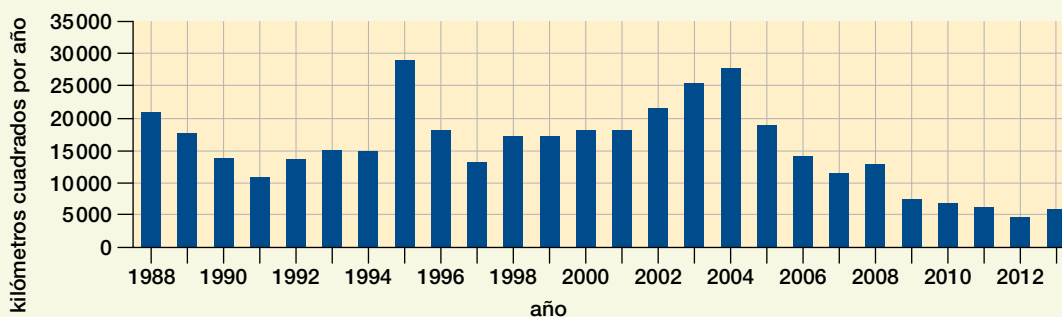
La rápida destrucción de hábitats en los trópicos provoca que muchas especies se extingan, conforme desaparecen sus hogares. Investigación ecológica reciente sugiere que la tasa actual de extinción es extremadamente alta, acaso más alta que nunca antes en la historia de vida sobre la Tierra. ¿Esto tiene importancia? ¿Existe alguna razón para que las personas intenten frenar la pérdida de biodiversidad?

Una razón para proteger la biodiversidad de la Tierra es que el interés ecológico de los seres humanos puede estar en riesgo. Por ejemplo, las especies de la Tierra forman comunidades, redes muy complejas de formas de vida interdependientes cuyas interacciones sostienen a unos y a otros. Dichas comunidades tienen un importante papel en procesos que purifican el aire que respiran y el agua que beben las personas, construyen el rico suelo donde se cultiva, proporcionan la abundancia de alimentos que se cosechan de los océanos, y descomponen y desintoxican sus desechos. La humanidad depende por completo de estos “servicios de los ecosistemas”. Cuando las actividades humanas hacen que desaparezcan especies de las comunidades, se toma un gran riesgo. Si se remueven demasiadas especies se pueden perturbar los procesos finamente ajustados de la comunidad y minar su capacidad para sostener a los seres humanos.



▲ **FIGURA E17-3 Biodiversidad amenazada** La destrucción de los bosques tropicales lluviosos por la tala indiscriminada amenaza el mayor almacén de diversidad biológica de la Tierra.

CONSIDERA ESTO El precario estado de especies raras alrededor del mundo plantea profundos dilemas éticos. Por ejemplo, en muchos casos, la destrucción del hábitat que pone en peligro a algunas especies también ayuda a las personas a conseguir espacio para granjas, alojamiento y centros de trabajo necesarios para una creciente población humana. ¿Cómo se puede reconciliar el conflicto entre requerimientos de los seres humanos válidos y las necesidades de las especies en peligro? Más aún, cada vez es más claro que, incluso con las mejores intenciones, no es posible salvar a todas las especies hoy amenazadas con la extinción. Los recursos disponibles para preservar y gestionar hábitats protegidos son limitados y deben tomarse decisiones que harán que algunas especies sobrevivan y otras perezcan. ¿Quién debe decidir cuáles especies vivirán y cuáles morirán? ¿Sobre qué criterios deben basarse tales decisiones?



▲ **FIGURA E17-4 Deforestación anual en la amazonia brasileña** La Tierra y sus bosques son vastos, lo cual dificulta una medición precisa de la deforestación. Una de las mejores herramientas para esta tarea es el procesamiento de imágenes satelitales; fotografías tomadas desde el espacio pueden usarse para comparar la cubierta de bosques año tras año. El Instituto Nacional para Investigación Espacial de Brasil ha usado esta herramienta para rastrear la pérdida de bosque lluvioso del país. Los datos resultantes, que se presentan en esta gráfica, muestran que, aun cuando la destrucción de bosques ha acelerado a nivel mundial, la tasa de deforestación en la amazonia brasileña se ha frenado. No obstante, incluso la tasa más lenta de destrucción todavía es sustancial; en 2013 se desmontó una área en Brasil más grande que el estado de Delaware.

cuando el istmo de Panamá surgió sobre el nivel del mar y formó un puente terrestre entre América del Norte y América del Sur. Después de conectarse los continentes antes separados, las especies de mamíferos que evolucionaron en aislamiento en cada continente se mezclaron. A final de cuentas, las especies norteamericanas que se movieron hacia el sur se diversificaron y experimentaron una radiación adaptativa que desplazó la gran mayoría de las especies sudamericanas, muchas de las cuales se extinguieron. Aunque no se comprenden por completo las razones de las extinciones, es probable que la competencia tuvo un papel; las especies que llegaron de Norteamérica pudieron explotar recursos de manera más eficiente que sus contrapartes sudamericanas.

El cambio y la destrucción de hábitats son las principales causas de extinción

El cambio en hábitats, tanto contemporáneos como prehistóricos, es la mayor causa individual de extinciones. La destrucción de

hábitats en la actualidad, debida a actividades humanas, avanza a un ritmo rápido. Muchos biólogos consideran que hoy se vive en medio del más rápido y más extendido episodio de extinción de especies en la historia de la vida. La pérdida de bosques tropicales es en particular devastadora para la diversidad de especies. Hasta la mitad de las especies actuales sobre la Tierra pueden perderse durante los próximos 50 años conforme los bosques tropicales que los contienen se cortan para obtener madera o se desmontan para pacer ganado o para cultivos. (En el Capítulo 18 se estudiarán las extinciones debidas al cambio de hábitat prehistórico.)

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir las principales causas de extinción?
- describir algunos ejemplos de especies vivientes que están en riesgo de extinción?

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Descubrimiento de la diversidad

Resulta irónico que los recientes descubrimientos de especies antes desconocidas llegan en un momento en el cual los bosques remotos que alojan muchas de ellas están en peligro de desaparecer. El desarrollo económico ha llevado la tala y la minería a regiones cada vez más remotas, y los bosques en Nueva Guinea (hogar de *Paedophryne amauensis*), Vietnam (hogar del saola) y muchas otras naciones en desarrollo, se desmontan a una tasa sin precedentes. Como resultado, las especies recién descubiertas con frecuencia son muy raras. Por ejemplo, a pesar de la búsqueda intensa por parte de los biólogos, sólo ha habido

dos observaciones verificadas de un saola vivo en las dos décadas pasadas: una fotografía tomada por una cámara silvestre sin vigilancia en 1999 y una segunda fotografía en 2013.

PENSAMIENTO CRÍTICO Dado que el aislamiento genético es el primer paso en la especiación, ¿las actividades humanas que reducen muchas especies a pequeñas poblaciones aisladas, en realidad podrían aumentar la biodiversidad al crear condiciones que conduzcan a la formación de nuevas especies? ¿Por qué sí o por qué no?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

17.1 ¿Qué es una especie?

De acuerdo con el concepto de especie biológica, una especie consta de todas las poblaciones de organismos con capacidad potencial de cruzamiento bajo condiciones naturales y que están aisladas reproductivamente de otras poblaciones.

17.2 ¿Cómo se mantiene el aislamiento reproductivo entre especies?

El aislamiento reproductivo entre especies puede mantenerse mediante uno o más de varios mecanismos, conocidos de manera colectiva como mecanismos de aislamiento anteriores al apareamiento y mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento. Los primeros incluyen aislamiento geográfico, aislamiento ecológico, aislamiento temporal, aislamiento comportamental e incompatibilidad mecánica.

Los mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento incluyen incompatibilidad de gametos, inviabilidad híbrida e infertilidad híbrida.

17.3 ¿Cómo se forman nuevas especies?

La especiación, la formación de nuevas especies, tiene lugar cuando el flujo génico entre dos poblaciones se reduce o elimina, y las poblaciones divergen genéticamente. De manera más usual, la especiación es alopátrica: el flujo génico se restringe mediante aislamiento geográfico. Sin embargo, la especiación también puede ser simpátrica: el flujo génico se restringe mediante aislamiento ecológico o por mutaciones que causan poliploidía. Ya sea que el aislamiento genético surja de manera alopátrica o simpátrica, la especiación se completa mediante posterior divergencia genética de las poblaciones separadas a través de deriva genética o selección natural.

17.4 ¿Qué causa la extinción?

Entre los factores que causan extinciones se incluyen competencia entre especies y destrucción de hábitat. La distribución localizada y la especialización extrema aumentan la vulnerabilidad de una especie ante la extinción.

Términos clave

aislamiento comportamental	303	inviabilidad	
aislamiento ecológico	302	híbrida	304
aislamiento geográfico	302	mecanismo de	
aislamiento reproductivo	300	aislamiento	302
aislamiento temporal	303	mecanismo de	
especiación	305	aislamiento anterior al	
especiación alopátrica	305	apareamiento	302
especiación simpátrica	305	mecanismo de	
especie	300	aislamiento	
extinción	310	posterior al	
híbrido	303	apareamiento	304
incompatibilidad de gametos	304	poliploidía	308
incompatibilidad mecánica	304	radiación	
infertilidad híbrida	304	adaptativa	309

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- El concepto de especie biológica es difícil o imposible de aplicar a
 - organismos que se reproducen asexualmente.
 - organismos grandes.
 - organismos que evolucionan con rapidez.
 - plantas.
- ¿Qué de lo siguiente *no* describe un mecanismo de aislamiento anterior al apareamiento?
 - la exhibición de cortejo de una ave del paraíso.
 - la esterilidad de la descendencia de un caballo y un burro.
 - la diferencia entre los periodos de floración del pino Monterey y del pino Bishop.
 - la tendencia de cada especie de avispas de los higos de criar sólo en los frutos de una especie particular de higos.
- Todos los casos de especiación requieren
 - aislamiento genético y divergencia.
 - deriva genética.
 - subdivisión geográfica de una población.
 - radiación adaptativa.
- El análisis de las poblaciones de mosca *Rhagoletis* en Estados Unidos ofrece evidencia de que, si algunos miembros de una población de insectos cambian a una nueva especie huésped,
 - con el tiempo puede resultar especiación simpátrica.
 - es probable la radiación adaptativa.
 - es probable poca o ninguna divergencia genética posterior.
 - tal vez la especiación simpátrica es imposible en insectos.
- En la fase inicial de especiación alopátrica, el flujo génico entre partes de una población se inhibe mediante
 - competencia.
 - inviabilidad híbrida.
 - aislamiento geográfico.
 - aislamiento ecológico.

Llena los espacios

- Una especie es un grupo de _____ que evoluciona _____. El concepto de especie biológica identifica las especies con base en su _____. El concepto de especie biológica no puede aplicarse a especies que se reproducen _____.

- Llena los espacios en blanco con el mecanismo de aislamiento adecuado: ocurre cuando los miembros de dos poblaciones tienen diferentes comportamientos de cortejo: _____; ocurre cuando la descendencia híbrida no puede sobrevivir para reproducirse: _____; ocurre cuando los miembros de dos poblaciones tienen diferentes épocas de apareamiento: _____; ocurre cuando los espermatozoides de una especie no pueden fecundar los óvulos de otra especie: _____; ocurre cuando los órganos sexuales de dos especies son incompatibles: _____.
- La formación de una nueva especie ocurre cuando dos poblaciones de una especie existente primero _____ y después _____. El proceso en el cual la separación geográfica de partes de una población conduce a la formación de nuevas especies se llama _____. Las poblaciones aisladas pueden divergir a través de la acción de _____ o _____.
- El proceso mediante el cual surgen muchas nuevas especies en un tiempo relativamente corto se conoce como _____. Este proceso con frecuencia ocurre cuando una especie llega a _____ previamente desocupado.
- Una especie puede estar en mayor riesgo de extinción si su rango geográfico incluye un área _____, o si sus requisitos de alimento o hábitat son _____. La principal causa directa de extinción es _____.

Preguntas de repaso

- Define los siguientes términos: *especie*, *especiación*, *especiación alopátrica* y *especiación simpátrica*. Explica cómo pueden funcionar las especiaciones alopátrica y simpátrica, y proporciona un ejemplo hipotético de cada una.
- Muchas de las especies de robles en el centro y este de Estados Unidos hibridan (se cruzan). ¿Se trata de “especies verdaderas”?
- Revisa el material acerca de la posibilidad de especiación simpátrica en las moscas *Rhagoletis*. ¿Qué tipos de datos genotípicos, fenotípicos o comportamentales te convencerían de que las dos formas se han convertido en especies separadas?
- Un medicamento llamado colchicina evita la división celular después de que los cromosomas se duplican al comienzo de la meiosis. Describe cómo usarías la colchicina para producir una nueva especie de plantas poliploides.
- ¿Cuáles son los dos tipos principales de mecanismos de aislamiento reproductivo? Ofrece ejemplos de cada tipo y describe cómo funcionan.

Aplicación de conceptos

- Es difícil realizar experimentos que pongan a prueba hipótesis acerca de cómo se forman nuevas especies. Pero, ¿y si las personas vivieran durante un tiempo realmente prolongado? Diseña un experimento que dure 100 mil años para poner a prueba si la separación alopátrica conduce a especiación. ¿Cuál sería tu organismo de estudio? ¿Por qué? ¿Qué medirías, con cuánta frecuencia medirías y qué esperarías descubrir si la hipótesis de especiación alopátrica fuera correcta?

ESTUDIO
DE CASO

El ADN antiguo tiene historias que contar

LOS HABITANTES DEL TÍBET

VIVEN Y TRABAJAN a altitudes de alrededor 4 mil metros (13 mil pies), donde hay mucho menos oxígeno en el aire que a elevaciones más bajas. Si tú no eres tibetano e intentaras vivir a dicha altitud, tal vez te enfermarías, o al menos te cansarías con facilidad y la pasarías mal tratando de respirar. ¿Cómo lo manejan los tibetanos? Sus cuerpos tienen algunas adaptaciones a la vida a grandes altitudes, incluida una variante especial de un gen conocido como *EPAS1*. La versión tibetana del *EPAS1*, que no se encuentra en otras poblaciones humanas, mejora la capacidad de sus cuerpos para funcionar de manera eficiente en condiciones de bajo oxígeno.

¿Cómo adquirieron los tibetanos su versión especial del gen? ¿Se originó como una mutación afortunada en los primeros seres humanos que habitaron del Tíbet? Parece que no. Algunos investigadores recién descubrieron que la variante del gen tiene una historia sorprendente: su aparición en los tibetanos es resultado del cruzamiento pasado con miembros de una especie homínina, conocida como denisovanos, que ha estado extinta durante decenas de miles de años. (La palabra *homínino* describe al grupo que incluye a los seres humanos a las especies extintas que son sus parientes más cercanos.)

Los habitantes del Tíbet están adaptados a la vida a grandes alturas, gracias en parte al pasado cruzamiento entre seres humanos y especies ahora extintas.

¿Cómo descubrieron los investigadores este fascinante trozo de historia evolutiva? Hasta hace poco, su descubrimiento habría sido imposible. Pero los investigadores han aprendido cómo extraer y secuenciar ADN de los restos antiguos de organismos extintos. Y cuando examinaron el genoma denisovano, descubrieron que contenía la misma variante de *EPAS1* que en la actualidad sólo se encuentra en los tibetanos.

En el pasado, el conocimiento de la historia de la vida provenía sólo de fósiles y, más recientemente, del ADN de organismos vivos. Pero el registro fósil puede ser irregular, y el ADN moderno sólo ofrece inferencias indirectas acerca de los organismos pasados, en lugar de evidencia directa. No obstante, estas herramientas han proporcionado una gran cantidad de información acerca del pasado, pero el acceso al ADN antiguo abre una nueva y excitante ventana hacia los últimos capítulos de la historia de la vida, incluida la historia de los seres humanos.

Además de la sorprendente fuente de la adaptación de los tibetanos, ¿qué más se ha aprendido a partir del ADN antiguo? ¿Qué otras partes de la historia de la vida se han recopilado a partir de las pistas de ADN?

DE UN VISTAZO

18.1 ¿Cómo comenzó la vida?

18.2 ¿Cómo eran los primeros organismos?

18.3 ¿Cómo eran los primeros organismos multicelulares?

18.4 ¿Cómo la vida invadió la tierra?

18.5 ¿Qué papel ha tenido la extinción en la historia de la vida?

18.6 ¿Cómo evolucionaron los seres humanos?

18.1 ¿CÓMO COMENZÓ LA VIDA?

Antes de Darwin, la mayoría de las personas pensaba que todas las especies habían sido creadas de manera simultánea por Dios hacía algunos miles de años. Más aún: hasta el siglo XIX, la mayoría de las personas pensaba que los nuevos miembros de las especies existentes brotaban todo el tiempo, mediante **generación espontánea** a partir tanto de materia no viva como de otras formas de vida no relacionadas. Se pensaba que los microorganismos surgían de manera espontánea del caldo, las larvas de la carne y los ratones de mezclas de camisetas sudadas y trigo.

En 1668, el médico italiano Francesco Redi desacreditó la hipótesis de las larvas provenientes de la carne con sólo alejar a las moscas (cuyos huevecillos eclosionaban en larvas) de carne no contaminada (véase el “¿Cómo sabes eso? Los experimentos controlados ofrecen datos confiables” en el Capítulo 1). A mediados del siglo XIX, Louis Pasteur, en Francia, y John Tyndall, en Inglaterra, desacreditaron la idea de “caldo para los microorganismos” al mostrar que éstos no aparecían en caldo estéril a menos que el caldo se expusiera primero a microorganismos existentes en el ambiente circundante (**FIG. 18-1**). Aunque la obra de Pasteur y Tyndall en efecto demolió la noción de generación espontánea, no abordó la cuestión de cómo se originó la vida en la Tierra en primer lugar. O, como dice el bioquímico Stanley Miller: “Pasteur nunca probó que no pasara una vez; él sólo demostró que no pasa todo el tiempo”.

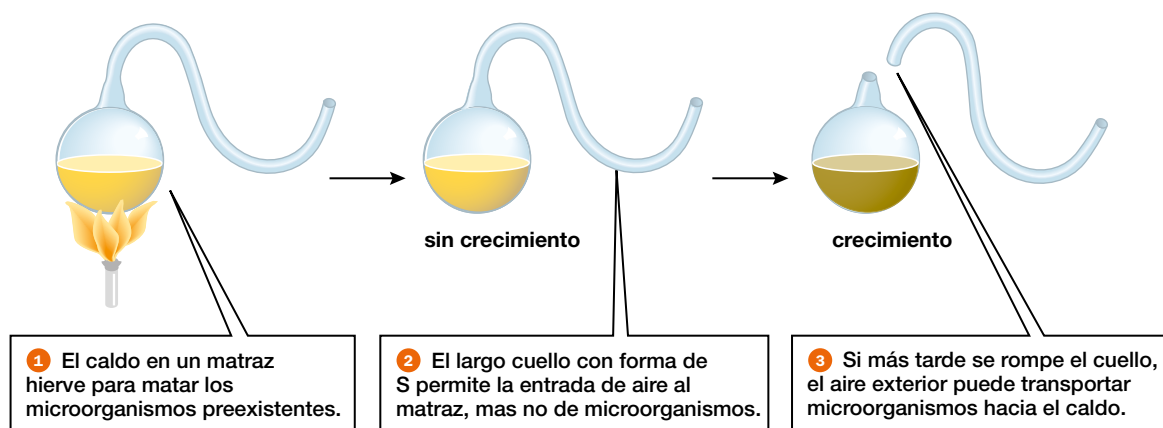
Las primeras cosas vivientes surgieron de las no vivientes

Las ideas científicas modernas acerca del origen de la vida comenzaron a surgir en la década de 1920, cuando Alexander Oparin, en Rusia, y J. B. S. Haldane, en Inglaterra, observaron que la atmósfera rica en oxígeno de hoy no habría permitido la formación espontánea de las complejas moléculas orgánicas necesarias para la vida. El oxígeno reacciona fácilmente con otras moléculas, lo que perturba enlaces químicos. Por ende, un ambiente rico en oxígeno tiende a mantener las moléculas simples.

Oparin y Haldane especularon que la atmósfera de la Tierra joven debió contener muy poco oxígeno y que, bajo tales condiciones atmosféricas, pudieron surgir moléculas orgánicas complejas a través de reacciones químicas ordinarias. Algunos tipos de moléculas podrían persistir mejor que otras en el ambiente sin vida de la Tierra temprana y por tanto se volverían más comunes con el tiempo. Esta versión química de la “supervivencia del más apto” se llama evolución *prebiótica* (que significa “antes de la vida”). En el escenario vislumbrado por Oparin y Haldane, la evolución química prebiótica dio lugar a moléculas cada vez más complejas y con el tiempo a organismos vivientes.

Las moléculas orgánicas pueden formarse de manera espontánea bajo condiciones prebióticas

Inspirados por las ideas de Oparin y Haldane, Stanley Miller y Harold Urey se dispusieron, en 1953, a simular la evolución



▲ **FIGURA 18-1 Refutación de la generación espontánea** El experimento de Louis Pasteur desmintió la generación espontánea de microorganismos en el caldo.

prebiótica en el laboratorio. Ellos sabían que, sobre la base de la composición química de las rocas que se formaron temprano en la historia de la Tierra, los geoquímicos habían concluido que la atmósfera temprana con probabilidad casi no contenía gas oxígeno, pero sí metano (CH_4), amoníaco (NH_3), hidrógeno (H_2) y vapor de agua (H_2O). Miller y Urey simularon la atmósfera libre de oxígeno de la Tierra temprana al mezclar estos componentes en un matraz. Chispas eléctricas imitaron la intensa energía de las tormentas eléctricas de la Tierra temprana. En este microcosmos experimental, los investigadores descubrieron que, después de algunos días, aparecían moléculas orgánicas simples (FIG. 18-2). El experimento demostró que pequeñas moléculas, tal vez presentes en la atmósfera temprana, pueden combinarse para formar moléculas orgánicas más grandes si se presenta energía eléctrica. (Recuerda del Capítulo 6 que las reacciones que sintetizan moléculas biológicas a partir de unas más pequeñas son endergónicas: consumen energía.) Experimentos similares realizados por Miller y otros produjeron aminoácidos, péptidos, nucleótidos, adenosín trifosfato (ATP) y otras moléculas características de las cosas vivientes.

En años recientes, nueva evidencia ha convencido a la mayoría de los geoquímicos de que la composición real de la atmósfera temprana de la Tierra tal vez difirió de la mezcla de gases utilizados en el experimento pionero Miller-Urey. Sin embargo, experimentos más recientes con atmósferas simuladas que se parecen más a la probable atmósfera de la Tierra temprana también han producido moléculas orgánicas. Además, estos experimentos han demostrado que la electricidad no es la única fuente de energía disponible. Otras fuentes de energía que estuvieron disponibles en la Tierra temprana, como calor o luz ultravioleta

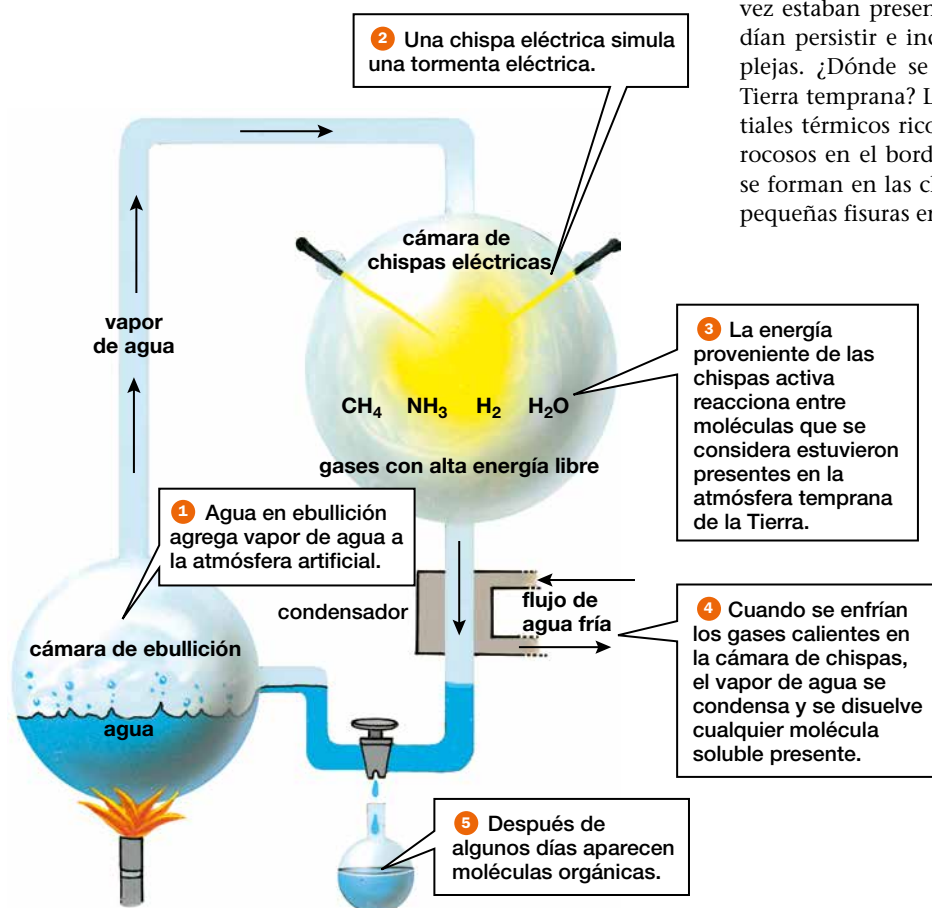
(UV), también pueden impulsar la formación de moléculas orgánicas en simulaciones experimentales de condiciones prebióticas. Por ende, aun cuando nunca se pueda saber con exactitud cómo era la atmósfera temprana, se puede asegurar que en la Tierra temprana se formaron moléculas orgánicas.

Moléculas orgánicas adicionales tal vez llegaron desde el espacio cuando meteoritos y cometas chocaron en la superficie de la Tierra. El análisis de meteoritos actuales recuperados de cráteres de impacto sobre la Tierra revela que algunos meteoritos contienen concentraciones relativamente altas de aminoácidos y otras moléculas orgánicas simples. Experimentos de laboratorio sugieren que estas moléculas pudieron formarse en el espacio interestelar antes de caer a la Tierra.

Las moléculas orgánicas pueden acumularse bajo condiciones prebióticas

La síntesis prebiótica no fue ni muy eficiente ni muy rápida. No obstante, con el tiempo se acumularon grandes cantidades de moléculas orgánicas. En la actualidad, la mayoría de las moléculas orgánicas tienen una vida corta porque o las digieren los organismos vivientes o reaccionan con el oxígeno atmosférico. Sin embargo, la Tierra temprana carecía tanto de vida como de oxígeno libre, de modo que las moléculas orgánicas no se habrían expuesto a estas amenazas.

Sin embargo, las moléculas prebióticas pudieron descomponerse mediante otras reacciones químicas o por la radiación UV de alta energía del Sol. Aunque la luz UV puede proporcionar energía para la formación de moléculas orgánicas, también puede descomponerlas. Sin embargo, investigadores de laboratorio han identificado las condiciones bajo las cuales las moléculas que tal vez estaban presentes en la Tierra prebiótica eran estables y podrían persistir e incluso unirse para formar moléculas más complejas. ¿Dónde se habrían encontrado tales condiciones en la Tierra temprana? Las posibilidades incluyen las aguas de manantiales térmicos ricos en minerales, parches cubiertos bajo lechos rocosos en el borde marino, poros en las columnas de roca que se forman en las chimeneas hidrotermales en el fondo marino y pequeñas fisuras entre cristales de hielo.



◀ **FIGURA 18-2** El aparato experimental de Stanley Miller y Harold Urey. Las etapas muy tempranas de la vida no dejaron fósiles, de modo que los científicos evolutivos buscan una estrategia para recrear en el laboratorio las condiciones que pudieron prevalecer en la Tierra temprana.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cómo cambiarían los resultados del experimento si en la cámara de chispas se incluyera oxígeno (O_2)?

La arcilla pudo haber catalizado la formación de moléculas orgánicas más grandes

En la siguiente etapa de la evolución prebiótica, cualquiera que haya sido su ubicación, moléculas simples debieron combinarse para formar moléculas más grandes. Las reacciones químicas que formaron las moléculas más grandes requirieron que las moléculas reactantes estuvieran estrechamente empaçadas. Los científicos han propuesto varios procesos mediante los cuales debieron alcanzarse en la Tierra temprana las altas concentraciones requeridas. Una posibilidad es que moléculas pequeñas se hayan acumulado sobre la superficie de partículas de arcilla, que con frecuencia tiene una pequeña carga eléctrica que atrae moléculas disueltas con la carga opuesta. Agrupadas en dicha partícula de arcilla, las moléculas pequeñas pudieron haber estado tan cerca como para permitir reacciones químicas entre ellas. Los investigadores han demostrado la posibilidad de este escenario con experimentos en los cuales agregar arcilla a soluciones de pequeñas moléculas orgánicas disueltas cataliza la formación de moléculas más grandes y más complejas, incluido ARN. Tales moléculas pudieron convertirse en los bloques constructores de los primeros organismos vivos.

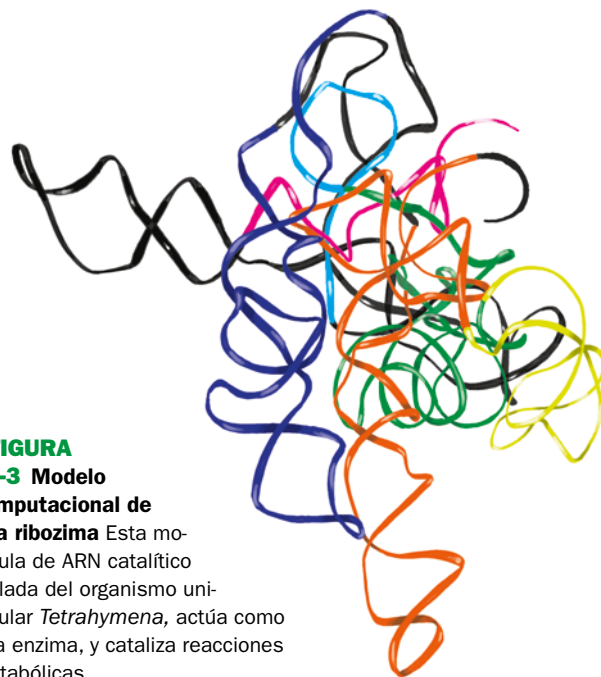
El ARN tal vez fue la primera molécula autorreplicante

Aunque todos los organismos modernos usan ADN para codificar y almacenar información genética, es improbable que el ADN fuese la molécula de información más temprana. El ADN puede replicarse a sí mismo sólo con la ayuda de enzimas proteínicas grandes y complejas, pero las instrucciones para construir dichas enzimas están codificadas en el mismo ADN. Por esta razón, el origen del papel del ADN como molécula de almacenamiento de información de la vida plantea un acertijo de “huevo y gallina”: el ADN requiere proteínas, pero dichas proteínas requieren ADN. Por tanto, es difícil construir un escenario admisible para el origen del ADN autorreplicante a menos que se suponga que el actual sistema de almacenamiento de información con base en ADN evolucionara a partir de un sistema más temprano.

El ARN puede actuar como catalizador

Un primer candidato para la primera molécula autorreplicante de información es el ARN. En la década de 1980, Thomas Cech y Sidney Altman, trabajando con el organismo unicelular *Tetrahymena thermophila*, descubrieron una reacción celular que era catalizada no por una proteína, sino por una pequeña molécula de ARN. Puesto que esta molécula especial de ARN realizaba una función que antes se creía realizaban sólo las enzimas proteínicas, Cech y Altman dieron a su molécula ARN catalizadora el nombre de **ribozima** (FIG. 18-3).

Desde el descubrimiento de las ribozimas, investigadores han descubierto en la naturaleza docenas de éstas que catalizan varias reacciones diferentes, incluido el corte de otras moléculas de ARN y la unión de fragmentos de ARN. Las ribozimas también están en la subunidad mayor del ribosoma, donde catalizan la unión de aminoácidos para producir cadenas polipeptídicas (proteínas). Además, los investigadores han podido sintetizar en el laboratorio varias ribozimas, incluida alguna que puede catalizar la replicación de pequeñas moléculas de ARN. La ribozima de replicación más efectiva sintetizada hasta el momento puede copiar secuencias de ARN de hasta 206 nucleótidos de largo.



► **FIGURA 18-3** Modelo computacional de una ribozima Esta molécula de ARN catalítica aislada del organismo unicelular *Tetrahymena*, actúa como una enzima, y cataliza reacciones metabólicas.

La Tierra alguna vez pudo ser un mundo de ARN

El descubrimiento de que las moléculas de ARN pueden actuar como catalizadoras para diversas reacciones, incluida la replicación de ARN, apoya la hipótesis de que la vida surgió en un “mundo de ARN”. De acuerdo con esta visión, la era actual de vida con base en ADN estuvo precedida por una en la que el ARN funcionó tanto como la molécula genética portadora de información como el catalizador para su propia replicación. Este mundo de ARN pudo haber surgido después de cientos de millones de años de síntesis química prebiótica, durante la cual nucleótidos de ARN habrían estado entre las moléculas sintetizadas. Después de alcanzar una concentración suficientemente elevada, quizá sobre partículas de arcilla, los nucleótidos tal vez se enlazaron para formar cadenas cortas de ARN.

Supón que, sólo por azar, una de dichas cadenas de ARN fue una ribozima que podía catalizar la producción de copias de sí misma. Esta primera ribozima autorreproductora tal vez no era muy buena en su trabajo y pudo haber producido copias con muchos errores, los cuales fueron las primeras mutaciones. Como las mutaciones catalizadoras de las “moléculas hijas”, pero algunas pudieron ser mejoras. Tales mejoras montaron el escenario para la selección natural entre las moléculas de ARN, debido a que variantes de ribozimas con mayor rapidez y precisión de replicación se copiaron a sí mismas más rápido que las moléculas de ARN menos eficientes, y por tanto, se volvieron cada vez más comunes. La evolución molecular en el mundo de ARN procedió hasta que, por alguna cadena de eventos todavía desconocida, el ARN retrocedió de manera gradual hacia su papel actual como intermediario entre el ADN y las enzimas proteínicas.

Vesículas parecidas a membrana quizás encerraron ribozimas

Las moléculas autorreplicantes por sí mismas no constituyen vida; en todas las células vivientes dichas moléculas están contenidas dentro de algún tipo de membrana envolvente. Los precursores

de las primeras membranas biológicas pudieron ser estructuras simples que se formaron de manera espontánea a partir de procesos mecánicos. Por ejemplo, los químicos han demostrado que si para simular ondas que batan contra costas antiguas se agita agua que contiene proteínas y lípidos, ambos se combinan para formar estructuras huecas llamadas *vesículas*. Estas bolas huecas parecen células vivientes en varios aspectos. Tienen una frontera exterior bien definida que separa su contenido interno de la solución externa. Si la composición de la vesícula es la correcta, se forma una “membrana” que es muy similar en apariencia a una membrana celular real. Bajo ciertas condiciones, las vesículas pueden absorber material de la solución externa, crecer e incluso dividirse.

Si una vesícula rodea una ribozima correcta, formaría algo que parece una célula viviente. Se le podría llamar **protocélula**, similar en estructura a una célula, pero no viva. En la protocélula, las ribozimas y cualesquiera otras moléculas encerradas estarían protegidas de la degradación por parte de moléculas reactivas que viajaran con libertad. Nucleótidos y otras moléculas pequeñas se habrían difundido a través de la membrana y podrían usarse para sintetizar nuevas ribozimas y otras moléculas complejas. Después de suficiente crecimiento, la vesícula se habría dividido con algunas copias de las ribozimas incorporadas en cada vesícula hija. Si este proceso ocurrió, la evolución de las primeras células habría sido casi completa.

¿Hubo un momento particular en el que una protocélula no viviente dio origen a un organismo viviente? Tal vez no. Como la mayoría de las transiciones evolutivas, el cambio desde protocélula hasta célula viviente fue un proceso gradual, sin límites precisos entre un estado y el siguiente.

Pero, ¿en realidad ocurrió todo esto?

El escenario recién descrito, aunque posible y consistente con muchos hallazgos de investigación, por ningún medio es cierto. Uno de los aspectos más sorprendentes de la investigación del origen de la vida es una gran diversidad de suposiciones, experimentos e hipótesis contradictorias. Los investigadores no están de acuerdo acerca de si la vida surgió en tranquilas albercas te-

rrerres, en el borde del mar, en chimeneas termales en lo profundo del mar o en el hielo polar. Algunos investigadores incluso argumentan que la vida llegó a la Tierra desde el espacio. ¿Es posible extraer alguna conclusión firme a partir de la investigación realizada hasta el momento? No, pero se pueden hacer algunas deducciones razonables.

Primero, los experimentos de Miller y otros muestran que es probable que aminoácidos, nucleótidos y otras moléculas orgánicas, junto con estructuras simples parecidas a membranas, se hayan formado en abundancia en la Tierra temprana. Segundo, la evolución química tuvo largos periodos y enormes áreas de la Tierra disponibles para ella. Dado suficiente tiempo y una poza de moléculas reactivas lo suficientemente grande, incluso eventos en extremo raros pueden ocurrir muchas veces. Y dadas las grandes extensiones de tiempo y espacio disponibles, cada pequeño paso en la ruta desde sopa primordial hasta célula viviente tuvo enorme oportunidad de realizarse.

Ninguna explicación particular del origen de la vida puede ponerse a prueba de manera definitiva. El origen de la vida no dejó registro, y los investigadores que exploran este misterio pueden avanzar sólo mediante el desarrollo de un escenario hipotético y luego realizar investigaciones de laboratorio para determinar si los pasos del escenario son química y biológicamente verosímiles.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir un probable escenario para el origen de la vida?
- describir, para cada paso en el escenario, alguna evidencia que sugiera que el paso es verosímil?

18.2 ¿CÓMO ERAN LOS PRIMEROS ORGANISMOS?

Cuando la Tierra se formó, hace alrededor de 4.55 mil millones de años, era bastante caliente (**FIG. 18-4**). Una multitud de

▼ **FIGURA 18-4 Tierra primitiva** En la secuela inmediata de la formación de la Tierra hace 4.5 mil millones de años, el planeta se caracterizaba por calor intenso, abundante actividad volcánica y repetidos impactos de meteoritos.



meteoritos golpeaban el planeta en formación, y la energía cinética de estas rocas extraterrestres se convertía en calor al momento del impacto. Todavía más calor se liberaba por el decaimiento de átomos radiactivos. La Tierra se derretía, y los elementos más pesados, como hierro y níquel, se hundían hacia el centro del planeta, donde permanecen fundidos hoy día. No obstante, evidencia geológica sugiere que la Tierra se enfrió lo suficiente para que el agua existiera en forma líquida hace 4.3 mil millones de años. Una vez que hubo agua líquida disponible, pudo comenzar la evolución prebiótica que a final de cuentas condujo a los primeros organismos vivientes.

Los organismos fósiles más antiguos encontrados hasta el momento están en rocas que tienen alrededor de 3.4 mil millones de edad. (Su edad se determinó usando técnicas de datación radiométrica; véase el “¿Cómo sabes eso? Descubrimiento de la edad de un fósil” en la página 321.) Trazas químicas en rocas antiguas condujeron a algunos paleontólogos a creer que la vida es incluso más antigua, acaso tanto como 3.9 mil millones de años.

El inmenso lapso en el que ocurrieron el origen de la vida y la historia temprana se conoce como Precámbrico. Este nombre está entre los asignados por geólogos y paleontólogos, quienes desarrollaron un sistema jerárquico de nomenclatura de eras, periodos y épocas para delinear el tiempo geológico (TABLA 18-1).

Los primeros organismos eran procariontes anaerobios

Las primeras células en surgir en los océanos de la Tierra fueron **procariontes**, células cuyo material genético no estaba contenido dentro de un núcleo. Estas células tal vez obtenían nutrientes y energía mediante la absorción de moléculas orgánicas de su ambiente. En la atmósfera no había oxígeno, de modo que las células debieron metabolizar las moléculas orgánicas de manera anaerobia. (Recuerda del Capítulo 8 que el metabolismo anaerobio sólo produce pequeñas cantidades de energía.)

Por ende, las primeras células eran bacterias anaerobias primitivas. Conforme éstas se multiplicaban, con el tiempo debieron agotar las moléculas orgánicas producidas por las reacciones químicas prebióticas. Moléculas más simples, como dióxido de carbono y agua, todavía habrían sido abundantes, así como energía en forma de luz solar. Lo que faltaba, entonces, no eran materiales o energía, sino moléculas energéticas, en las cuales la energía se almacenara en enlaces químicos.

Algunos organismos evolucionaron la capacidad para capturar la energía del Sol

Con el tiempo, algunas células evolucionaron la capacidad de usar la energía de la luz solar para impulsar la síntesis de moléculas complejas de alta energía a partir de moléculas más simples; en otras palabras, apareció la fotosíntesis. La fotosíntesis requiere una fuente de hidrógeno, y las primeras bacterias fotosintéticas tal vez usaron ácido sulfhídrico gaseoso disuelto en agua para este propósito (como hacen en la actualidad las bacterias fotosintéticas moradas). Sin embargo, con el paso del tiempo, el suministro de ácido sulfhídrico de la Tierra (que se produce sobre todo en los volcanes) debió escasear. Esta escasez de ácido sulfhídrico montó el escenario para la evolución de bacterias

fotosintéticas que eran capaces de usar la fuente de hidrógeno más abundante del planeta: el agua (H_2O).

La fotosíntesis convierte el agua y el dióxido de carbono en moléculas de azúcar que contienen energía, y liberan oxígeno como subproducto. El surgimiento de este nuevo método de captura de energía introdujo por primera vez a la atmósfera cantidades significativas de oxígeno libre. Al principio, el oxígeno recién liberado se consumió con rapidez por reacciones con otras moléculas en la atmósfera y en la corteza de la Tierra. Un átomo común en la corteza, en especial reactivo, era el hierro, y gran parte del oxígeno nuevo se combinó con átomos de hierro para formar enormes depósitos de óxido de hierro (óxido). Como resultado, el óxido de hierro es abundante en las rocas formadas durante este periodo.

Después de que la mayor parte del hierro accesible se convirtió en óxido, la concentración de oxígeno gaseoso en la atmósfera comenzó a aumentar. Análisis químicos de rocas sugieren que cantidades significativas de oxígeno aparecieron por primera vez en la atmósfera hace alrededor de 2.4 mil millones de años, producidas por bacterias que tal vez eran muy similares a las bacterias fotosintéticas modernas.

El metabolismo aerobio surgió en respuesta a los peligros planteados por el oxígeno

El oxígeno es potencialmente muy peligroso para organismos vivientes, porque puede reaccionar con las moléculas orgánicas y descomponerlas. Muchas de las bacterias anaerobias actuales peligran cuando se exponen a oxígeno, por lo que para ellas es un veneno mortal. La acumulación de oxígeno en la atmósfera de la Tierra primitiva tal vez exterminó muchos organismos y aumentó la evolución de mecanismos celulares para detoxificar oxígeno. Esta crisis para evolucionar la vida también proporcionó la presión ambiental para el siguiente gran avance: la capacidad para usar oxígeno en el metabolismo. Esta capacidad no sólo proporciona una defensa contra la acción química del oxígeno, sino que en realidad canaliza el poder destructivo del oxígeno a través de respiración aerobia para generar energía útil para la célula (véase el Capítulo 8). Puesto que la cantidad de energía disponible para las células aumentó de manera considerable cuando se usó oxígeno para metabolizar moléculas de alimento, las células aerobias tuvieron una ventaja selectiva significativa.

Algunos organismos adquirieron organelos encerrados en membrana

Grupos de bacterias ofrecerían un rico suministro de alimentos para cualquier organismo que pudiera comerlos. Los paleobiólogos especulan que, una vez que apareció esta potencial población presa, la depredación evolucionó con rapidez. Tal vez estos depredadores tempranos eran procariontes más grandes que las bacterias comunes. Además, debieron perder la pared celular rígida que rodea a la mayoría de las células bacterianas, de modo que sus membranas plasmáticas flexibles estaban en contacto con el ambiente circundante. Por tanto, las células depredadoras fueron capaces de envolver bacterias más pequeñas en sacos invaginados de membrana y de esta forma engullir bacterias enteras como presa.

TABLA 18-1		La historia de la vida sobre la Tierra			
Era	Periodo	Época	Hace millones de años	Eventos principales	
Cenozoico	Cuaternario	Holoceno	0.01-presente	Evolución del género <i>Homo</i>	
		Pleistoceno	2.6-0.01		
	Neógeno	Plioceno	5.3-2.6	Primeros pastizales y bosques de kelp, homíninos tempranos	
		Mioceno	23-5.3		
	Paleógeno	Oligoceno	34-23	Florecimiento extenso de aves, mamíferos, insectos y plantas con flores	
		Eoceno	56-34		
Paleoceno		66-56			
Mesozoico	Cretácico		145-66	Aparecen las plantas con flores y se vuelven dominantes Extinción masiva de vida marina y terrestre, incluidos dinosaurios	
	Jurásico		201-145	Dominio de dinosaurios y coníferas Primeras aves	
	Triásico		252-201	Primeros mamíferos y dinosaurios Bosques de gimnospermas y helechos arborescentes	
Paleozoico	Pérmico		299-252	Extinciones marinas masivas, incluidos trilobites Florecimiento de reptiles y declive de anfibios	
	Carbonífero		359-299	Bosques de helechos arborescentes y licopodios Dominio de anfibios e insectos Primeros reptiles y coníferas	
	Devónico		419-359	Florecimiento de peces y trilobites Primeros anfibios, insectos, semillas y polen	
	Siluriano		444-419	Muchos peces, trilobites y moluscos Primeras plantas vasculares	
	Ordovícico		485-444	Dominio de artrópodos y moluscos en el océano Invasión de tierra por plantas y artrópodos Primeros hongos	
	Cámbrico		541-485	Florecimiento de algas marinas Origen de la mayoría de los filos invertebrados Primeros peces	
Precámbrico			630	Primeros animales (invertebrados marinos de cuerpo blando)	
			1200	Primeros organismos multicelulares	
			1700	Primeros eucariontes	
			2400	Acumulación de oxígeno libre en la atmósfera	
			3500	Origen de la fotosíntesis (en cianobacterias)	
			3900-3500	Primeras células vivientes (procariontes)	
			4000-3900	Aparición de las primeras rocas sobre la Tierra	
			4550	Origen del sistema solar y la Tierra	

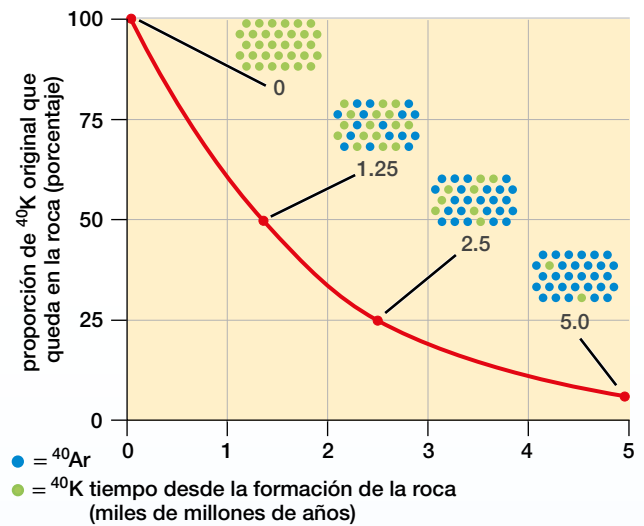
¿CÓMO SABES ESO?

Descubrimiento de la edad de un fósil

Hasta el siglo XX, los geólogos podían datar capas de roca y sus fósiles acompañantes sólo en forma relativa: los fósiles encontrados en capas más profundas de roca por lo general eran más antiguos que los encontrados en capas más superficiales. Pero algunas décadas después del descubrimiento de la radiactividad en 1896 fue posible determinar fechas absolutas, con precisión razonable. Los núcleos de elementos radiactivos se rompen de manera espontánea, o decaen, en otros elementos. Por ejemplo, el carbono-14 (por lo general escrito ^{14}C) decae mediante la emisión de un electrón para convertirse en nitrógeno-14 (^{14}N). Cada elemento radiactivo decae a una tasa que es independiente de la temperatura, la presión o el compuesto químico del cual forma parte. El tiempo que tarda en decaer el núcleo de un elemento radiactivo a esta tasa característica se conoce como *vida media*. Por ejemplo, la vida media del ^{14}C es 5 730 años.

¿Cómo se usan los elementos radiactivos para determinar la edad de las rocas? Si se conoce la tasa de decaimiento y se mide la proporción de núcleos decaídos a núcleos no decaídos, puede estimarse cuánto tiempo ha transcurrido desde que dichos elementos radiactivos quedaron atrapados en la roca. Este proceso se llama *datación radiométrica*.

Una técnica de datación radiométrica en particular directa mide el decaimiento de potasio-40 (^{40}K), que tiene una vida media de unos 1.25 mil millones de años, en argón-40 (^{40}Ar) gaseoso. El potasio-40 en general se encuentra en rocas volcánicas como granito y basalto. Supón que un volcán hace erupción con un flujo masivo de lava y cubre la campiña. Todo el ^{40}Ar , al ser gas, formará burbujas en la lava fundida, de modo que, cuando la lava se enfríe y solidifique en roca, no contendrá ^{40}Ar (FIG. E18-1). Sin embargo, con el tiempo, cualquier ^{40}K presente en la lava endurecida decaerá en ^{40}Ar , y la mitad del ^{40}K decaerá cada 1.25 mil millones de años. Este gas ^{40}Ar quedará atrapado en la roca. Un geólogo podría tomar una muestra de la roca y medir la razón de ^{40}K a ^{40}Ar para determinar la edad de la roca. Por ejemplo, si el análisis revela igual cantidad de los dos elementos, el geólogo concluirá que la lava se endureció hace 1.25 mil millones de años. Tales estimaciones de



▲ FIGURA E18-1 Relación entre tiempo y decaimiento de ^{40}K radiactivo a ^{40}Ar

edad son bastante confiables. Si un fósil se encuentra bajo un flujo de lava datado en, por decir, 500 millones de años, entonces se sabe que el fósil tiene al menos dicha edad.

PENSAMIENTO CRÍTICO El uranio-235, con una vida media de 713 millones de años, decae a plomo-207. Si analizas una roca y descubres que contiene uranio-235 y plomo-207 en una razón de 1:1, ¿cuán antigua es la roca (si supones que el decaimiento del uranio-235 es la única fuente de plomo-207)?

Estos depredadores tempranos tal vez no fueron capaces de fotosíntesis ni de metabolismo aerobio. Aunque podían ingerir bacterias más pequeñas, las metabolizaban de modo ineficiente. Sin embargo, hacia más o menos 1.7 mil millones de años, un depredador tal vez dio origen a la primera célula eucarionte. Las células eucariontes difieren de las procariontes en que tienen un elaborado sistema de membranas internas, muchas de las cuales encierran organelos como un núcleo que contiene el material genético de la célula. Los organismos compuestos de una o más células eucariontes se conocen como **eucariontes**.

Las membranas internas de los eucariontes pueden haber surgido a través de la invaginación de la membrana plasmática

Las membranas internas de las células eucariontes pudieron surgir a través del plegamiento (invaginación) hacia adentro de la

membrana celular de un depredador unicelular. Si, como en la mayoría de las bacterias de la actualidad, el ADN del ancestro de los eucariontes se unió al interior de su membrana celular, una invaginación de la membrana cerca del punto de unión del ADN pudo estrangularse y convertirse en el precursor del núcleo celular y retículo endoplasmático (Teoría: invaginación de membranas).

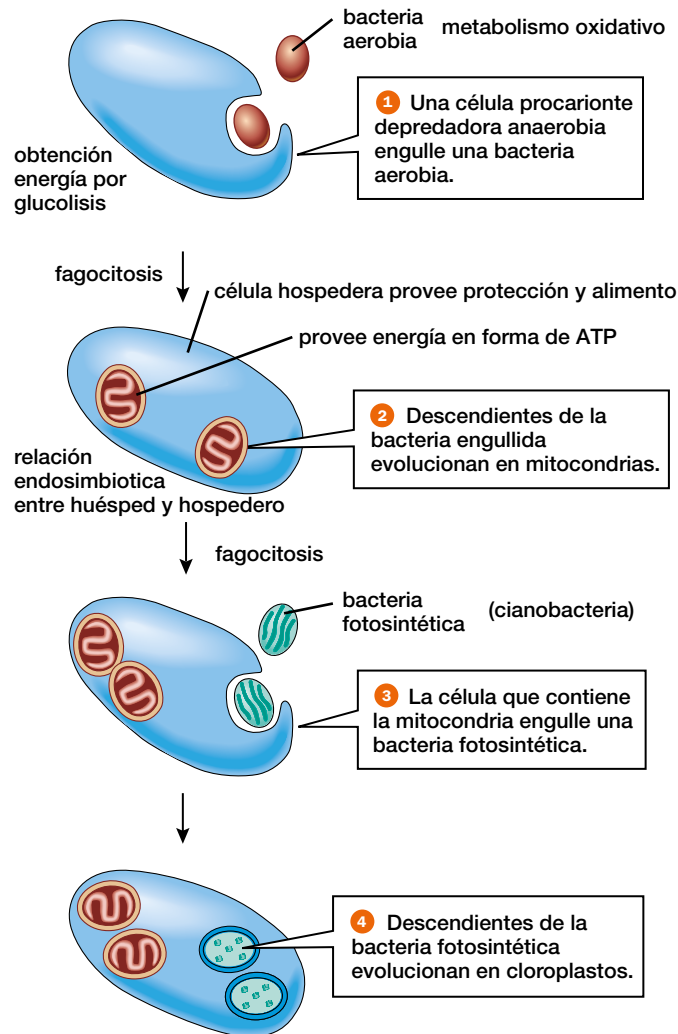
Además del núcleo, otras estructuras eucariontes clave incluyen los organelos usados para el metabolismo de energía: mitocondrias (en todos los eucariontes) y cloroplastos (en plantas y algas). ¿Cómo evolucionaron estos organelos?

Mitocondrias y cloroplastos pueden haber surgido a partir de bacterias engullidas

La **hipótesis endosimbiótica** propone que las células eucariontes tempranas adquirieron los precursores de mitocondrias y cloroplastos al engullir ciertos tipos de bacterias (FIG. 18-5)

Estas células y las bacterias atrapadas dentro de ellas (*endo* significa “dentro”) de manera gradual entraron en una relación *simbiótica*, una asociación cercana entre diferentes tipos de organismos durante un tiempo extendido. ¿Cómo habría ocurrido esto?

Supón que una célula depredadora anaerobia capturó una bacteria aerobia para alimentarse, como por lo regular lo hacían, pero por alguna razón no pudo digerir esta presa particular **1**. La bacteria aerobia permaneció viva y sana, protegida de otras células depredadoras. De hecho, estaba mejor que antes, porque el citoplasma de su huésped depredador estaba rebozante de moléculas alimenticias a medio digerir, los restos del metabolismo anaerobio. La aerobia absorbió dichas moléculas y usó oxígeno para metabolizarlas, lo que le proporcionó enormes cantidades de energía (ATP). Tan abundantes eran los



▲ **FIGURA 18-5** El probable origen de mitocondrias y cloroplastos en células eucariotas

PENSAMIENTO CRÍTICO Científicos han identificado una bacteria de vida libre que se cree descendió del endosimbiótico que dio origen a las mitocondrias. ¿Esperarías que la secuencia de ADN de esta bacteria moderna sea más similar la secuencia de ADN de un cloroplasto vegetal, al núcleo de una célula animal o a una mitocondria vegetal?

recursos alimenticios de la aerobia, y tan pródiga su producción de energía, que las aerobias debieron verter energía, tal vez como ATP o moléculas similares, de vuelta al citoplasma de su huésped. La célula depredadora anaerobia con sus bacterias simbióticas ahora podía metabolizar alimentos de manera aerobia, con lo que adquirió una gran ventaja sobre otras células anaerobias y dejó un mayor número de descendientes. Con el tiempo, la bacteria engullida o fagocitada perdió su capacidad para vivir independiente de su huésped, y evolucionaron las mitocondrias **2**.

Uno de estos exitosos nuevos compañeros celulares gestionó una segunda cualidad: capturó una bacteria fotosintética (cianobacteria) y otra vez no pudo digerir su presa **3**. La bacteria floreció en su nuevo huésped y de forma gradual evolucionó hacia el primer cloroplasto **4**. Otros organelos eucariotes también se habrían originado a través de endosimbiosis. Cilios, flagelos, centriolos y microtúbulos también habrían evolucionado a partir de simbiosis entre una bacteria con forma de espirilo (una forma de bacteria con una alargada forma de sacacorchos) y una célula eucarionte primitiva.

La evidencia para la hipótesis endosimbiótica es fuerte

La evidencia que apoya la hipótesis endosimbiótica incluye las múltiples características bioquímicas distintivas compartidas por los organelos eucariotes y las bacterias vivientes. Además, las mitocondrias y los cloroplastos contienen cada uno su propio suministro minúsculo de ADN, lo que muchos investigadores interpretan como restos del ADN contenido originalmente dentro de la bacteria engullida.

Otro tipo de apoyo proviene de los *intermediarios vivos*, organismos vivos en la actualidad que son similares a los ancestros hipotéticos y por tanto ayudan a mostrar que una ruta evolutiva propuesta es verosímil. Por ejemplo, la ameba *Pelomyxa palustris* carece de mitocondrias pero alberga una población permanente de bacterias aerobias que realizan mucho del mismo papel. Algunas otras protistas también albergan bacterias simbióticas dentro de sus células (**FIG. 18-6**), así como muchas especies de insectos. Estos ejemplos de células modernas que albergan endosimbióticos bacterianos sugiere que similares asociaciones simbióticas habrían ocurrido hace casi dos mil millones de años y condujeron a las primeras células eucariotas.



◀ **FIGURA 18-6** Simbiosis dentro de una célula moderna

Los ancestros de los cloroplastos en las células vegetales actuales podrían haber sido similares a las bacterias fotosintéticas verdes que viven de manera simbiótica dentro del citoplasma de la protista *Paulinella chromatophora*, aquí mostrada.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir escenarios para los principales eventos evolutivos e innovaciones que ocurrieron durante el periodo en el cual todos los organismos eran unicelulares, incluidos los orígenes de la fotosíntesis, el oxígeno atmosférico, la respiración aerobia y los organelos eucariontes?
- enunciar el orden en el cual ocurrieron estos eventos y mencionar evidencia que apoye estos escenarios?

18.3 ¿CÓMO ERAN LOS PRIMEROS ORGANISMOS MULTICELULARES?

Una vez que evolucionó la depredación, el aumento de tamaño se convirtió en una ventaja. En los ambientes marinos a los cuales estaba restringida la vida, una célula más grande podría engullir con facilidad una célula más pequeña y también sería más difícil de engullir por otras células depredadoras. Pero las células enormes tienen problemas. Mientras más grande sea la célula, menos membrana superficial está disponible por unidad de volumen de citoplasma (véase Fig. 5-13). En consecuencia, conforme una célula se vuelve más grande, el proceso de difusión a través de su membrana plasmática es cada vez menos capaz de alojar el oxígeno y los nutrimentos que debe mover hacia la célula y los productos de desecho que debe desalojar. Una forma en la que un organismo supera este límite en el tamaño celular es ser multicelular; esto es: puede constar de muchas células pequeñas empaquetadas en un cuerpo unificado más grande.

Algunas algas se volvieron multicelulares

Los fósiles más antiguos de organismos multicelulares tienen alrededor de 1.2 mil millones de años de antigüedad. Constan de impresiones de algas multicelulares que surgieron a partir de organismos eucariontes unicelulares que contenían cloroplastos. La multicelularidad podría haber proporcionado al menos dos ventajas para estos organismos. Primera: las algas grandes de muchas células habrían sido difíciles de engullir para los depredadores unicelulares. Segunda: la especialización de las células habría proporcionado el potencial para permanecer en un lugar en las aguas brillantemente iluminadas de la costa, conforme estructuras parecidas a raíces se enterraban en la arena o se agarraban de las rocas, mientras que estructuras parecidas a hojas flotaban arriba en la luz solar. Las algas verdes, marrón y rojas que cubren las costas de hoy descienden de estas algas multicelulares primitivas.

La diversidad animal surgió en el Precámbrico

Las trazas de animales más antiguas conocidas sin equívocos incluyen embriones fósiles encontrados en depósitos precámbricos que tienen 630 millones de años de antigüedad. Fósiles de cuerpos animales al parecer adultos aparecen primero en rocas que tienen entre 610 millones y 541 millones de años de edad. Algunos de estos animales invertebrados antiguos (que carecen de columna vertebral) son muy diferentes en apariencia a cualquier animal que esté en capas fósiles posteriores y pueden representar tipos de animales que no dejaron descendientes. Sin embargo,

otros fósiles en estas capas de rocas parecen ser ancestros de los animales de hoy. Esponjas y medusas ancestrales aparecen en las capas más antiguas, seguidas más tarde por ancestros de gusanos, moluscos y artrópodos.

Sin embargo, el rango completo de animales invertebrados modernos no aparece en el registro fósil sino hasta el periodo Cámbrico, que marca el comienzo de la era Paleozoica, hace alrededor de 541 millones de años. (La frase “registro fósil” es una referencia abreviada a la colección completa de toda la evidencia fósil que se ha encontrado hasta el momento.) Estos fósiles cámbricos revelan una radiación adaptativa (véase el Capítulo 17) que ya produjo un diverso arreglo de planos corporales complejos. Casi todos los grandes grupos de animales sobre la Tierra en la actualidad ya estaban presentes en el Cámbrico temprano. La aparentemente súbita aparición de tantos tipos diferentes de animales sugiere que estos grupos en realidad surgieron más temprano, pero su historia evolutiva temprana no se preservó en el registro fósil.

La depredación favoreció la evolución de la movilidad y los sentidos mejorados

La diversificación temprana de los animales tal vez fue impulsada en parte por el surgimiento de estilos de vida depredadores. Por ejemplo, la coevolución depredador y presa favoreció a los animales que eran más móviles que sus predecesores. Los depredadores móviles adquirieron una ventaja por la capacidad para viajar a lo largo de amplias áreas en busca de presas adecuadas; la presa móvil se benefició si fue capaz de realizar un escape rápido. La evolución de movimiento eficiente con frecuencia se asoció con la evolución de mayores capacidades sensoriales y sistemas nerviosos más complejos. Sentidos para detectar toques, químicos y luz se desarrollaron de manera importante, junto con sistemas nerviosos capaces de manejar la información sensorial y dirigir comportamientos apropiados.

Hacia el periodo Silúrico (hace 444 a 419 millones de años), la vida en los mares de la Tierra incluyó una variedad de animales anatómicamente complejos, incluidos trilobites armados, amonitas con conchas y el nautilo con cámaras (**FIG. 18-7**). El nautilo sobrevive en la actualidad en una forma casi sin cambios en aguas profundas del Pacífico.

Los esqueletos mejoraron la movilidad y la protección

En muchas especies animales paleozoicas, la movilidad mejoró en parte por el origen de cubiertas corporales externas duras conocidas como **exoesqueletos**. Los exoesqueletos mejoraron la movilidad al proporcionar superficies duras a las cuales se unen los músculos. Estas uniones posibilitaron a los animales el uso de sus músculos para mover apéndices utilizados para nadar a través del agua o reptar sobre el fondo marino. Los exoesqueletos también ofrecen soporte a los cuerpos animales y protección ante los depredadores.

Hace alrededor de 530 millones de años, un grupo de animales, los peces, desarrolló una nueva forma de soporte corporal y unión muscular: un esqueleto interno. Estos peces primitivos eran miembros discretos de la comunidad oceánica, pero hace unos 400 millones de años, los peces fueron un grupo diverso y prominente. En líneas generales, los peces resultaron ser más rápidos que los invertebrados, con sentidos más agudos y cerebros



(a) Escena silúrica



(b) Trilobite



(c) Amonite



(d) Nautilus

▲ **FIGURA 18-7 Diversidad de la vida oceánica durante el periodo Silúrico** (a) Representación artística de la vida característica en los océanos durante el periodo Silúrico, hace 444 millones a 419 millones. Entre los fósiles más comunes de dicha época están (b) los trilobites y sus depredadores, los nautiloides, y (c) los amonites. (d) Este *Nautilus* vivo es muy similar en estructura a los nautiloides silúricos, y muestran que un plan corporal exitoso puede existir casi sin cambios durante cientos de millones de años.

más grandes. Con el tiempo, se convirtieron en los depredadores dominantes de los océanos abiertos.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir la evidencia fósil de los organismos multicelulares más tempranos y los animales más tempranos?
- describir las ventajas que promovieron el origen de la multicelularidad?
- describir las adaptaciones asociadas con el posterior aumento en diversidad animal?

18.4 ¿CÓMO LA VIDA INVADIÓ LA TIERRA?

Una atractiva trama secundaria en el largo cuento de la historia de la vida es la historia de la invasión de vida de la tierra. Los organismos para movilizarse hacia un terreno sólido después de más de 3 mil millones de años de una existencia estrictamente acuática, los organismos tuvieron que superar muchos obstáculos. La vida en el mar ofrece soporte de flotación contra la gravedad, pero en tierra un organismo debe soportar su peso contra la

aplastante fuerza de la gravedad. El mar proporciona fácil acceso a agua que sostiene la vida, pero el agua adecuada puede no estar fácilmente disponible para un organismo terrestre. Las plantas y animales que viven en el mar pueden reproducirse mediante gametos móviles que nadan o derivan unos hacia otros a través del agua. Sin embargo, los espermatozoides y óvulos de los moradores de tierra deben protegerse de la deshidratación.

A pesar de los obstáculos para la vida sobre tierra, los vastos espacios vacíos de las masas terrestres del Paleozoico representaron una tremenda oportunidad evolutiva. Las recompensas potenciales de la vida terrestre fueron en especial grandes para las plantas. El agua absorbe fuertemente la luz, de modo que incluso en el agua más clara, la fotosíntesis sólo es posible, cuando mucho, dentro de pocos cientos de metros desde la superficie, y por lo general sólo en profundidades mucho más superficiales. Fuera del agua, la resplandeciente brillantez del Sol permite fotosíntesis rápida. Más aún, los suelos terrestres son ricos almacenes de nutrientes, mientras que el agua de mar tiende a ser baja en ellos, en particular en nitrógeno y fósforo. Por último, el mar Paleozoico estaba plagado con animales que comían plantas, pero la tierra estaba desprovista de vida animal. Por ende, las plantas que primero colonizaron la tierra habrían tenido mucha luz solar, abundantes nutrientes y nada de depredadores.

Algunas plantas se adaptaron a la vida en tierra firme

En los suelos húmedos al borde del agua, algunas algas verdes pequeñas comenzaron a crecer y sacaron ventaja de la luz solar y los nutrientes. Dichas algas no tenían cuerpos grandes para sostenerlos contra la fuerza de la gravedad y, al vivir rectas en la película de agua sobre el suelo, podían obtener agua con facilidad. Hace alrededor de 4375 millones de años, algunas de estas algas dieron origen a las primeras plantas terrestres multicelulares. Al principio simples y de bajo crecimiento, las plantas terrestres con el tiempo evolucionaron soluciones hacia dos de las principales dificultades de la vida vegetal sobre tierra: obtener y conservar agua, y permanecer erguidas a pesar de la gravedad y los vientos. Las nuevas adaptaciones que ayudaron a obtener y conservar agua incluyeron recubrimientos resistentes al agua en las partes sobre tierra que redujeron la pérdida de agua por evaporación; estructuras parecidas a raíces que escarbaron el suelo para absorber agua y minerales, y tejidos especializados (llamados tejidos vasculares) que contenían tubos para conducir agua desde las raíces hacia las hojas. Paredes extragruesas que rodeaban ciertas células permitieron que los tallos permanecieran erectos, y las estructuras parecidas a raíces ayudaron a los cuerpos vegetales erectos a anclarse con firmeza en el suelo.

Las primeras plantas terrestres conservaron espermatozoides nadadores y requirieron agua para reproducirse

La reproducción fuera del agua presentaba desafíos. Las plantas producen espermatozoides y óvulos, como los animales, y estos gametos deben encontrarse para reproducir la siguiente generación. Las primeras plantas terrestres tenían espermatozoides nadadores, presumiblemente muy parecidos a los de los musgos y helechos de hoy. En consecuencia, las primeras plantas estuvieron restringidas a pantanos y esteros o a áreas con abundante lluvia, donde el suelo en ocasiones estaría cubierto con agua. Aquí, espermatozoides y óvulos podían liberarse en el agua, y los espermatozoides podían nadar para alcanzar un óvulo. Las plantas posteriores con espermatozoides nadadores prosperaron durante periodos en los cuales el clima era cálido y húmedo. Por ejemplo,

el periodo Carbonífero (hace 359 a 299 millones de años) se caracterizó por grandes bosques de helechos arborescentes, licopodios y equisetos gigantes (**FIG. 18-8**).

Las plantas con semillas encapsularon espermatozoides en granos de polen

Mientras tanto, algunas plantas que habitaban regiones más secas evolucionaron un medio de reproducción que ya no dependía del agua. Los óvulos de estas plantas se conservaron en la planta progenitora, y los espermatozoides se encapsularon en granos de polen resistentes a la sequía que eran transportados por el viento de planta en planta. Cuando los granos de polen aterrizan cerca de un óvulo, liberan los espermatozoides directamente en el tejido vivo, lo que elimina la necesidad de una película superficial de agua. El óvulo fecundado permanecía en la planta progenitora, donde se desarrollaba dentro de una semilla, que ofrecía protección y nutrientes para el embrión.

Las primeras plantas portadoras de semillas aparecieron en el periodo Devónico tardío (hace 375 millones de años) y produjeron sus semillas a lo largo de ramas, sin estructuras especializadas para sostenerlas. Sin embargo, hacia mediados del periodo Carbonífero, surgió un nuevo tipo de planta portadora de semillas. Estas plantas, llamadas **coníferas**, protegieron sus semillas en desarrollo dentro de conos. Las coníferas, que son polinizadas por el viento y no dependen del agua para la reproducción, florecieron y se dispersaron durante el periodo Pérmico (hace 299 a 252 millones de años), cuando surgieron las montañas, se secaron los pantanos y el clima se volvió mucho más seco. Sin embargo, la buena fortuna de las coníferas no la compartieron los helechos arborescentes y los licopodios gigantes, los cuales, con sus espermatozoides nadadores, se extinguieron en gran medida.

Las plantas con flores sedujeron animales para portar polen

Hace alrededor de 140 millones de años, durante el periodo Cretácico, aparecieron las plantas con flores, que evolucionaron a partir de un grupo de plantas parecidas a coníferas. Muchas plantas con flores son polinizadas por animales, en especial insectos, y este modo de polinización parece haber conferido una ventaja evolutiva. La polinización de flores por parte de animales puede ser mucho más eficiente que la polinización por el viento. Las plantas polinizadas por el viento deben producir una enorme cantidad de polen porque la gran mayoría de los granos de polen no llegan a su objetivo. En la actualidad, las plantas con flores dominan la tierra, excepto en regiones septentrionales frías, donde las coníferas todavía prevalecen. En algunos casos, las plantas con flores volvieron a evolucionar la polinización con el viento, tal vez en respuesta a una reducción pasada o en marcha de la disponibilidad de polinizadores animales.

Algunos animales se adaptaron a la vida en tierra firme

Después de que evolucionaron las plantas con flores, lo que ofreció potenciales fuentes de alimentos para otros organismos, los animales emergieron del mar. La evidencia más temprana de



◀ **FIGURA 18-8** El bosque pantanoso del periodo Carbonífero Muchas de las plantas con apariencia de árbol en esta reconstrucción artística son parientes extintos de los licopodios y equisetos contemporáneos.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué los helechos, equisetos y licopodios actuales son pequeños en comparación con sus ancestros gigantes?

los animales terrestres proviene de fósiles que tienen alrededor de 430 millones de años de antigüedad. Los primeros animales en moverse hacia la tierra fueron los **artrópodos** (el grupo que en la actualidad incluye insectos, arañas, escorpiones, ciempiés y cangrejos). ¿Por qué los artrópodos? La respuesta parece ser que ellos ya poseían ciertas estructuras que, por azar, eran adecuadas para la vida sobre tierra. La más importante entre estas estructuras era un exoesqueleto, como la concha de una langosta o cangrejo. Los exoesqueletos son tanto impermeables como fuertes para soportar a un animal pequeño contra la fuerza de gravedad.

Durante millones de años, los artrópodos tuvieron la tierra y sus plantas para ellos solos, y durante decenas de millones de años más fueron los animales terrestres dominantes. Libélulas con una envergadura de 70 centímetros volaron entre los helechos arborescentes del carbonífero, mientras que milpiés de dos metros de largo saboreaban su camino a través del suelo boscoso pantanoso. Sin embargo, con el tiempo, el espléndido aislamiento de los artrópodos llegó a su fin.

Los anfibios evolucionaron a partir de los peces lobulados

Hace alrededor de 400 millones de años apareció, tal vez en agua dulce, un grupo de peces devónicos llamados lobulados. Los **lobulados** tienen dos características importantes que más tarde permitirían a sus descendientes colonizar la tierra: (1) robustas aletas carnosas con las cuales reptaban en el fondo de las aguas tranquilas poco profundas, y (2) una protuberancia del sistema digestivo que podía llenarse con aire, como un pulmón primitivo. Un grupo de lobulados habitó estanques y torrentes muy superficiales, que se encogieron durante las sequías y con frecuencia quedaron escasos de oxígeno. Al llevar aire hacia sus pulmones, dichos lobulados todavía podían obtener oxígeno. Algunos comenzaron a usar sus aletas para reptar de estanque en estanque en busca de presas o agua, como algunos peces lo hacen en la actualidad (**FIG. 18-9**).

Los beneficios de alimentarse en tierra y moverse de un cuerpo de agua a otro favorecieron la evolución de un grupo



▲ **FIGURA 18-9 Un pez que camina sobre tierra** Algunos peces modernos, como este saltafango, caminan sobre tierra. Como hicieron los antiguos peces lobulados que dieron origen a los anfibios, los saltafangos usan sus fuertes aletas pectorales para moverse a través de áreas secas en sus hábitats pantanosos.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿La capacidad del saltafango para caminar sobre tierra constituye evidencia de que los peces lobulados fueron los ancestros de los anfibios?

de animales que podían permanecer fuera del agua durante periodos más prolongados y moverse casi más eficientemente sobre tierra. Con el mejoramiento en pulmones y patas, los **anfibios** evolucionaron de los lobulados, y aparecieron por primera vez en el registro fósil hace unos 370 millones de años. Para un anfibio, los bosques pantanosos del Carbonífero eran un tipo de paraíso: sin depredadores de los cuales preocuparse, abundantes presas y un clima cálido y húmedo. Como los insectos y milpiés, algunos anfibios evolucionaron tamaños gigantescos, incluidas salamandras de más de tres metros de largo.

A pesar de su éxito, los primeros anfibios no estaban del todo adaptados a la vida sobre la tierra. Sus pulmones eran simples sacos sin mucha área superficial, de modo que debían obtener algo de su oxígeno a través de su piel. Por tanto, su piel tenía que mantenerse húmeda, un requisito que los restringió a hábitats pantanosos. Más aún: los espermatozoides y óvulos anfibios no podían sobrevivir en entornos secos y tenían que depositarse en agua. De modo que, aunque los anfibios podían moverse en tierra, no podían alejarse demasiado del borde del agua. Junto con los helechos arborescentes y los lycopodios, los anfibios declinaron cuando el clima se volvió seco al comienzo del periodo Pérmico, hace unos 299 millones de años.

Los reptiles evolucionaron a partir de los anfibios

Conforme las coníferas evolucionaron en las franjas de los bosques pantanosos, un grupo de anfibios también evolucionó adaptaciones para condiciones más secas. Al final, estos anfibios dieron origen a los **reptiles**, que tenían tres adaptaciones principales para la vida sobre tierra. Primera, los reptiles evolucionaron huevos impermeables con cáscara, que encerraba un suministro de alimento y agua para el embrión en desarrollo. Por ende, estos animales podían poner huevos en tierra y evitar los peligrosos pantanos llenos de peces y anfibios depredadores. Segunda, los reptiles ancestrales evolucionaron piel escamosa resistente al agua que redujo la pérdida de agua corporal al aire seco. Por último, los reptiles evolucionaron pulmones mejorados que eran capaces de proporcionar todo el suministro de oxígeno de un animal activo. Conforme el clima se secó durante el periodo Pérmico, los reptiles se volvieron los vertebrados terrestres dominantes, lo que relegó a los anfibios a los páramos pantanosos donde la mayoría permanecen hoy día.

Algunas decenas de millones de años más tarde, el clima de nuevo se volvió más húmedo. Este periodo vio la evolución de algunos reptiles muy grandes, en particular, los dinosaurios (**FIG. 18-10**). La variedad de dinosaurios fue enorme: grandes y pequeños, con pies ligeros y pesados, depredadores y herbívoros. Los dinosaurios estuvieron entre los animales más exitosos de todos los tiempos, si se considera la persistencia como una medida de éxito. Florecieron durante más de 100 millones de años, hasta hace unos 66 millones de años, cuando se extinguieron los últimos dinosaurios. Nadie está seguro de por qué murieron, pero las secuelas del impacto de un meteorito gigante con la Tierra parece haber sido el golpe final (como se estudia en la Sección 18.5).

Incluso durante la era de los dinosaurios, muchos reptiles permanecieron muy pequeños. Una gran dificultad que enfrentan los reptiles pequeños es mantener una temperatura corporal alta. Un cuerpo caliente es ventajoso para un animal activo, porque los nervios y músculos más calientes funcionan con más eficiencia. Pero un cuerpo caliente pierde calor al ambiente a



◀ **FIGURA 18-10 Reconstrucción de un bosque cretácico** Hacia el periodo Cretácico, las plantas con flores dominaron la vegetación terrestre. Los dinosaurios, como el grupo depredador de *Velociraptor* de dos metros de largo que se muestra aquí, eran los animales terrestres preeminentes. Aunque pequeños para los estándares dinosaurios, los *Velociraptor* eran depredadores formidables, con gran rapidez de carrera, dientes agudos y mortales garras con forma de hoz en sus patas traseras.

menos que el aire también sea caliente. La pérdida de calor es un problema en particular grande para los animales pequeños, que tienen un área superficial más grande por unidad de volumen que los animales más grandes. Muchas especies de reptiles pequeños tienen metabolismos lentos y lidian con el problema de pérdida de calor al confinar la actividad a momentos cuando el aire es suficientemente cálido. Sin embargo, un grupo de reptiles siguió una ruta evolutiva diferente. Los miembros de este grupo, las aves, evolucionaron aislamiento en forma de plumas. (Antes, las aves se colocaron en su propio grupo taxonómico, separado de los reptiles. Para más información acerca de por qué las aves ahora se entienden como un tipo de reptil, consulta el “Con más detalle: Árboles filogenéticos” en el Capítulo 19.)

En las aves ancestrales, las plumas, que eran escamas modificadas, ayudaron a retener calor corporal. En consecuencia, estos animales podían estar activos en hábitats fríos y durante la noche, cuando sus parientes escamosos se volvían muy lentos. Más tarde, algunas aves ancestrales evolucionaron plumas más largas y más fuertes en sus extremidades delanteras, acaso bajo selección para mejor habilidad para planear desde los árboles o para saltar tras un insecto presa. Al final, las plumas evolucionaron en estructuras capaces de sostener el vuelo impulsado. Las plumas del todo desarrolladas, capaces de vuelo, están presentes en fósiles de 150 millones de años de edad, de modo que las primeras estructuras aislantes que con el tiempo se desarrollaron en plumas de vuelo debieron presentarse mucho antes de esa época.

Los reptiles dieron origen a los mamíferos

A diferencia de los reptiles ponedores de huevos, los, **mamíferos** evolucionaron nacimientos vivos y la capacidad para alimentar a sus crías con secreciones de las glándulas mamarias (productoras de leche). Los mamíferos ancestrales también desarrollaron pelo, el cual proporcionó aislamiento. Puesto que los tejidos blandos como el

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

El ADN antiguo tiene historias que contar

¿El ADN antiguo puede revelar los secretos de la historia evolutiva de los dinosaurios? Por desgracia, no. El ADN decae muy rápido como para estar presente en fósiles tan antiguos como los de los dinosaurios. Pero no todo está perdido; la paleontóloga Mary Schweitzer y sus colegas descubrieron, en algunos fósiles de dinosaurio excepcionalmente bien conservados, lo que parecían ser tejidos blandos conservados, como sangre, médula ósea y piel. Estos descubrimientos al inicio se recibieron con gran escepticismo de que los tejidos blandos pudieran conservarse durante tanto tiempo, pero conforme se acumuló evidencia adicional, un creciente número de paleontólogos aceptó los descubrimientos. Los investigadores han extraído del tejido fósil proteínas como hemoglobina, queratina y colágeno, y las secuencias de aminoácidos de estas proteínas pueden revelar información antes desconocida acerca de la evolución de los dinosaurios. No obstante, los historiadores de la evolución deben, en gran medida, apoyarse en métodos más tradicionales. ¿Qué han revelado dichos métodos acerca de los sucesores de los dinosaurios como los grandes animales dominantes de la Tierra, los mamíferos?

útero y las glándulas mamarias por lo general no se fosilizan, nunca se podrá saber cuándo aparecieron por primera vez estas estructuras o cómo eran sus formas intermedias. Sin embargo, en ocasiones, el pelo se conserva en los fósiles. El pelo más antiguo conocido se fosilizó hace unos 160 millones de años, de modo que los mamíferos presumiblemente han tenido pelo durante al menos ese lapso.

Los primeros mamíferos surgieron hace más de 200 millones de años. Por tanto, los mamíferos primitivos coexistieron con los dinosaurios. Sobre todo, fueron criaturas pequeñas. El mamífero

más grande conocido de la era de los dinosaurios tenía más o menos el tamaño de un mapache moderno, pero la mayoría de las especies de mamíferos primitivos eran mucho más pequeñas. Sin embargo, cuando los dinosaurios se extinguieron, los mamíferos colonizaron los hábitats recién desocupados, prosperaron y se diversificaron en la variedad de formas que se ven en la actualidad.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes ...

- describir las transiciones e innovaciones asociadas con el origen y la evolución de los principales grupos de plantas y vertebrados terrestres?
- describir las ventajas adquiridas por las primeras plantas y animales para colonizar la tierra?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

El ADN antiguo tiene historias que contar

Aunque tal vez nunca sea posible recuperar ADN de dinosaurios, el ADN antiguo de añejamiento más reciente puede ayudar a entender más acerca de la fisiología y el comportamiento de animales extintos. Por ejemplo, los investigadores han extraído ADN de mamuts lanudos de 43 mil años de edad que se conservaron en el permafrost de Siberia. (Los climas fríos son en especial favorables para preservar ADN antiguo.) Los investigadores pudieron secuenciar parte del ADN, incluidos los genes que producían hemoglobina (una proteína que transporta oxígeno en la sangre). Luego, insertaron los genes de hemoglobina del mamut en bacterias, las cuales produjeron moléculas de hemoglobina tal como las que circulaba en la sangre del mamut cuando estaba vivo.

A diferencia de la hemoglobina de los elefantes modernos, la del mamut libera oxígeno con facilidad, no sólo a temperatura corporal normal, sino también a temperaturas cerca de la congelación. Por tanto, aunque un elefante moderno debe mantener sus patas calientes para ofrecer oxígeno a los músculos de sus patas, las patas de un mamut podían estar muy frías y todavía funcionar, una adaptación que ayudó a los animales a sobrevivir en la Siberia de la era del hielo.

Al final, como todas las especies, con el tiempo se extinguieron los mamuts. ¿Qué fue responsable de las mayores olas de extinción de la historia?

18.5 ¿QUÉ PAPEL HA TENIDO LA EXTINCIÓN EN LA HISTORIA DE LA VIDA?

Si hay una lección en la gran novela de la historia de la vida, es que nada dura por siempre. La historia de la vida puede leerse como una larga serie de dinastías evolutivas, donde cada nuevo grupo dominante surge, domina la tierra o los mares durante un tiempo, y, de manera inevitable, declina y se extingue. Los dinosaurios son la más famosa de estas dinastías caídas, pero la lista de grupos extintos conocida sólo a partir de fósiles es impresionantemente larga. Sin embargo, a pesar de la inevitabilidad de la extinción, la tendencia global ha sido que las especies surjan a una tasa más rápida de la que desaparecen, de modo que el número de especies sobre la Tierra ha tendido a aumentar con el tiempo.

¿TE HAS PREGUNTADO...

¿La tecnología de la clonación podría usarse para traer de vuelta especies extintas? En principio, sí, siempre que esté disponible ADN perfectamente conservado de la especie extinta. Dicho ADN podría transferirse a un óvulo de una especie viviente muy relacionada, y el óvulo implantarse en una madre subrogada de dicha especie.

Por ejemplo, los investigadores han sugerido que puede ser posible clonar un mamut lanudo usando una madre subrogada elefante y ADN extraído de mamuts de 20 mil años de edad que se encontraron congelados bajo la tundra siberiana. Sin embargo, la mayoría de los científicos considera que cualquier ADN recuperado de un mamut fósil estaría muy degradado para usarse en clonación, y sintetizar el genoma completo de mamut (su secuencia ahora es conocida casi por completo) está más allá de las capacidades de la tecnología actual. Las posibilidades de éxito pueden ser mayores para otro proyecto propuesto, que usaría ADN de un espécimen de museo preservado para revivir el tigre de Tasmania, un mamífero australiano que se extinguió hace sólo 70 años. Si fuese posible clonar especies extintas hace poco, ¿crees que sería buena idea hacerlo?

Si las especies extintas pueden revivirse mediante clonación?

Los científicos han clonado algunas especies animales, incluidos ratones, perros, gatos, caballos y vacas.

La historia evolutiva ha estado marcada por extinciones masivas periódicas

Durante gran parte de la historia de la vida, el origen y desaparición de especies procedió en una forma estable e incesante. Sin embargo, este lento y estable reemplazo de especies ha estado interrumpido por episodios de **extinción masiva**. Estas extinciones masivas se caracterizan por la desaparición relativamente súbita de una gran variedad de especies sobre gran parte de la Tierra. El episodio más dramático de todos, que ocurrió hace 252 millones de años, hacia el final del periodo Pérmico, barrió más de 90% de las especies del mundo en sólo 60 mil años. La vida se acercó de manera peligrosa a su desaparición absoluta.

El cambio climático contribuyó a las extinciones masivas

Las extinciones masivas han tenido un profundo impacto sobre el curso de la historia de la vida. ¿Qué podría causar tales cambios dramáticos en los destinos de tantas especies? Muchos biólogos evolutivos creen que los cambios en el clima debieron jugar un papel importante. Cuando el clima cambia, como lo ha hecho muchas veces durante el curso de la historia de la Tierra, los organismos que están adaptados para sobrevivir en un clima pueden no ser capaces de sobrevivir en otro drásticamente diferente. En particular, en épocas en las cuales los climas cálidos dan lugar a climas más secos y más fríos, con temperaturas más variables, las especies pueden extinguirse después de no poder adaptarse a las nuevas condiciones duras.

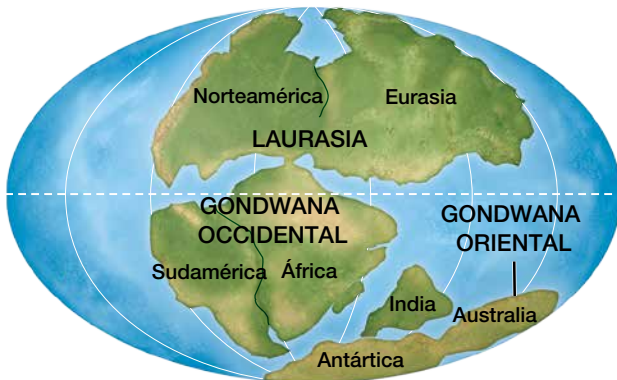
Una causa del cambio climático son las cambiantes posiciones de los continentes. Estos movimientos en ocasiones se conocen como *deriva continental*. La deriva continental es causada por **tectónica de placas**, en las que la superficie de la Tierra, incluidos los continentes y lechos marinos, se divide en placas que



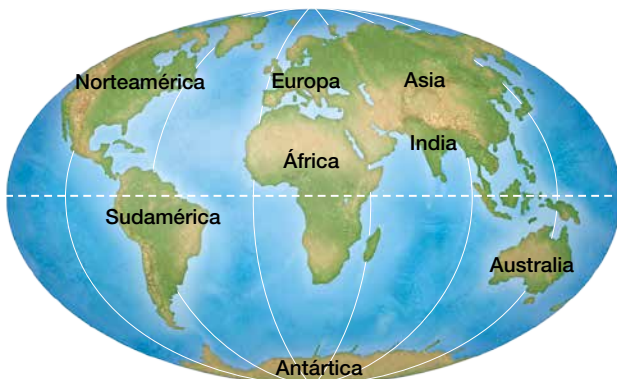
(a) Hace 340 millones de años



(b) Hace 225 millones de años



(c) Hace 135 millones de años



(d) Presente

descansan sobre una capa viscosa, pero fluida, y se mueven con lentitud. Conforme las placas se mueven, sus posiciones pueden cambiar en latitud (**FIG. 18-11**). Por ejemplo, hace 340 millones de años, gran parte de Norteamérica se localizaba en o cerca del ecuador, un área caracterizada por clima tropical consistentemente cálido y húmedo. Pero conforme pasó el tiempo, la tectónica de placas llevó el continente hacia arriba, hacia regiones templadas y árticas. Como resultado, el clima alguna vez tropical se sustituyó por un régimen de cambios estacionales, temperaturas más frías y menos lluvia. La tectónica de placas continúa en la actualidad; el Océano Atlántico, por ejemplo, se ensancha algunos centímetros cada año.

Eventos catastróficos pudieron causar las más grandes extinciones masivas

Datos geológicos indican que la mayoría de los eventos de extinción masiva coincidieron con periodos de cambio climático. Pero eventos más súbitos también pudieron tener un papel. Por ejemplo, eventos geológicos catastróficos, como erupciones volcánicas masivas, pudieron matar rápido muchos organismos. Los geólogos han descubierto evidencia de una inmensa erupción que comenzó justo antes del final del Pérmico, y muchos sospechan que la actividad volcánica pudo ser una causa de la posterior extinción masiva.

La búsqueda de las causas de las extinciones masivas dio un giro fascinante a comienzos de la década de 1980, cuando Luis y Walter Álvarez propusieron que el evento de extinción de hace 66 millones de años, que barrió a los dinosaurios y muchas otras especies, fue causado por el impacto de un enorme meteorito. La idea de los Álvarez encontró gran escepticismo cuando se introdujo por primera vez, pero la investigación geológica desde aquella época generó gran cantidad de evidencia de que, de hecho, un impacto masivo ocurrió hace 66 millones de años. De hecho, los investigadores han identificado al cráter Chicxulub, un cráter de 160 kilómetros de ancho enterrado bajo la península de Yucatán de México, como el sitio de impacto de un meteorito gigante, de 10 kilómetros de diámetro, que chocó con la Tierra alrededor de la época en la que desaparecieron los dinosaurios.

¿El golpe de este inmenso meteorito pudo provocar la extinción masiva que coincidió con él? Nadie lo sabe con certeza, pero los científicos sugieren que tal impacto masivo habría lanzado tantos detritos a la atmósfera que todo el planeta habría estado en oscuridad durante algunos años. Con poca luz que llegara al planeta, las temperaturas habrían caído de manera precipitada y la captura fotosintética de energía (de la cual depende la vida) habría declinado de forma drástica. El “invierno” mundial habría conjurado la fatalidad para los dinosaurios y muchas otras especies.

FIGURA 18-11 deriva continental a partir de tectónica de placas

Los continentes son pasajeros sobre placas que se mueven en la superficie de la Tierra como resultado de la tectónica de placas.

(a) Hace alrededor de 340 millones de años, gran parte de lo que ahora se conoce como Norteamérica estaba colocada en el ecuador. (b) Todas las placas con el tiempo se fusionaron en una masa terrestre gigantesca, que los geólogos llaman Pangea. (c) De manera gradual, la Pangea se rompió en Laurasia y Gondwanalandia, que a su vez con el tiempo se rompió en Gondwana Occidental y Oriental. (d) Más movimiento de placas posterior resultó en las posiciones actuales de los continentes de la era moderna.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo la extinción afectó el curso de la historia evolutiva?
- describir las probables causas de las extinciones masivas en general y de la que ocurrió hace 66 millones de años, en particular?

18.6 ¿CÓMO EVOLUCIONARON LOS SERES HUMANOS?

Los científicos están muy interesados en el origen y la evolución de los seres humanos. Los detalles de evolución humana que se presentan en esta sección representan una interpretación que comparten de manera amplia los paleontólogos. Sin embargo, la evidencia fósil de la evolución humana es comparativamente escasa y por tanto abierta a varias interpretaciones. Por ende, algunos paleontólogos no estarían de acuerdo con algunos aspectos del escenario que aquí se presenta.

Los seres humanos heredaron algunas adaptaciones primates tempranas para vivir en los árboles

Los seres humanos pertenecen al grupo mamífero conocido como primates, que también incluye lémures, monos y simios. Los fósiles primates más antiguos tienen 55 millones de años de edad, pero, dado que los fósiles primates son relativamente raros en comparación con los de muchos otros animales, los primeros primates tal vez surgieron mucho más temprano pero no dejaron registro fósil. Los primates primitivos estaban adaptados para vivir en los árboles, y muchos primates modernos conservan el estilo de vida arborícola de sus ancestros (**FIG. 18-12**). La herencia



(a) Tarsero



(b) Lémur



(c) Macaco

común de los seres humanos y otros primates se refleja en un conjunto de características físicas que estaban presentes en los primates más antiguos y que persisten en muchos primates modernos, incluidos los seres humanos.

La visión binocular proporcionó a los primates primitivos percepción de profundidad precisa

Una de las más antiguas adaptaciones primates parece ser la de grandes ojos que miran hacia adelante (véase Fig. 18-12). Saltar de rama en rama es muy arriesgado a menos que un animal pueda saber con precisión dónde se ubica la siguiente rama. La percepción de profundidad precisa fue posible gracias a la visión binocular, proporcionada por los ojos que miran hacia adelante con campos de visión traslapados. Otra adaptación clave fue la visión a color. Desde luego, no se puede decir si un animal fósil tenía visión a color, pero, dado que los primates modernos tienen excelente visión a color, parece razonable suponer que los primates ancestrales también la tenían. Muchos primates se alimentan con frutos, y la visión a color ayuda a distinguir los frutos maduros de las hojas verdes y de los frutos no maduros.

Los primates primitivos tenían manos prensiles

Los primates primitivos tenían largos dedos prensiles que podían enrollar y sostener las ramas de los árboles. Esta adaptación a la vida en los árboles fue la base para la posterior evolución de las manos humanas que podían realizar tanto un *agarrar de precisión* (usado para maniobras delicadas como recoger objetos pequeños y coser) como un *agarrar de potencia* (usado para acciones poderosas, como encajar una espada o balancear un martillo).

Un cerebro grande facilitó la coordinación mano-ojo e interacciones sociales complejas

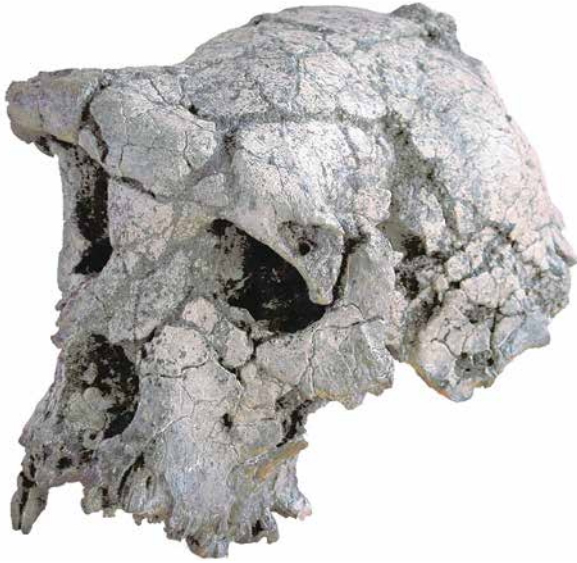
Los primates tienen cerebros que son más grandes, en relación con su tamaño corporal, que los cerebros de casi todos los demás animales. En realidad nadie sabe con certeza cuáles factores ambientales favorecieron la evolución de cerebros grandes. Sin embargo, parece razonable que controlar y coordinar la locomoción rápida a través de los árboles, los movimientos diestros de las manos al manipular objetos y la visión binocular a color se facilitarían mediante el aumento en el poder cerebral. La mayoría de los primates también tienen sistemas sociales bastante complejos, lo cual requiere inteligencia relativamente alta. Si la sociabilidad promovió el aumento en la supervivencia y la reproducción, los beneficios para los individuos de la interacción social exitosa habrían favorecido la evolución de un cerebro más grande.

Los fósiles homíninos más antiguos son de África

Con base en el análisis de las tasas de mutación humanas y de secuencias de ADN de chimpancés, gorilas y seres humanos modernos, los investigadores han estimado que la línea **homínina**

◀ FIGURA 18-12 Primates representativos

Los (a) tarsero, (b) lémur y (c) macaco cola de león tienen un rostro relativamente plano, con ojos que miran hacia adelante y ofrecen visión binocular. También tienen visión a color y manos prensiles. Estas características, conservadas desde los primates más antiguos, las comparten los seres humanos.



▲ **FIGURA 18-13 El homínino más antiguo** Este cráneo casi completo de *Sahelanthropus tchadensis*, que tiene más de seis millones de años de edad, es el fósil homínino más antiguo jamás descubierto.

(seres humanos y sus parientes fósiles) divergieron del linaje simio al menos hace siete millones de años. El registro fósil está en concordancia con esta estimación, ya que el fósil homínino más antiguo descubierto hasta el momento tiene entre seis y siete millones de años de edad (**FIG. 18-13**). Esta especie fósil, *Sahelanthropus tchadensis*, fue desenterrada en el país africano Chad y con claridad es un homínino porque comparte varias características anatómicas con miembros posteriores del grupo. Pero, dado que este miembro más antiguo conocido de la familia también muestra otras características que son más usuales de los simios, puede representar un punto en el árbol familiar que está cerca de la división entre simios y homíninos.

Otras dos especies de homíninos, *Orrorin tugenensis* y *Ardipithecus ramidus*, se conocen a partir de fósiles africanos que aparecieron en rocas que tienen entre cuatro millones y seis millones de años de antigüedad. La mayor parte del conocimiento de estas especies se basa en hallazgos fósiles que sólo incluyen pequeñas porciones de esqueletos. Pero un espécimen, un esqueleto bastante completo de *Ardipithecus* de 4.4 millones de años de antigüedad, reveló algunas características intrigantes de este homínino temprano. La estructura de sus piernas, pies, manos y pelvis sugiere que *Ardipithecus* podía caminar erguido, aunque tal vez también trepaba árboles en su hábitat boscoso. Sus caninos eran pequeños, como los de los seres humanos modernos, y diferentes a los grandes caninos con forma de colmillos de los simios de hoy.

Un registro más extenso de la evolución de los homíninos tempranos comienza hace unos cuatro millones de años. Esa fecha marca el comienzo del registro fósil del género *Australopithecus* (**FIG. 18-14**), un grupo de especies de homíninos africanos con cerebros más grandes que los de sus antepasados pero todavía mucho menor que los de los seres humanos modernos.

Los homíninos tempranos podían ponerse en pie y caminar erguidos

Es posible que incluso los primeros homíninos caminaran erguidos. Los descubridores de *Sahelanthropus* y *Orrorin* argumentan que los huesos de la pierna y el pie de estos homíninos más primitivos

tienen características que indican locomoción bípeda, pero esta conclusión permanecerá especulativa hasta que se encuentren esqueletos más completos de estas especies. Sin embargo, el esqueleto de *Ardipithecus* muestra que homíninos capaces de postura erguida surgieron hace 4.4 millones de años, y los australopitecinos más tempranos (como se conocen de manera colectiva las diversas especies de *Australopithecus* y los géneros relacionados *Paranthropus*) tenían articulaciones en la rodilla que les permitían estirar sus piernas por completo, lo que permite locomoción bípeda eficiente (erguida, en dos piernas). Las huellas de casi cuatro millones de años de antigüedad descubiertas en Tanzania por la antropóloga Mary Leakey, muestran que los australopitecinos más tempranos podían, y al menos en ocasiones lo hacían, caminar erguidos.

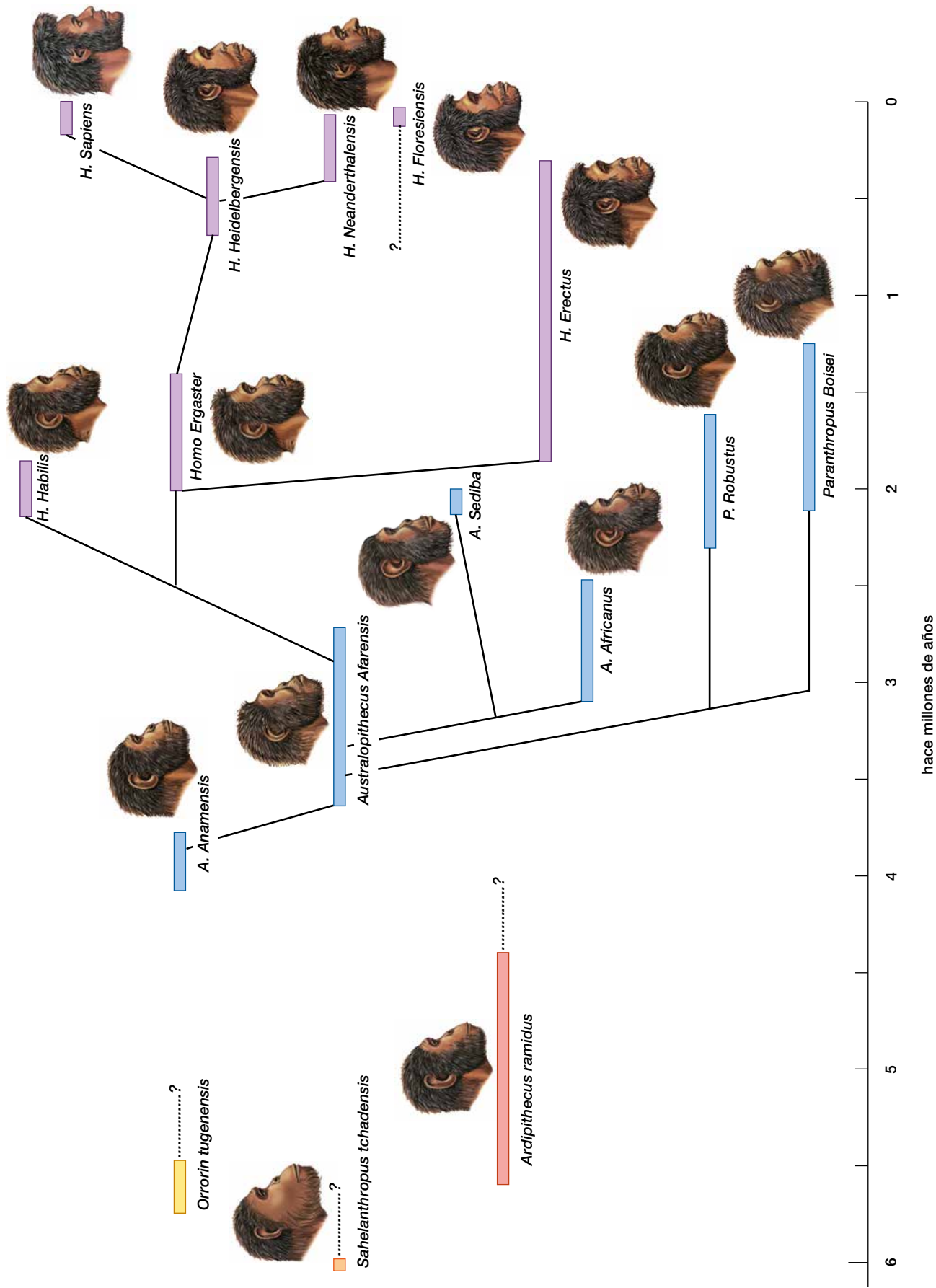
Las razones para la evolución de la locomoción bípeda entre los homíninos tempranos siguen siendo poco entendidas. Quizá los homíninos que podían permanecer erguidos ganaron una ventaja al recolectar o transportar alimentos. Cualquiera sea la causa, la evolución temprana de la postura erguida fue en extremo importante en la historia evolutiva de los homíninos, porque si las manos ya no se necesitaban para caminar, quedaban libres para atender otras funciones. En consecuencia, los homíninos posteriores podían portar armas, manipular herramientas y, con el tiempo, lograr las revoluciones culturales producidas por el *Homo sapiens* moderno.

Algunas especies de *Australopithecus* surgieron en África

La especie australopitecina más antigua, representada por dientes, fragmentos de cráneo y huesos de brazos fosilizados, se desenterró cerca de un antiguo lecho lacustre en Kenia, de sedimentos que fueron datados con una antigüedad de entre 3.9 y 4.1 millones de años. Sus descubridores llamaron a la especie *Australopithecus anamensis*. El segundo australopitecino más antiguo, llamado *Australopithecus afarensis*, se descubrió en la región Afar de Etiopía. De esta especie se han desenterrado restos fósiles tan antiguos como 3.9 millones de años. La línea de *A. afarensis* al parecer dio origen a al menos dos formas distintas: especies más pequeñas como *A. africanus* y *A. sediba*, y especies más grandes y más robustas como *Paranthropus robustus* y *P. boisei*, que tenían molares más grandes y mandíbulas más pesadas, lo que sugiere que sus dietas incluyeron alimentos duros como nueces. Todas las especies australopitecinas se extinguieron hace aproximadamente 1.2 millones de años. Sin embargo, antes de desaparecer, una de estas especies dio origen a una nueva rama del árbol genealógico homínino, el género *Homo* (véase Fig. 18-14).

El género *Homo* divergió de los australopitecinos hace 2.5 millones de años

Los homíninos que son tan similares a los seres humanos modernos como para colocarlos en el género *Homo* aparecieron por primera vez en fósiles africanos que tienen alrededor de 2.5 millones de años de antigüedad. Entre los primeros fósiles *Homo* africanos está *H. habilis* (véase Fig. 18-14), una especie cuyos cuerpo y cerebro eran más grandes que los de los australopitecinos, pero que conservaba brazos largos como de los simios y las piernas cortas de sus ancestros australopitecinos. En contraste, la anatomía esquelética de *H. ergaster*, una especie cuyos fósiles aparecieron por primera vez hace dos millones de años, tenía proporciones de extremidades más parecidas a las de los seres humanos modernos. Muchos paleontólogos consideran que esta especie está en la rama evolutiva que condujo a la especie *H. sapiens*. En esta visión, *H. ergaster* era el ancestro común de dos ramas distintas de homíninos. La primera rama condujo



▲ **FIGURA 18-14 Un posible árbol evolutivo para los seres humanos** Este hipotético árbol familiar muestra reconstrucciones faciales de especímenes representativos. Aunque muchos paleontólogos consideran esta como la genealogía humana más probable, existen varias interpretaciones alternativas de los fósiles homínidos conocidos. Los fósiles de los homínidos más tempranos son escasos y fragmentarios, de modo que la relación de estas especies con los homínidos más tardíos sigue siendo desconocida.

hacia *H. Erectus*, que fue la primera especie homínina en dejar África. *H. Heidelbergensis*, algunos de los cuales migraron hacia Europa y dieron origen a los neandertales, *H. Neanderthalensis*. Mientras tanto, de vuelta en África, otra rama se dividió del linaje *H. Heidelbergensis*. Esta rama se convirtió en *H. Sapiens*, los seres humanos modernos.

La evolución de *Homo* estuvo acompañada por avances en la tecnología de herramientas

La evolución homínina está muy ligada al desarrollo de herramientas, un sello distintivo del comportamiento homínino. Las herramientas más antiguas descubiertas hasta el momento se encontraron en rocas del este de África de 2.5 millones de años de edad, concurrente con el surgimiento temprano del género *Homo*. Los *Homo* primitivos, cuyos molares (los dientes más posteriores en la mandíbula) eran mucho más pequeños que los de los australopitecinos, quizá primero usaron herramientas de piedra para romper y triturar alimentos duros que eran difíciles de masticar. Los homíninos construyeron sus herramientas más primitivas al golpear una roca con otra para desprender fragmentos. Durante los siguientes cientos de miles de años, las técnicas de fabricación de herramientas en África se volvieron más avanzadas de manera gradual. Hacia hace 1.7 millones de años, las herramientas se volvieron más complicadas. De los dos lados de una roca se desprendían láminas simétricas para formar herramientas de doble borde que iban desde hachas de mano, usadas para cortar y trocear, hasta puntas, tal vez utilizadas en lanzas (FIG. 18-15a, b). *Homo ergaster* y otros portadores de estas armas presuntamente comían carne, tal vez adquirida tanto a partir de la cacería como de la recolección de los restos de presas matadas por otros depredadores. Las herramientas de doble borde fueron transportadas hacia Europa, al menos hace 600 mil años, por poblaciones migratorias de *H. Heidelbergensis* y los descendientes neandertales de estos emigrantes llevaron la construcción de herramientas de piedra hacia nuevas alturas de habilidad y delicadeza (FIG. 18-15c).

Los neandertales tenían cerebros grandes y excelentes herramientas

Los neandertales aparecieron por primera vez en el registro fósil europeo hace alrededor de 150 mil años. Hacia hace más o menos 70 mil años se habían dispersado a través de Europa y Asia occidental. Sin embargo, hace 30 mil años, la especie estaba extinta.

Contrario a la imagen popular de un “cavernícola” enorme, los neandertales eran bastante similares a los seres humanos modernos en muchas formas. Caminaban por completo erguidos, eran tan hábiles como para fabricar herramientas de piedras finamente elaboradas, y tenían cerebros que, en promedio, eran un poco más grandes que los de los seres humanos modernos. Muchos fósiles neandertales europeos muestran arcos superciliares pesados y un cráneo ancho y plano, pero otros, en particular de áreas alrededor de las costas orientales del Mar Mediterráneo, son un poco más similares físicamente a *H. Sapiens*.

A pesar de las semejanzas físicas y tecnológicas entre *H. Neanderthalensis* y *H. Sapiens*, no hay evidencia arqueológica sólida de que los neandertales hayan desarrollado una cultura avanzada que incluyera actividades características del ser humano como el arte, la música y los rituales. Algunos antropólogos argumentan que, puesto que su anatomía esquelética muestra que eran físicamente capaces de emitir los sonidos requeridos para el habla, los neandertales habrían adquirido lenguaje. Sin embargo, esta interpretación de la anatomía neandertal no se acepta con unanimidad. En general, la evidencia disponible de la forma de vida neandertal es



(a) *Homo habilis*



(b) *Homo ergaster*



(c) *Homo neanderthalensis*

▲ **FIGURA 18-15 Herramientas homíninas representativas** (a) El *Homo habilis* sólo produjo herramientas de corte bastante burdas llamadas hachas de mano, por lo general sin laminar en un extremo para sostener en la mano. (b) El *Homo ergaster* fabricó herramientas mucho más finas, por lo general afiladas en todo el borde de la piedra; al menos algunas de estas navajas tal vez se amarraban a lanzas en lugar de sostenerse en la mano. (c) Las herramientas neandertal eran obras de arte, con bordes extremadamente afilados hechos al desprender pequeños trozos de piedra. Al comparar estas armas, observa el aumento progresivo en el número de láminas obtenidas de las hojas y la correspondiente reducción en el tamaño de la lámina. Láminas más pequeñas y más numerosas producen una hoja más afilada y sugieren más comprensión de la fabricación de herramientas y un control más fino de los movimientos de la mano.

limitada y abierta a diferentes interpretaciones, y los antropólogos están involucrados en un debate en ocasiones acalorado acerca de cuán avanzada se volvió la cultura neandertal.

Neandertales y *Homo sapiens* se habrían cruzado

La comprensión de la relación evolutiva entre *H. Sapiens* y *H. Neanderthalensis* ha aumentado de manera dramática en años recientes, gracias a la evidencia del ADN antiguo. Los investigadores han secuenciado todo el genoma neandertal a partir de ADN que se extrajo de huesos de 38 mil años de antigüedad

encontrados en una cueva de Croacia. Con base en la comparación del genoma neandertal con las secuencias de todo el genoma de los seres humanos modernos, los investigadores han deducido que la rama evolutiva que condujo a neandertales divergió de la línea humana ancestral al menos hace 400 mil años, miles de años antes del surgimiento del *H. Sapiens* moderno. Sin embargo, la comparación de secuencias también reveló que hasta 4% del ADN de un ser humano no africano moderno es similar a secuencias distintivamente neandertales. Este hallazgo sugiere que los ancestros de *H. Sapiens* se aparearon con neandertales, tal vez hace alrededor de 60 mil años. Debido a que los africanos modernos no portan las secuencias neandertales pero todas las demás personas sí, la cruce con neandertales debió ocurrir después de que *H. Sapiens* dejó África, pero antes de que los seres humanos modernos se dispersaran alrededor del mundo.

Otras dos especies *Homo* sobrevivieron hasta épocas relativamente recientes

La habilidad de los científicos para obtener ADN de huesos antiguos también reveló un homínino antes desconocido. La existencia del nuevo homínino se descubrió al secuenciar ADN extraído de un solo hueso de dedo encontrado en depósitos tendidos hace 30 mil a 50 mil años en la cueva Denisova en Siberia. Análisis de la secuencia mostraron que el hueso provino de un homínino que es evolutivamente distinto a los de *H. Neanderthalensis* y *H. Sapiens*. Aunque el homínino denisovano hasta el momento es conocido sólo por su ADN, un hueso y dos dientes, los paleoantropólogos sospechan que sólo es cuestión de tiempo hasta que aparezcan esqueletos.

Los esqueletos aparecieron bajo el suelo de una cueva en la isla indonesia de Flores, donde los investigadores descubrieron huesos de 18 mil años de edad que al principio creyeron se trataba del esqueleto fósil de un niño humano. Sin embargo, el examen más cercano del esqueleto reveló que pertenecía a un adulto que no tenía más de 90 cm de alto. Los investigadores dieron a esta criatura el sobrenombre de "Hobbit". A diferencia de los seres humanos pequeños de hoy, como los pigmeos o enanos pituitarios, Hobbit tenía un cerebro muy pequeño, más pequeño incluso que el cerebro de un chimpancé típico (FIG. 18-16). Más aún, las formas y el ordenamiento de los huesos en muñeca, hombro y otras partes del esqueleto de Hobbit no eran parecidos a los de los seres humanos anatómicamente modernos. Sobre la base de estos hallazgos, los investigadores concluyeron que Hobbit no es sólo un *H. Sapiens* pequeño, sino que representa una especie diferente, ahora llamada *Homo floresiensis*. Por tanto, parece que los seres humanos modernos en una época compartieron el planeta (o al menos algunas partes del mismo) no sólo con neandertales, sino también con denisovanos y *H. Floresiensis*.

Los seres humanos modernos surgieron hace menos de 200 mil años

El registro fósil muestra que los seres humanos anatómicamente modernos aparecieron en África al menos hace 160 mil años y tal vez hasta hace 195 mil años. La ubicación de estos fósiles sugiere que *Homo sapiens* se originó en África, pero la mayor parte del conocimiento acerca de la historia temprana de los seres humanos proviene de fósiles europeos y del medio oriente de *H. Sapiens*, conocidos de manera colectiva como cromañones (en honor del distrito francés, Cro-Magnon, donde sus restos se descubrieron por primera ocasión). Los cromañones aparecieron hace alrededor de 90 mil años. Tenían cabezas abovedadas, cejas lisas y mandíbulas prominentes (como los seres humanos modernos).



▲ **FIGURA 18-16 El homínino conocido como "Hobbit"** El cráneo de *Homo floresiensis*, un pariente humano diminutivo recién descubierto, es empuqueñecido por el cráneo de un *Homo sapiens* moderno.

Sus herramientas eran instrumentos de precisión similares a las herramientas de piedra que todavía se usaban en algunas culturas hace tan poco como en la década de 1960.

En cuanto al comportamiento, parece que los cromañones habrían sido similares a, pero más complicados que, los neandertales. Artefactos de sitios arqueológicos cromañones de 30 mil años de edad incluyen elegantes flautas de hueso, graciosas esculturas talladas en marfil y evidencia de elaboradas ceremonias funerarias (FIG. 18-17). Tal vez el logro más notable de los



▲ **FIGURA 18-17 Entierro paleolítico** Esta tumba de 24 mil años de antigüedad muestra evidencia de que los cromañones enterraban a sus muertos de manera ritual. El cuerpo era cubierto con un tinte conocido como rojo ocre y luego se enterraba con un tocado hecho de conchas de caracol y una herramienta de pedernal en su mano.



▲ **FIGURA 18-18 Lo avanzado de los cromañones** Las pinturas rupestres de los cromañones se han conservado de manera notable por las condiciones subterráneas relativamente constantes de la cueva Chauvet-Pont-d'Arc en Francia.

cromañones es el magnífico arte que quedó en cuevas en lugares como Altamira, en España, y Lascaux y Chauvet, en Francia (**FIG. 18-18**). Las pinturas rupestres más antiguas descubiertas hasta el momento tienen más de 30 mil años de edad, e incluso usan técnicas artísticas avanzadas. Nadie sabe con exactitud por qué se elaboraron estas pinturas, pero dan fe de mentes tan capaces como las de los seres humanos modernos.

Cromañones y neandertales vivieron lado a lado

Los cromañones coexistieron con los neandertales en Europa y el Medio Oriente durante tal vez hasta 50 mil años antes de que los neandertales desaparecieran. Los análisis genéticos descritos antes muestran que los cromañones se cruzaron con neandertales, de modo que algunos investigadores hipotetizan que los neandertales en esencia fueron absorbidos en la corriente genética humana. Otros científicos no están de acuerdo, y apuntan que la evidencia de ADN sólo revela cruzamiento limitado y sugieren que los cromañones de arriba tardío sólo sobrepasaron y desplazaron a los neandertales menos adaptados.

Varias olas de homíninos emigraron de África

El árbol genealógico del ser humano está enraizado en África, pero los homíninos encontraron su ruta fuera de África en numerosas ocasiones. Por ejemplo, *H. Erectus* llegó al Asia tropical hace casi dos millones de años y al parecer floreció ahí y con el tiempo se dispersó por todo el continente (**FIG. 18-19a**). De igual forma, *H. Heidelbergensis* llegó a Europa hace al menos 780 mil años. Cada vez es más claro que el género *Homo* realizó repetidas migraciones de larga distancia. Lo que es menos claro es cómo todo

este vagabundeo se relaciona con el origen del *H. Sapiens* moderno. De acuerdo con la hipótesis del “reemplazo africano” (la base del escenario destacado antes), *H. Sapiens* surgió en África y se dispersó hace menos de 120 mil años, diseminándose hacia el Cercano Oriente, Europa y Asia, y reemplazando a todos los otros homíninos. Pero algunos paleoantropólogos consideran que las poblaciones de *H. Sapiens* evolucionaron de manera simultánea en muchas regiones a partir de las poblaciones ya dispersas de *H. Erectus*. De acuerdo con esta hipótesis de “origen multirregional”, las migraciones continuas y el cruzamiento entre poblaciones de *H. Erectus* en diferentes regiones del mundo los mantuvieron como una sola especie conforme evolucionaron de manera gradual hacia *H. Sapiens* (**FIG. 18-19b**). Aunque un creciente número de estudios de ADN humano moderno sostiene el modelo de reemplazo africano, ambas hipótesis son consistentes con el registro fósil. Por tanto, la pregunta permanece sin resolver.

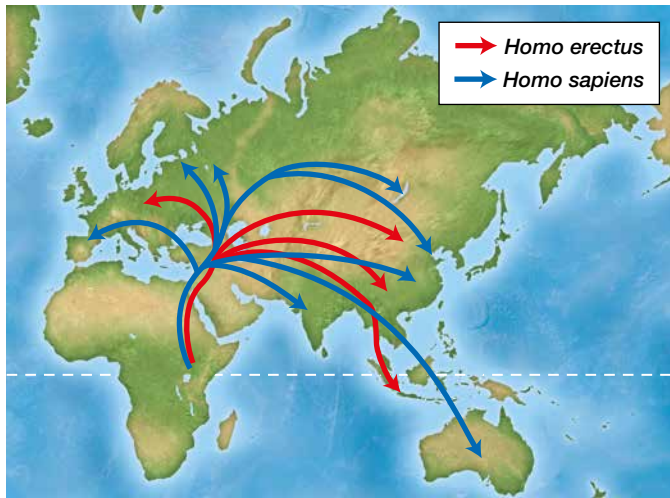
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

El ADN antiguo tiene historias que contar

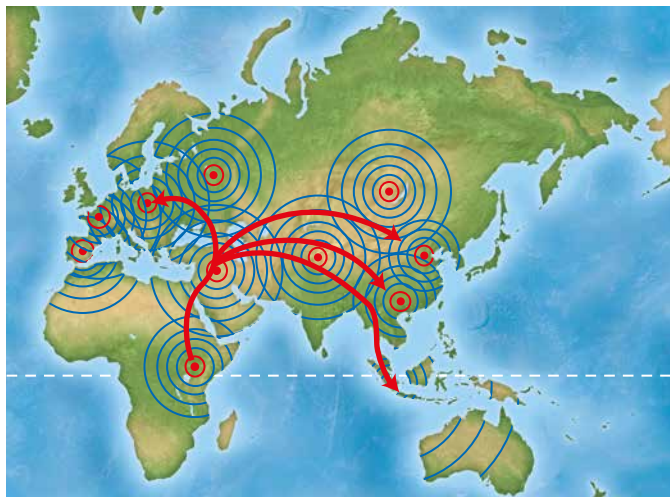
Podría distinguirse con más facilidad entre las hipótesis de reemplazo africano y de origen multirregional (y contestar un cúmulo de otras preguntas sin responder acerca del origen y la evolución temprana de *H. Sapiens*) si se tuviera acceso a secuencias de ADN de los representantes tempranos del género. ¿Será posible que los investigadores algún día extraigan ADN útil de, por decir, *H. Erectus* temprano? Tal vez, pero las probabilidades de éxito no son grandes. Los fósiles de *H. Erectus* tienen hasta 1.8 millones de años de antigüedad, pero el genoma más antiguo obtenido hasta el momento proviene de un caballo fósil de 700 mil años de antigüedad. Lo que es más, el caballo fósil se encontró en el norte de Canadá, donde el clima frío es excelente para preservar ADN. Sin embargo, *H. Erectus* habitó regiones más cálidas donde el ADN se degrada con más rapidez. No obstante, algunos biólogos evolutivos mantienen la esperanza de que puede encontrarse ADN útil en huesos de *H. erectus* tempranos que se fosilizaron en un ambiente propicio para la conservación, tal vez en una cueva profunda o en sedimentos submarinos carentes de oxígeno. ¿El ADN podría sobrevivir durante más de un millón de años bajo las condiciones correctas? La evidencia actual dice que no, pero no hace mucho tiempo la recuperación de ADN neandertal parecía un sueño imposible.

El origen evolutivo de los cerebros grandes puede relacionarse con el consumo y la cocción de carne

Las principales características físicas que distinguen a los seres humanos de sus parientes más cercanos, los simios, son la postura erguida y el cerebro grande muy desarrollado. Como se describió antes, la postura erguida surgió muy temprano en la evolución homínina, y



(a) Hipótesis de reemplazo africano



(b) Hipótesis multirregional

► **FIGURA 18-19 Hipótesis en competencia para la evolución de *Homo sapiens*** (a) La hipótesis del “reemplazo africano” sugiere que *H. Sapiens* evolucionó en África y luego migró a lo largo del Cercano Oriente, Europa y Asia, y desplazó a las otras especies homíninas que estaban presentes en dichas regiones. (b) La hipótesis “multirregional” sugiere que poblaciones de *H. Sapiens* evolucionaron en muchas regiones de manera simultánea a partir de las poblaciones ya dispersas de *H. Erectus*.

PENSAMIENTO CRÍTICO Los paleontólogos recién descubrieron homíninos fósiles con características distintivas de los seres humanos modernos en sedimentos africanos con una antigüedad de 160 mil años. ¿Cuál hipótesis apoya esta evidencia nueva?

los homíninos caminaron erguidos durante varios millones de años antes de que surgiera la especie *Homo* con cerebro grande. ¿Qué circunstancias habrían causado la evolución del tamaño cerebral aumentado? Se han propuesto muchas explicaciones, pero poca evidencia directa está disponible; las hipótesis acerca de los orígenes evolutivos de los cerebros grandes necesariamente son especulativas.

Una de las explicaciones propuestas sugiere que evolucionaron en respuesta a interacciones sociales cada vez más com-

plejas. En particular, la evidencia fósil sugiere que, a partir de hace alrededor de dos millones de años, la vida social homínina comenzó a incluir un nuevo tipo de actividad: la cacería cooperativa de presas grandes. El acceso resultante a cantidades significativas de carne debió aumentar una necesidad para desarrollar métodos para distribuir este valioso recurso limitado entre los miembros del grupo. Algunos antropólogos hipotetizan que los individuos más capaces para gestionar esta interacción social habrían tenido más éxito para conseguir una parte grande de carne y usar esta parte de manera ventajosa. Quizás esta gestión social la lograban mejor los individuos con cerebros más grandes y más poderosos, y en consecuencia la selección natural los favoreció. Observaciones de sociedades de chimpancés muestran que la distribución de carne cazada en grupo con frecuencia involucra intrincadas interacciones sociales en las cuales la carne se usa para formar alianzas, pagar favores, ganar acceso a parejas sexuales, calmar rivales, etc. Quizá la habilidad mental requerida para planificar, valorar y recordar tales interacciones fue la fuerza impulsora detrás de la evolución de los grandes cerebros astutos.

Cualquiera que sea la naturaleza de las ventajas que favorecieron a los individuos con cerebros más grandes, dichos cerebros no habrían evolucionado sin algún mecanismo para proporcionar la gran cantidad de energía necesaria para crecer y mantener un volumen grande de tejido cerebral. Algunos investigadores especulan que la cocción fue el descubrimiento que liberó la energía adicional requerida. Los alimentos cocidos son más digeribles que los alimentos crudos y requieren mucho menos masticación, de modo que el alimento cocido ofrece más nutrientes con menos gasto de esfuerzo. Por ende, la cocción por parte de los homíninos tempranos habría removido el límite que antes restringió el tamaño cerebral. Sin embargo, los cerebros más grandes surgieron primero en *H. erectus* hace al menos dos millones de años, y la evidencia arqueológica directa más temprana de fuegos controlados sólo tiene un millón de años de antigüedad. Los proponentes de la hipótesis de la cocción sugieren que esta actividad en realidad surgió hace dos millones de años, y que la falta de evidencia de los fuegos controlados con tal antigüedad sólo se debe a lo incompleto del registro fósil homínino.

El surgimiento de la cultura compleja es relativamente reciente

Incluso después de la evolución de cerebros comparativamente grandes en especies como *H. Erectus*, pasó más de un millón de años antes del origen de los seres humanos modernos y sus cerebros extremadamente grandes. E incluso después de la primera aparición del *H. Sapiens* moderno, transcurrieron más de 100 mil años antes de la aparición de cualquier evidencia arqueológica de las distintivas características humanas que hicieron posible un cerebro grande: lenguaje, pensamiento abstracto y cultura avanzada. El origen evolutivo de estos rasgos humanos es otra pregunta sin resolver, en parte porque la evidencia directa de la transición hacia una cultura avanzada tal vez nunca pueda encontrarse. Los primeros seres humanos capaces de lenguaje y pensamiento simbólico no necesariamente habrían creado artefactos que indicaran estas habilidades. Es posible descubrir algunas pistas al estudiar a los parientes simios, que poseen versiones menos complejas de muchos comportamientos humanos y procesos mentales. Su comportamiento puede parecerse al de los

homíninos ancestrales. No obstante, el origen tardío, al parecer rápido, de cultura humana avanzada sigue siendo un misterio.

La evolución biológica continúa en los seres humanos

Hasta hace poco, la mayoría de los biólogos evolutivos están de acuerdo en que la evolución de los cuerpos humanos mediante selección natural se ha lentificado o detenido después de que comenzó la vida en sociedades avanzadas. Sin embargo, en la actualidad, la siempre creciente capacidad para secuenciar ADN ha posibilitado a los investigadores analizar secuencias de un gran y creciente número de genomas humanos, y estos análisis han conducido a una conclusión sorprendente: las personas han evolucionado con rapidez desde la llegada de la música, el arte, el lenguaje y las otras marcas distintivas de la cultura avanzada, y se sigue avanzando en la actualidad. Muchos de los genes humanos muestran los signos informantes de la evolución mediante selección natural en milenios recientes. En muchos casos, las funciones exactas de estos genes permanecen desconocidas, pero los investigadores han determinado las funciones de algunos cambios evolutivos recientes. Por ejemplo, los alelos requeridos para digerir leche como adultos surgieron y se fijaron en algunas poblaciones dentro de los pasados 7 mil años.

La cultura también evoluciona

La evolución humana en milenios recientes también incluyó gran cantidad de evolución cultural, la evolución de la información y los comportamientos que se transmiten de generación en generación mediante aprendizaje. El reciente éxito evolutivo humano, por ejemplo, se engendró no hace mucho tanto por nuevas adaptaciones físicas como por una serie de revoluciones culturales y tecnológicas. La primera de tales revoluciones fue el desarrollo de herramientas, que comenzó con los primeros homíninos. Las herramientas aumentaron la eficiencia con la cual podían adquirirse alimentos y cobijo, y por tanto aumentó el número de individuos que podían sobrevivir dentro de un ecosistema dado.

Hace alrededor de 10 mil años, la cultura humana experimentó una segunda revolución conforme las personas descubrieron cómo producir cultivos y domesticar animales. Esta revolución agrícola aumentó de manera dramática la cantidad de alimento que podía extraerse del ambiente, y la población humana explotó, aumentando de más o menos cinco millones al comienzo de la agricultura hasta alrededor de 750 millones hacia 1750. La posterior Revolución Industrial originó la economía moderna y sus concomitantes mejoras en la salud pública. Vidas más largas y mortalidad infantil más baja condujeron a un crecimiento poblacional en verdad explosivo, y en la actualidad la población de la Tierra es de más de siete mil millones... y sigue creciendo.

La evolución cultural humana y el consiguiente aumento en población humana han tenido profundos efectos sobre la continua evolución biológica de otras formas de vida. Las manos y mentes ágiles de los seres humanos transformaron gran parte de los hábitats terrestres y acuáticos de la Tierra. Los seres humanos se han convertido en el agente más poderoso de selección natural. En palabras del finado biólogo evolutivo, Stephen Jay Gould: “nos hemos convertido, por el poder de un glorioso accidente evolutivo llamado inteligencia, en los administradores de la continuidad de la vida sobre la Tierra. No pedimos ese papel, pero no podemos renunciar a él. Acaso no seamos adecuados para ello, pero aquí estamos”.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir la historia evolutiva de los seres humanos y los factores que habrían aumentado las adaptaciones distintivas de los seres humanos?
- mencionar y describir algunas características de las especies homíninas que tuvieron papeles clave en la historia evolutiva de los seres humanos?
- describir las características clave de la fase más reciente de evolución humana?

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

El ADN antiguo tiene historias que contar

El inesperado descubrimiento de que los seres humanos se cruzaron con neandertales fue un triunfo para los expertos que desarrollaron las técnicas para extraer, aislar y secuenciar ADN antiguo. Pero acaso la revelación más sorprendente posibilitada por el ADN antiguo fue el descubrimiento de los denisovanos, una especie homínina cuya existencia todavía sería desconocida si no fuese por el análisis de su ADN antiguo. Los fragmentos fósiles a partir de los cuales se extrajo el ADN eran demasiado pocos, demasiado pequeños y demasiado anodinos como para haberse reconocido como pertenecientes a una especie antes desconocida. Una nueva capacidad para identificar nuevas especies extintas sobre la base de ADN solo plantea la intrigante posibilidad de futuros descubrimientos de otras especies antes insospechadas, homíninas y de otra índole.

Como los neandertales, los denisovanos dejaron una traza genética en los seres humanos modernos. Un ejemplo es la variante genética denisovana que ayuda a los tibetanos a vivir a grandes altitudes. Además, los nativos de Nueva Guinea y otras islas

del Pacífico portan un número sustancial de secuencias denisovanas. Casi 5% del genoma de estas personas es de origen denisovano. Este hallazgo sugiere que los denisovanos se cruzaron con los ancestros de los isleños del Pacífico, ya sea en el Asia continental antes de que las islas fueran colonizadas por las personas, o más tarde, si los denisovanos de alguna forma tuvieron la oportunidad de llegar a múltiples islas.

CONSIDERA ESTO El conocimiento de los genomas de homíninos antiguos puede ayudar a entender mejor no sólo la historia evolutiva de los homíninos, sino también los rasgos que difieren entre los seres humanos y sus parientes: los rasgos que los hacen humanos. La comprensión de las funciones de diferentes genes crece con rapidez, de modo que comparaciones detalladas de los genes humanos con los presentes en, por decir, neandertales y denisovanos son muy reveladoras. ¿Cuáles consideras son las funciones que con mayor probabilidad se relacionan con las diferencias genéticas entre los seres humanos y sus parientes homíninos?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

18.1 ¿Cómo comenzó la vida?

Antes de que la vida surgiera, energía proveniente de relámpagos, luz ultravioleta y calor formó moléculas orgánicas a partir del agua y de los componentes de la atmósfera de la Tierra primordial. Las moléculas orgánicas formadas tal vez incluyeron ácidos nucleicos, aminoácidos y lípidos. Por azar, algunas moléculas de ARN habrían tenido propiedades enzimáticas, y catalizaron el ensamblado de copias de ellas mismas a partir de nucleótidos en las aguas de la Tierra. Vesículas proteína-lípido que encerraban estas ribozimas habrían formado protocélulas, los precursores de la vida.

18.2 ¿Cómo eran los primeros organismos?

Los fósiles más antiguos, con una edad aproximada de 3.4 mil millones de años, son de células procariontes que se alimentaban al absorber moléculas orgánicas provenientes de su ambiente. Dado que no había oxígeno libre en la atmósfera, su metabolismo energético debió ser anaerobio. Conforme las células se multiplicaron, agotaron las moléculas orgánicas que se formaron mediante síntesis prebiótica. Algunas células desarrollaron la capacidad de sintetizar sus propias moléculas alimenticias usando moléculas inorgánicas simples y la energía de la luz solar. Estas primitivas células fotosintéticas tal vez fueron ancestros de las cianobacterias de hoy.

La fotosíntesis libera oxígeno como subproducto, y hace alrededor de 2.4 mil millones de años cantidades significativas de oxígeno libre se acumularon en la atmósfera. El metabolismo aerobio, que genera más energía celular que el anaerobio, tal vez surgió más o menos en esa época.

Hace alrededor de 1.7 mil millones de años evolucionaron células eucariontes. Las primeras células eucariontes tal vez surgieron como asociaciones simbióticas entre células procariontes depredadoras y otras bacterias. Las mitocondrias habrían evolucionado a partir de bacterias aerobias engullidas por células depredadoras. Los cloroplastos habrían evolucionado a partir de bacterias fotosintéticas mediante un proceso similar.

18.3 ¿Cómo eran los primeros organismos multicelulares?

Los organismos multicelulares evolucionaron a partir de células eucariontes y aparecieron primero en los mares hace más o menos 1.2 mil millones de años. La multicelularidad ofrece muchas ventajas, incluido mayor tamaño. En las plantas, el aumento de tamaño ofreció cierta protección ante la depredación. La especialización de las células permitió a las plantas anclarse en las aguas ricas en nutrientes y bien iluminadas cercanas a la costa. A los animales, la multicelularidad les permitió depredación más eficiente y escape más efectivo de los depredadores. Éstos a su vez proporcionaron presiones ambientales para locomoción más rápida, sentidos mejorados y mayor inteligencia. Diversas formas animales aparecieron en el registro fósil a partir de hace alrededor de 600 millones de años; los peces eran los animales marinos predominantes hace más o menos 400 millones de años.

18.4 ¿Cómo la vida invadió la tierra?

Los primeros organismos terrestres tal vez fueron algas. Las primeras plantas terrestres multicelulares aparecieron hace alrededor de 475 millones de años. La vida en tierra requirió adaptaciones especiales para el soporte del cuerpo, la reproducción y la adquisición, distribución y retención de agua, pero la tierra también ofreció abundante luz solar y libertad de los herbívoros acuáticos. Poco después de que evolucionaran las plantas terrestres, los artrópodos invadieron la tierra.

Los primeros vertebrados terrestres evolucionaron a partir de peces lobulados, que tenían aletas con forma de patas y un pulmón primitivo. Un grupo de lobulados evolucionó en los anfibios hace unos 370 millones de años. Los reptiles evolucionaron a partir de los anfibios, con varias adaptaciones adicionales para la vida en tierra. Un grupo de reptiles, las aves, evolucionaron plumas que proporcionaron aislamiento y facilitaron el vuelo. Los mamíferos, cuyos cuerpos están aislados mediante pelo, descendieron de un grupo reptil.

18.5 ¿Qué papel ha tenido la extinción en la historia de la vida?

La historia de la vida se ha caracterizado por sustituciones constantes de especies conforme algunas se extinguen y se sustituyen con unas nuevas. Las extinciones masivas, en las que gran cantidad de especies desaparecen dentro de un tiempo relativamente corto, han ocurrido de manera periódica. Tal vez las extinciones masivas fueron causadas por alguna combinación de cambio climático y eventos catastróficos, como erupciones volcánicas e impactos de meteoritos.

18.6 ¿Cómo evolucionaron los seres humanos?

Un grupo de mamíferos evolucionó en los primates arborícolas. Algunos primates descendieron de los árboles, y fueron los ancestros de simios y seres humanos. Los fósiles homíninos más antiguos conocidos tienen entre seis millones y siete millones de años de antigüedad y se encontraron en África. Los australopitecinos surgieron en África hace alrededor de cuatro millones de años. Estos homíninos caminaban erguidos, tenían cerebros más grandes que sus antepasados y confeccionaban herramientas primitivas. Un grupo de australopitecinos dio origen a una línea de homíninos en el género *Homo*. Los *Homo* surgieron en África, pero poblaciones de varias especies *Homo* emigraron desde África y se dispersaron hacia otras áreas geográficas. En la última de estas migraciones, *Homo sapiens*, caracterizado por un cerebro grande y tecnología avanzada de herramientas, se dispersó desde África con dirección a Asia y Europa.

Términos clave

anfibio	326	homínino	330
artrópodo	326	lobulado	326
conífera	325	mamífero	327
eucarionte	321	primate	330
exoesqueleto	323	procarionte	319
extinción masiva	328	protocélula	318
generación		reptil	326
espontánea	315	ribozima	317
hipótesis		tectónica de	
endosimbiótica	321	placas	329

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

1. Casi todo el oxígeno gaseoso en la atmósfera de hoy está presente como resultado de
 - a. expulsión de los volcanes.
 - b. respiración aerobia.
 - c. endosimbiosis.
 - d. fotosíntesis.
2. La extinción
 - a. por lo general no ocurre excepto durante extinciones masivas impredecibles.
 - b. por lo general ocurre a una tasa relativamente lenta pero estable.
 - c. elimina especies a una tasa más rápida de la que ellas se forman.
 - d. no ha tenido un papel importante en la historia de la vida.
3. En el origen endosimbiótico de las mitocondrias, la célula huésped se benefició por la capacidad de la célula engullida para _____; en el origen endosimbiótico del cloroplasto, la célula huésped se benefició de la capacidad de la célula engullida para _____.
 - a. detoxificar el material de desecho; producir toxinas que disuadían a los depredadores
 - b. usar respiración aerobia para producir ATP; usar fotosíntesis para producir azúcar
 - c. usar fotosíntesis para generar oxígeno; proporcionar un escudo contra la radiación UV
 - d. moverse con rapidez usando flagelos; formar un núcleo celular
4. ¿Cuál de las siguientes listas *no* menciona los eventos evolutivos en orden cronológico (de más antiguo a más reciente)?
 - a. primeras algas, primeros animales, primeras plantas terrestres
 - b. primeros mamíferos, primeros reptiles, primeros homíninos
 - c. primeros anfibios, primeros dinosaurios, primeras plantas con flores
 - d. primera fotosíntesis, primeros exoesqueletos, primer pelo
5. ¿Cuál de las siguientes listas menciona los rasgos homíninos en el orden en el que evolucionaron?
 - a. postura erguida, cerebro grande, cultura simbólica
 - b. cerebro grande, postura erguida, cultura simbólica
 - c. cerebro grande, herramientas de piedra, cultura simbólica
 - d. postura erguida, cultura simbólica, herramientas de piedra
3. Las células complejas que contienen un núcleo y otros organelos se llaman células _____. Una explicación atractiva para el origen de estas células complejas es la hipótesis _____. Una observación que apoya esta hipótesis es que las mitocondrias tienen su propia _____.
4. El espermatozoide de las primeras plantas terrestres tenía que llegar al óvulo _____, lo que los limitaba a ambientes _____. Una importante adaptación de las plantas a tierra seca fue la evolución de _____, que encierra espermatozoides en un recubrimiento resistente a la sequía.
5. Las primeras plantas que protegieron sus semillas dentro de conos se llaman _____. Éstas se apoyaron en _____ para transportar su polen. Más tarde, algunas plantas evolucionaron _____, que atraía animales, en particular _____ que transportaban su polen. La polinización animal es mucho más _____ que la polinización con el viento.
6. Los primeros animales que vivieron en tierra fueron _____ porque sus esqueletos externos, también llamados _____, soportaban el peso de los animales, mientras protegían sus cuerpos de _____.
7. Los anfibios dieron origen a _____, que tenían tres adaptaciones importantes a la vida en tierra seca: _____ impermeables con cáscara; _____ escamosa resistente al agua; y _____ más eficiente.

Llena los espacios

1. Puesto que en la atmósfera temprana no había oxígeno, las primeras células habrían derivado energía mediante metabolismo _____ de moléculas orgánicas. El oxígeno se introdujo en la atmósfera cuando algunos microbios desarrollaron la capacidad para _____ y liberaron oxígeno como subproducto. El oxígeno era _____ para muchas de las células primitivas, pero algunas células evolucionaron la capacidad para usar oxígeno en la respiración _____, lo que proporcionó mucho más _____.
2. La molécula _____ se convirtió en candidata para la primera molécula autorreplicante portadora de información cuando Thomas Cech y Sidney Altman descubrieron que algunas de estas moléculas podían actuar como _____, a lo que ellos llamaron _____.

Preguntas de repaso

1. ¿Cuál es la evidencia de que la vida se habría originado a partir de materia no viva en la Tierra primitiva?
2. ¿Cómo el origen de la fotosíntesis afectó la posterior evolución de la vida sobre la Tierra?
3. Explica la hipótesis endosimbiótica para el origen de cloroplastos y mitocondrias.
4. Menciona dos ventajas de la multicelularidad para plantas y dos para animales.
5. ¿Qué ventajas y desventajas habría tenido la existencia terrestre para las primeras plantas que invadieron la tierra? ¿Para los primeros animales terrestres?
6. Destaca las principales adaptaciones que surgieron durante la evolución de los vertebrados desde peces a anfibios a reptiles a aves y mamíferos. Explica cómo estas adaptaciones aumentaron la aptitud de los diversos grupos para la vida en tierra.
7. Destaca la evolución de los seres humanos desde los primates primitivos. Incluye en tu discusión características como visión binocular, manos prensiles, locomoción bípeda, fabricación de herramientas y expansión cerebral.

Aplicación de conceptos

1. Las extinciones han ocurrido a lo largo de la historia de la vida en la Tierra. ¿Por qué deberías preocuparte de que los seres humanos provoquen un evento de extinción masiva ahora?
2. En términos biológicos, ¿cuál crees que haya sido el evento más significativo en la historia de la vida? Explica tu respuesta.

19

SISTEMÁTICA: BÚSQUEDA DE ORDEN ENTRE LA DIVERSIDAD

ESTUDIO DE CASO

Origen de un asesino

UNA DE LAS ENFERMEDADES más aterradoras del mundo, también es una de las más misteriosas. El síndrome de inmunodeficiencia adquirida (sida) apareció como de la nada, y cuando se reconoció por primera vez a principios de la década de 1980, nadie sabía qué lo causaba o de dónde provenía. Los científicos se apresuraron a resolver el misterio y, en pocos años, identificaron al agente infeccioso que causa el sida: el virus de inmunodeficiencia humana (VIH). Una vez identificado el VIH, los investigadores dirigieron su atención a la pregunta de su origen.

Encontrar el origen del VIH requirió un abordaje evolutivo. Preguntar “¿de dónde proviene el VIH?” en realidad es preguntar “¿qué tipo de virus era el ancestro del VIH?”. Para responder esta pregunta, los investigadores comenzaron por identificar a los parientes más cercanos del VIH; cuando un biólogo concluye que dos virus están estrechamente relacionados significa que comparten un ancestro común reciente a partir del cual evolucionaron ambos. Por ende, comparar el VIH con sus parientes más cercanos permitió a los investigadores inferir las características de su ancestro común.

Los investigadores que exploraron la ascendencia del VIH descubrieron que sus parientes más cercanos se encuentran no entre otros virus que infectan seres humanos, sino entre aquellos que infectan monos y simios. De hecho, la investigación más reciente acerca de la historia evolutiva del VIH concluyó que el pariente más cercano del VIH-1 (el tipo de VIH que es más responsable por la epidemia mundial de sida) es una cepa viral que infecta a una subes-



Los biólogos que estudian la historia evolutiva del virus de inmunodeficiencia humana tipo 1 (VIH-1) descubrieron que el virus, que causa sida, tal vez se originó en chimpancés.

pecie de chimpancé que habita un área limitada en África occidental. Por tanto, el ancestro del virus que ahora se conoce como VIH-1 no evolucionó a partir de un virus humano preexistente. En vez de ello, un virus de chimpancé debió adquirir mutaciones que le permitieron infectar a seres humanos y causar una enfermedad mortal.

En este capítulo se examinará la *sistemática*, la rama de la biología que ayuda a resolver el misterio del origen del VIH. ¿Qué métodos usan los investigadores para descubrir a los parientes del VIH? ¿Qué otros tipos de preguntas pueden responderse con estos métodos?

DE UN VISTAZO

19.1 ¿Cómo se nombran y clasifican los organismos?

19.2 ¿Cuáles son los dominios de la vida?

19.4 ¿Cuántas especies existen?

19.3 ¿Por qué cambian las clasificaciones?

19.1 ¿CÓMO SE NOMBRAN Y CLASIFICAN LOS ORGANISMOS?

Para estudiar y discutir los organismos, los biólogos deben nombrarlos. La rama de la biología que se ocupa de la nomenclatura y la clasificación de organismos se conoce como **taxonomía**. (Un *taxón* es una especie nombrada o un grupo nombrado de especies.) La base de la taxonomía moderna la estableció el naturalista sueco Carl von Linné (1707-1778), quien se llamaba a sí mismo Carolus Linnaeus, una versión latinizada de su nombre. Uno de los logros más duraderos de Linneo (versión castellana de Linnaeus) fue la introducción del nombre científico de dos componentes.

Cada especie tiene un nombre único con dos componentes

El **nombre científico** de un organismo es un nombre latino de dos componentes que designan su género y especie. Un **género** es un grupo que incluye algunas especies muy estrechamente relacionadas; cada **especie** dentro de un género incluye poblaciones de organismos que potencialmente pueden cruzarse bajo condiciones naturales. Por ejemplo, el género *Sialia* (azulejos) incluye tres especies: el azulejo oriental (*Sialia sialis*), el azulejo occidental (*Sialia mexicana*) y el azulejo de montaña (*Sialia currucoides*) (FIG. 19-1). Aunque las tres especies son similares, los azulejos por lo general sólo se cruzan con miembros de su propia especie.

En un nombre científico, el nombre del género se presenta primero, seguido por el nombre de la especie. Por convención, los nombres científicos siempre se subrayan o escriben con *itálicas*. La primera letra del nombre del género siempre es mayúscula, así como la primera letra del nombre de la especie siempre es minúscula. El nombre de la especie nunca se usa solo, siempre se para con su nombre de género.

Cada nombre científico de dos componentes es único, de modo que referirse a un organismo mediante su nombre científico evita cualquier posibilidad de ambigüedad o confusión. Por ejemplo, el ave *Gavia immer* se conoce en Estados Unidos como “common loon”, como “northern diver” en Gran Bretaña e incluso con otros nombres (“colimbo grande”) en países no angloparlantes. Pero el nombre científico latino *Gavia immer* lo reconocen los biólogos a nivel mundial, lo que supera las barreras idiomáticas y permite la comunicación precisa.

La clasificación moderna enfatiza los patrones de descendencia evolutiva

Además de nombrar especies, los biólogos también los clasifican. Antes de la publicación en 1859 de *El origen de las especies* de Darwin, la clasificación servía sobre todo para facilitar el estudio y la discusión de los organismos, en forma muy parecida a como un catálogo en línea de una biblioteca facilita la capacidad para encontrar un libro. Pero después de que Darwin demostrara que todos los organismos están vinculados por ascendencia común, los biólogos comenzaron a reconocer que la clasificación debía reflejar y describir el patrón de parentesco evolutivo entre los organismos. En la actualidad, el proceso de clasificación se enfoca de manera casi exclusiva en reconstruir la **filogenia**, o historia evolutiva. La ciencia de reconstruir la filogenia se conoce como **sistemática**. La sistemática comunica sus hipótesis acerca de la filogenia al construir árboles filogenéticos (véase la Fig. 17-11).

La sistemática identifica características que revelan relaciones evolutivas

Conforme los sistemáticos buscan reconstruir el árbol de la vida, deben hacerlo sin mucho conocimiento directo de la historia evolutiva. Puesto que los sistemáticos no pueden ver en el pasado, deben inferirlo lo mejor que puedan sobre la base de semejanzas entre los organismos vivos. Sin embargo, no todas las semejanzas son útiles para construir árboles filogenéticos.



(a) Azulejo oriental

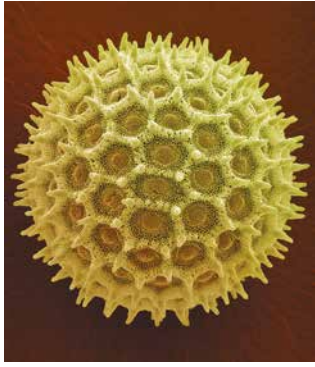


(b) Azulejo occidental



(c) Azulejo de montaña

◀ **FIGURA 19-1** Tres especies de azulejo A pesar de su semejanza obvia, estas tres especies de azulejos —(a) el azulejo oriental (*Sialia sialis*), (b) el azulejo occidental (*Sialia mexicana*) y (c) el azulejo de montaña (*Sialia currucoides*)— evolucionaron de manera independiente porque no se cruzan.



Polen de manto de cielo



Polen de melón amargo

▲ **FIGURA 19-2** Para clasificar organismos pueden usarse estructuras microscópicas. La forma y características superficiales de los granos de polen están entre las estructuras con detalles finos que pueden ser útiles para la clasificación. Dichas estructuras pueden revelar semejanzas y diferencias entre especies que no son aparentes en estructuras más grandes y visibles con mayor facilidad.

Algunas semejanzas observadas surgen a partir de evolución convergente (véase el Capítulo 15) en organismos que no están estrechamente relacionados, y tales semejanzas no son útiles para inferir historia evolutiva. En vez de ello, los sistemáticos usan semejanzas existentes porque dos tipos de organismos heredaron ambos una característica de un ancestro común. En la búsqueda de estas semejanzas informativas, los biólogos observan muchos tipos de características.

Históricamente, las características distintivas más importantes y útiles han sido las anatómicas. Los sistemáticos buscan con detalle semejanzas tanto en la estructura corporal externa como en estructuras internas, como esqueletos y músculos. Por ejemplo, estructuras homólogas como las falanges de delfines, murciélagos, focas y seres humanos ofrecen evidencia de un ancestro común (véase Fig. 15-8). Para detectar relaciones entre especies más estrechamente relacionadas, los biólogos pueden usar microscopios para discernir detalles más finos, como la estructura externa de los granos de polen de una planta con flores (**FIG. 19-2**).

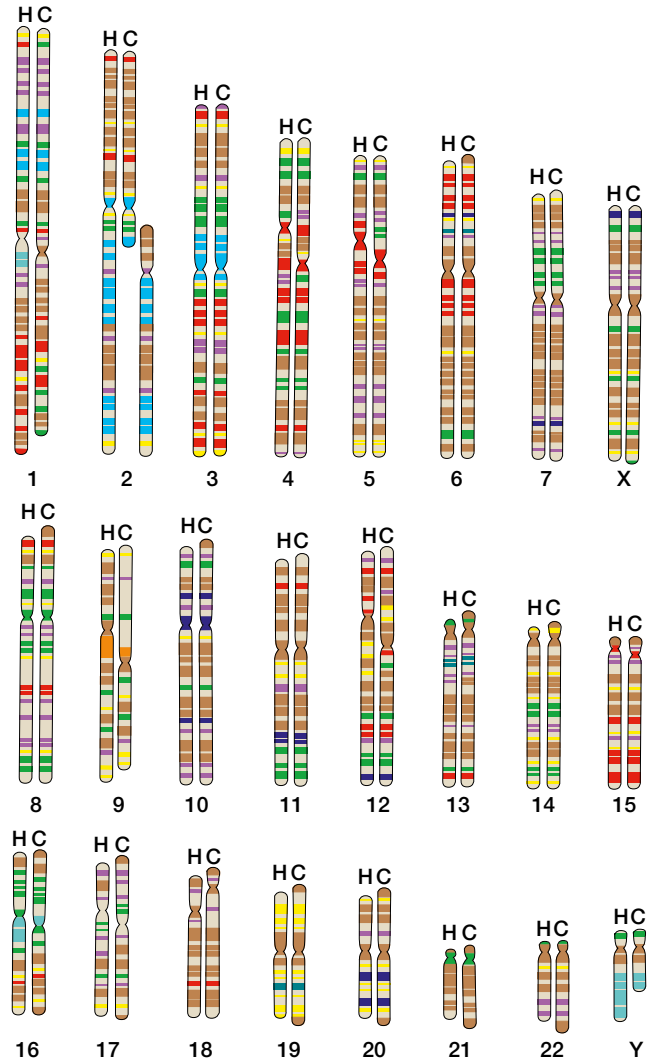
La sistemática moderna se apoya en semejanzas moleculares para reconstruir filogenia

Los recientes avances en las técnicas de genética molecular han revolucionado los estudios de las relaciones evolutivas al permitir a los científicos determinar las semejanzas genéticas entre los organismos. Los sistemáticos de hoy se apoyan sobre todo en las secuencias de nucleótidos de ADN (es decir: los genotipos de los organismos) para investigar el parentesco entre diferentes tipos de organismos.

La lógica subyacente a tal sistemática molecular es directa. Se basa en la observación de que, cuando una especie individual se divide en dos especies, la poza génica de cada especie resultante comienza a acumular mutaciones. Sin embargo, las mutaciones particulares presentes en la poza génica de cada especie diferirán, ya que las especies ahora evolucionan de manera independiente, sin flujo génico entre ellas. Conforme pasa el tiempo, se acumulan más y más diferencias genéticas. De modo que un sistemático que obtuvo secuencias de ADN de representantes de dos especies puede comparar las secuencias de nucleótidos de las dos especies. Menos diferencias indican que los organismos están más

estrechamente relacionados (especies con un ancestro común más o menos reciente). El proceso mediante el cual los sistemáticos usan las semejanzas genéticas (y anatómicas) para reconstruir la historia evolutiva se discute en el “Con más detalle: Árboles filogenéticos” de la página 344.

En algunos casos, las semejanzas en las secuencias de ADN se reflejarán en la estructura de los cromosomas. Por ejemplo, tanto las secuencias de ADN como los cromosomas de chimpancés y seres humanos son en extremo similares, lo que muestra que estas dos especies compartieron un ancestro común en el pasado no muy distante (**FIG. 19-3**).



▲ **FIGURA 19-3** Los cromosomas humanos y los de chimpancés son similares. Los cromosomas de diferentes especies pueden compararse mediante patrones de bandas que se revelan con tinción. La comparación que aquí se ilustra, entre cromosomas humanos (miembro izquierdo de cada par; H) y cromosomas chimpancés (C), revela que las dos especies son muy similares a nivel genético. El sistema de numeración que se muestra es el utilizado para cromosomas humanos; observa que el cromosoma humano 2 corresponde a una combinación de dos cromosomas chimpancé. Datos tomados de Yunis, J. J., et al. 1980. *Science* 208:1145–1148.

PENSAMIENTO CRÍTICO El análisis del cromosoma humano 2 reveló que contiene tanto un centrómero funcional como los restos de un segundo centrómero. ¿Qué sugiere este hallazgo acerca del origen evolutivo del cromosoma 2?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Origen de un asesino

Para reconstruir la filogenia de los virus que revelaron al ancestro del VIH fue indispensable el análisis de secuencias de nucleótidos. Los virus muy relacionados incluidos en la filogenia son por completo indistinguibles sobre la base de apariencia y estructura; las diferencias entre ellos sólo se revelan mediante sus secuencias de nucleótidos. Por ende, la indagación científica acerca del origen del VIH habría sido imposible antes de la era moderna de la secuenciación rutinaria de ADN.

Los análisis de ADN también mostraron que el VIH es miembro de un grupo llamado lentivirus. ¿Cómo los taxones adquieren sus nombres? ¿Los nombres pueden decir algo acerca de las historias evolutivas de los taxones?

Los sistemáticos nombran grupos de especies relacionadas

Aunque los sistemáticos comunican sus hallazgos acerca de la filogenia sobre todo mediante la presentación de árboles evolutivos, también nombran grupos de especies. Al continuar con su énfasis sobre la reconstrucción de la historia evolutiva, los sistemáticos asignan nombres formales sólo a grupos que incluyen todos los organismos que descienden de un ancestro común. Dichos grupos se conocen como **clados**. Si examinas un árbol evolutivo, verás que los clados pueden ordenarse en una jerarquía, donde los clados más pequeños se anidan dentro los clados más grandes (FIG. 19-4).

Las jerarquías añaden información al nombre del clado

Cuando los sistemáticos nombran un clado, el nombre en sí no ofrece mucha información acerca del clado. Por ejemplo, el nombre no revela mucho acerca del tamaño o amplitud del clado. ¿El

clado es relativamente grande, uno demasiado incluyente, como el que incluye a todos los mamíferos? ¿O es un clado más pequeño y estrecho, acaso uno que incluya sólo las tres especies de cebras? El tamaño y amplitud del clado sería obvio si pudieras ver su árbol evolutivo, pero si no tienes acceso al árbol, necesitarías pistas diferentes al nombre del clado para comprender su ámbito.

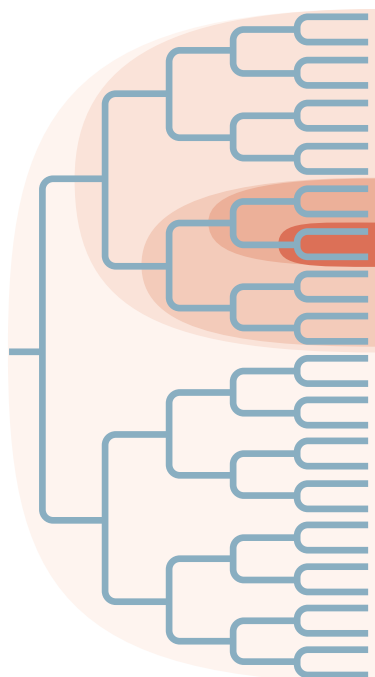
Una posible forma de señalar el tamaño relativo y la inclusividad en los clados nombrados es colocarlos en categorías llamadas *jerarquías taxonómicas*. Este enfoque tiene una historia larga; Linneo colocó cada especie en una serie de categorías jerárquicas sobre la base de su parecido con otras especies. El sistema de clasificación linneano con el tiempo llegó a incluir ocho jerarquías principales: *dominio*, *reino*, *filo*, *clase*, *orden*, *familia*, *género* y *especie*. Estas jerarquías forman una jerarquía anidada en la cual cada nivel incluye a todos los otros niveles bajo él; cada dominio contiene un número de reinos; cada reino contiene un número de filos; cada filo incluye un número de clases; cada clase incluye un número de órdenes; etcétera. Conforme bajas por la jerarquía, se incluyen grupos cada vez más pequeños. Por ende, si supieras que cierto clado nombrado era un filo, y un segundo clado nombrado era un género dentro del filo, entenderías que el segundo clado era un subconjunto del primero.

El uso de clasificaciones taxonómicas está en declive

Aunque el uso de jerarquías taxonómicas tiene una larga historia, los sistemáticos de hoy han quitado el énfasis en el sistema jerárquico de Linneo. Las jerarquías asignadas históricamente pueden representar mal la historia evolutiva como se le entiende en la actualidad, e implementar una revisión científicamente robusta del sistema jerárquico presentaría algunos difíciles desafíos técnicos. En estos días, muchos sistemáticos no asignan jerarquías taxonómicas a los clados que nombran y en su lugar se concentran en usar los datos para construir árboles evolutivos precisos, en lugar de en evaluaciones subjetivas de si un clado dado debería llamarse reino, filo, clase, orden o familia. Como resultado, el uso de las jerarquías taxonómicas linneanas está en declive.

En los capítulos de este libro que describen la diversidad de la vida (Capítulos 20-25), el uso de las jerarquías taxonómicas variará de acuerdo con las prácticas de los biólogos que estudian los diferentes organismos que se discuten. En la mayoría de los capítulos se seguirá la convención emergente de evitar las jerarquías, y en su lugar se usará el término “grupo taxonómico” (como sinónimo de clado) para describir una colección de especies relacionadas. Sin embargo, en algunos capítulos se hará un uso selectivo de algunas jerarquías linneanas. Por ejemplo, se seguirá la tradición de usar “reino” para referirse a los tres clados que contienen, respectivamente, todos los animales, todas las plantas y todos los hongos. De igual modo, en los dos capítulos acerca de animales, se designarán ciertos clados como filos, para conservar la tradición en la sistemática animal. Y se referirán como **dominios** los tres clados más amplios y más incluyentes de la vida.

► **FIGURA 19-4**
Los clados forman una jerarquía anidada Cualquier grupo que incluya a todos los organismos que descienden de un ancestro común es un clado. Algunos de los clados representados en este árbol evolutivo se destacan en colores distintos. Observa que los clados más pequeños se anidan dentro de clados más grandes.



COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar por qué son necesarios los nombres científicos?
- describir el tipo de semejanzas que usan los sistemáticos para reconstruir la filogenia?
- describir el sistema de jerarquías taxonómicas de Linneo?

CON MÁS DETALLE | Árboles filogenéticos

Los sistemáticos luchan por desarrollar un sistema de clasificación que refleje la filogenia de los organismos. Por ende, la principal labor de los sistemáticos es reconstruir la filogenia. Desde luego, reconstruir la historia evolutiva de todos los organismos de la Tierra es una tarea enorme, de modo que cada sistemático por lo general elige trabajar en alguna porción particular de la historia.

Las filogenias se ilustran con árboles

El resultado de una reconstrucción filogenética por lo general se representa mediante un diagrama. Estos diagramas pueden tomar algunas formas diferentes, pero todas ellas muestran la secuencia de eventos ramificados en los que las especies ancestrales se dividen para dar origen a especies descendientes. Por esta razón, los diagramas de filogenia por lo general tienen forma de árbol (aunque el árbol puede estar orientado en cualquier dirección; en este texto los árboles por casi siempre se orientarán de manera horizontal, con las puntas de ramas hacia la derecha).

Estos árboles pueden presentar la filogenia de cualquier conjunto de taxones específicos. En consecuencia, los árboles filogenéticos pueden mostrar historia evolutiva en diferentes escalas. Los sistemáticos pueden reconstruir, por ejemplo, un árbol de 10 especies en un género particular de almejas, o un árbol de 25 clados de animales, o un árbol de los tres dominios de la vida.

Las filogenias se basan sobre características derivadas compartidas

Después de seleccionar los taxones a incluir, un sistemático está listo para

comenzar a construir un árbol. La mayoría de los sistemáticos usan el enfoque *cladístico* para reconstruir árboles filogenéticos. Bajo el enfoque cladístico, las relaciones entre taxones se revelan mediante la ocurrencia de semejanzas conocidas como *sinapomorfias*. Una sinapomorfia es un rasgo que es similar en dos o más taxones porque estos taxones heredaron una versión “derivada” del rasgo que cambió de su estado original en un ancestro común. Por ejemplo, la presencia de plumas es una sinapomorfia que vincula a todas las aves vivas y las distingue de otros vertebrados. El ancestro común de aves y cocodrilos (sus parientes vivos más cercanos) tenía escamas, que evolucionaron en plumas —el estado derivado— en el linaje que conduce a aves pero no en el linaje que conduce a cocodrilos. La formación de sinapomorfias se ilustra en la **FIGURA E19-1**.

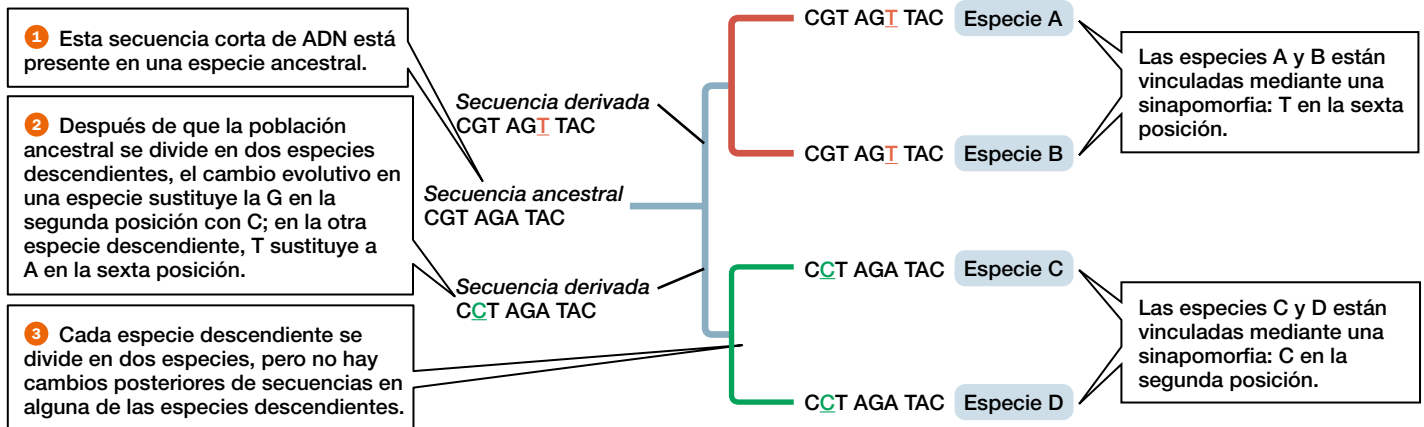
En el escenario imaginario que se ilustra en la Figura E19-1 puedes identificar con facilidad las sinapomorfias porque se conoce que el estado ancestral del rasgo (la secuencia CGT AGA TAC de ADN) y los cambios posteriores que tuvieron lugar (T sustituye A en la sexta posición y C sustituye G en la segunda posición). Sin embargo, en la vida real, los sistemáticos no tendrían conocimiento directo del ancestro, que vivió en el pasado distante y cuya identidad se desconoce. Sin este conocimiento directo, un sistemático que observe una semejanza entre dos taxones se enfrenta con un desafío. ¿La semejanza observada es una sinapomorfia, o tiene alguna otra causa, como evolución convergente? El enfoque

cladístico proporciona métodos para identificar sinapomorfias, pero sigue siendo posible usar de manera equivocada un rasgo compartido que de hecho no es una sinapomorfia. Para protegerse contra tales errores, los sistemáticos usan varios rasgos para construir un árbol, lo que en consecuencia minimiza la influencia de cualquier rasgo individual.

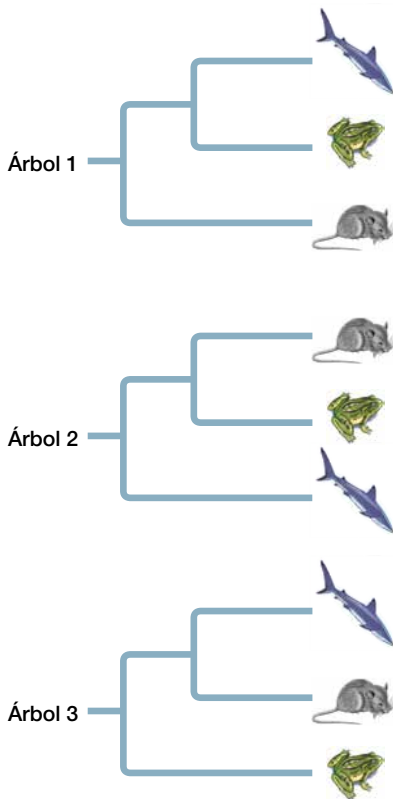
Elección entre hipótesis filogenéticas alternativas

En la última fase del proceso de construcción del árbol, el sistemático compara diferentes árboles posibles. Por ejemplo, tres taxones pueden ordenarse en tres patrones ramificados diferentes (**FIG. E19-2**). En la Figura E19-2, cada patrón ramificado representa una hipótesis diferente acerca de la historia evolutiva de tiburones, ranas y roedores. ¿Cuál hipótesis tiene más probabilidad de representar la verdadera historia de los tres taxones? Aquella donde los taxones en ramas adyacentes comparten sinapomorfias. Por ejemplo, imagina que un sistemático identificó algunas sinapomorfias que compartieron los taxones de ranas y roedores pero que no se encontró en tiburones, pero que no encontró sinapomorfias que vincularan tiburones y ranas o tiburones y roedores. En este caso, el árbol 2 en la Figura E19-2 es la hipótesis con mejor soporte.

Con grandes números de taxones, el número de posibles árboles crece de manera dramática. De igual modo, un gran número de rasgos también complica el problema de identificar el árbol con mejor



▲ **FIGURA E19-1** Los taxones relacionados están vinculados mediante rasgos derivados compartidos (*sinapomorfias*). Un rasgo derivado es aquel que se modificó a partir de la versión ancestral del rasgo. Cuando dos o más taxones comparten un rasgo derivado, se dice que el rasgo compartido es una sinapomorfia. El escenario hipotético que se ilustra aquí muestra cómo surgen las sinapomorfias.



soporte de los datos. Por fortuna, los sistemáticos desarrollaron complejos programas de cómputo para ayudar a lidiar con estas complicaciones.

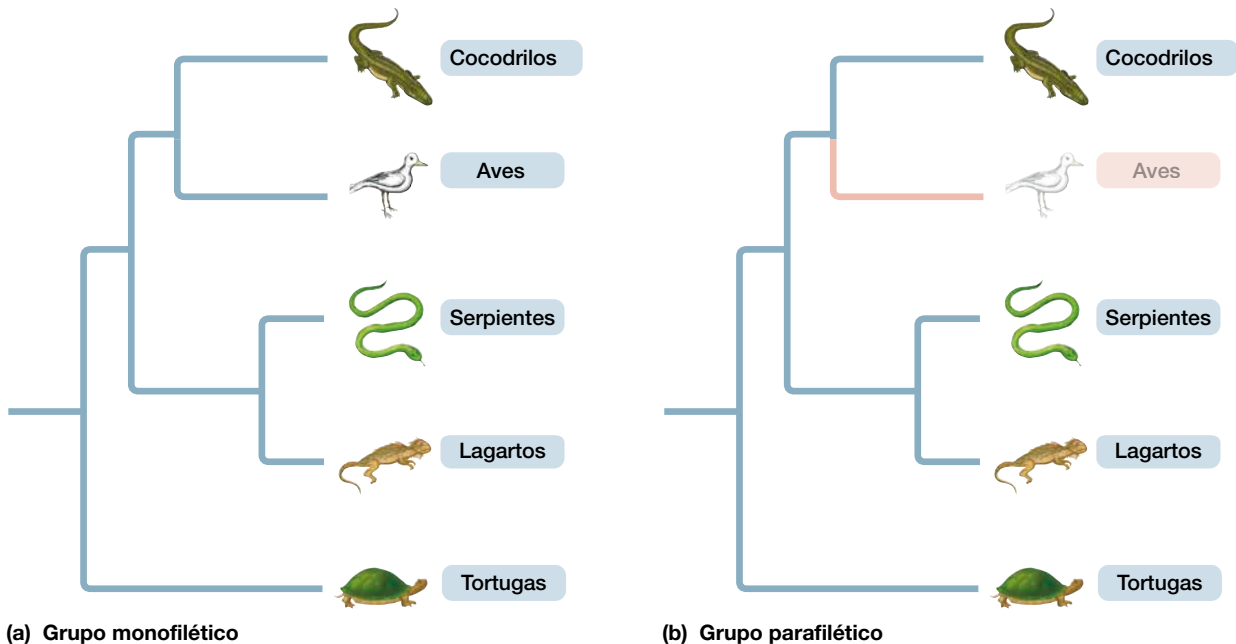
Sólo los grupos monofiléticos son nombrados

Bajo el enfoque cladístico, los árboles filogenéticos tienen un papel clave en la clasificación. Cada grupo nombrado debe contener sólo organismos que estén más estrechamente relacionados entre ellos que con cualquier organismo fuera del grupo. De modo que, por ejemplo, los miembros del clado Canidae (que incluye perros, lobos, zorros y coyotes) están más estrechamente relacionados entre ellos que con cualquier miembro de otro clado. Otra forma de enunciar este principio es decir que cada grupo designado debe contener *todos* los descendientes vivos de un ancestro común. En la terminología de la sistemática cladística, se dice que dichos grupos son *monofiléticos* (FIG. E19-3a). (Observa que, en consecuencia, “grupo monofilético” es sinónimo de “clado”.)

Algunos nombres, en especial aquellos que anteceden al enfoque cladístico, designan grupos que contienen a algunos,

pero no a todos, los descendientes de un ancestro común. Dichos grupos son *parafiléticos* (FIG. E19-3b). Por ejemplo, el taxón históricamente conocido como reptiles (serpientes, lagartos, tortugas y cocodrilos) es parafilético. Para ver por qué, examina el árbol en la Figura E19-3b. Encuentra la rama que representa al ancestro común de cocodrilos, serpientes, lagartos y tortugas (está en la base del árbol). Luego examina de nuevo el árbol y elabora una lista de todos los descendientes de dicho ancestro común. Tu lista, si realizaste este ejercicio mental de manera correcta, incluye las aves. Esto es, las aves son parte del grupo monofilético que incluye a todos los descendientes vivos del ancestro común que dio origen a cocodrilos, serpientes, lagartos y tortugas. Por tanto, los reptiles (Reptilia) constituyen un clado monofilético sólo si las aves se incluyen en el grupo. Si omites las aves, el taxón Reptilia es parafilético y, de acuerdo con los principios cladísticos, no es un nombre de grupo válido. No obstante, tal vez seguirás encontrando la palabra “reptiles” usada en este sentido técnicamente incorrecto, porque muchas personas están acostumbradas a usarlo de esta forma.

▲ FIGURA E19-2 Los tres posibles árboles para tres taxones



▲ FIGURA E19-3 Los reptiles son un grupo monofilético sólo si se incluyen las aves. Sólo los grupos que contienen a todos los descendientes de un ancestro común se consideran grupos monofiléticos. (a) El grupo que consta de tortugas, lagartos, serpientes, aves y cocodrilos es monofilético, porque incluye a todos los descendientes del ancestro común del grupo. (b) El grupo tradicionalmente conocido como reptiles es parafilético, porque excluye a las aves, que descendieron del ancestro común del grupo.

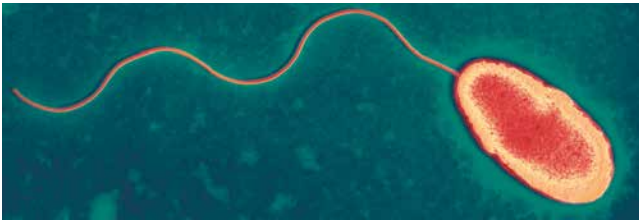
19.2 ¿CUÁLES SON LOS DOMINIOS DE LA VIDA?

Si imaginas al ancestro común de todas las cosas vivientes como el tronco en la base misma del árbol de la vida, puedes preguntar: ¿cuáles clados surgieron a partir de la ramificación más temprana del tronco?

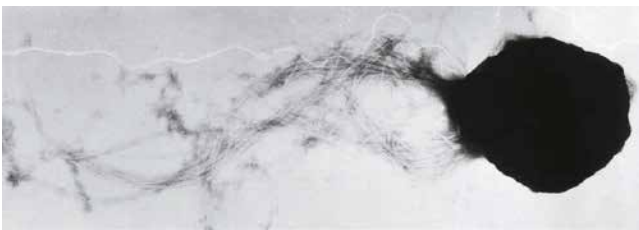
Hacia la década de 1970, la mayoría de los sistemáticos concluyó, a partir de la evidencia disponible entonces, que las divisiones tempranas en el árbol de la vida dividieron a todas las especies en cinco reinos. El sistema de cinco reinos colocó a todos los organismos procariontes en un solo reino y dividió los eucariontes en cuatro reinos. Entre los eucariontes, el sistema de cinco reinos reconoció tres reinos de organismos multicelulares (plantas, animales y hongos) y colocó a todos los eucariontes restantes, sobre todo unicelulares, en un solo reino.

Sin embargo, conforme nuevos datos se acumularon y creció la comprensión de la filogenia, las valoraciones científicas de las categorías fundamentales de la vida se revisaron de manera gradual. Un elemento clave de esta revisión surgió a partir del trabajo pionero del microbiólogo Carl Woese, quien demostró que los biólogos habían pasado por alto un evento clave en la historia temprana de la vida, que demandaba una clasificación nueva y evolutivamente más precisa.

Woese y otros biólogos interesados en la historia evolutiva de los microorganismos estudiaron la bioquímica de los organismos procariontes. Los investigadores, al estudiar secuencias de nucleótidos de los genes que codificaron el ARN que se encontró en ribosomas de organismos, descubrieron que los procariontes caían en dos grandes grupos, cada uno con su propia versión distintiva de ARN ribosómico. Woese llamó a estos dos grupos Bacteria y Archaea (FIG. 19-5). El gran número de diferencias entre las secuencias de ARN ribosómico de Bacteria y Archaea indica que sus ancestros comunes habrían vivido hace más de tres mil millones de años.



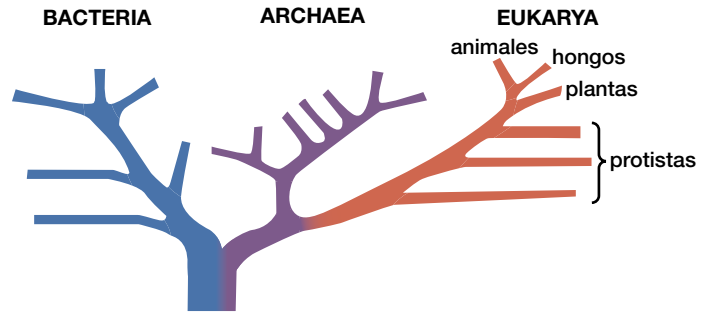
(a) Una bacteria



(b) Una arquea

▲ **FIGURA 19-5 Dos dominios de organismos procariontes** Aunque similares en apariencia, (a) *Pseudomonas aeruginosa*, en el dominio Bacteria, y (b) *Methanococcus jannaschii*, en el dominio Archaea, están menos estrechamente relacionados que un champiñón y un elefante.

PENSAMIENTO CRÍTICO Dado que bacterias y arqueas están relacionadas sólo de manera muy distante, ¿por qué con frecuencia son similares en apariencia?



▲ **FIGURA 19-6 El árbol de la vida** Los tres dominios de la vida representan las tres “ramas” principales del árbol de la vida. El término “protista” se refiere a los muchos eucariontes que no son plantas, animales u hongos.

A pesar de semejanzas morfológicas en su apariencia bajo el microscopio, Bacteria y Archaea difieren en el nivel molecular más fundamental; por ejemplo, difieren de manera dramática en la composición química de sus membranas plasmáticas celulares y en la estructura de sus moléculas de ARN polimerasa.

Bacteria y Archaea no están más estrechamente relacionados entre sí que alguno de ellos lo está con algún eucarionte. El árbol de la vida se divide en tres partes muy temprano en la historia de la vida, mucho antes de la aparición de plantas, animales y hongos. Esta división temprana se refleja en un esquema de clasificación moderno que divide la vida en tres dominios: **Bacteria**, **Archaea** y **Eukarya** (FIG. 19-6). Eukarya contiene a todos los organismos con células eucariontes, incluidos plantas, hongos, animales y varios clados de organismos sobre todo unicelulares que de manera colectiva se conocen como *protistas*. La FIGURA 19-7 muestra las relaciones evolutivas entre algunos miembros del dominio Eukarya.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

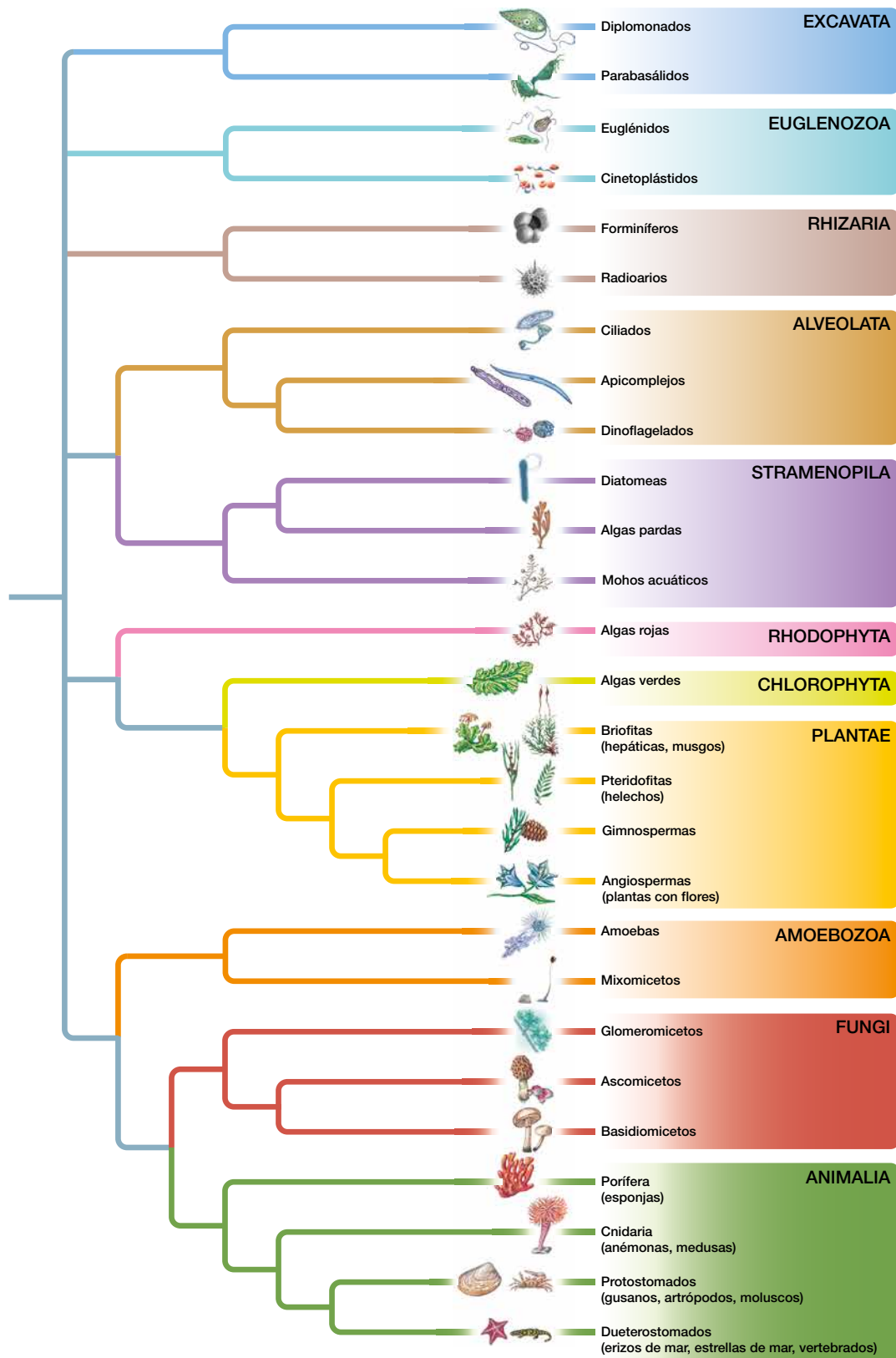
- nombrar y describir de manera breve los tres dominios de la vida?
- explicar cómo los científicos descubrieron que los procariontes caen en dos dominios?

19.3 ¿POR QUÉ CAMBIAN LAS CLASIFICACIONES?

Como muestra el surgimiento del sistema de tres dominios, la hipótesis de las relaciones evolutivas en las que se basa la clasificación está sujeta a revisión conforme están disponibles nuevos datos. Incluso los clados más grandes e incluyentes, que representan las ramificaciones más tempranas del árbol de la vida, en ocasiones deben reordenarse. Dichos cambios en los niveles superiores de clasificación rara vez ocurren, pero en el otro extremo de la jerarquía de clasificación, entre las designaciones de especies, las revisiones son más frecuentes.

Las designaciones de especies cambian cuando se descubre nueva información

Conforme los investigadores descubren nueva información, los sistemáticos por lo común proponen cambios en las clasificaciones



▲ **FIGURA 19-7** Un árbol evolutivo de procariontes Se muestran algunos de los principales linajes evolutivos dentro del dominio Eukarya.

¿TE HAS PREGUNTADO...

responder la pregunta de cuándo los ancestros desnudos por primera vez usaron vestimenta. Pero tú puedes sorprenderte de aprender que los sistemáticos pueden proporcionar una respuesta. Incluso estarías más sorprendido de saber que la respuesta proviene de los sistemáticos que estudian los piojos. La mayoría de las especies de estos insectos parásitos viven en una sola especie de huésped, y los piojos en los seres humanos no son la excepción. Los piojos que pueden infestar a las personas incluyen los piojos de la cabeza, que pueden sobrevivir sólo en el cuero cabelludo, y los piojos corporales, que pueden sobrevivir sólo en la ropa (dejan las ropas de manera temporal para alimentarse en el cuerpo, pero no pueden desarrollarse ahí por mucho tiempo). Los sistemáticos que comparan el ADN de algunas especies de piojos descubrieron que los piojos de la cabeza de los seres humanos y los piojos corporales son parientes cercanos. Y, al usar un método conocido como reloj molecular, estimaron que la división entre los dos ocurrió hace 80 mil y 170 mil años, tal vez en el extremo más temprano de dicho rango. Puesto que el ancestro común de los dos tipos de piojos no pudo moverse de la cabeza al cuerpo hasta que hubiera ropas donde vivir, las personas debieron usar ropas al menos hace 80 mil años, incluso antes. Esta temporización sugiere que ya se usaba ropa cuando los ancestros humanos dejaron África y comenzaron a dispersarse por toda la Tierra.

La ropa decae muy rápido, de modo que los descubrimientos arqueológicos no pueden

cuándo comenzaron a usar ropa las personas?



Piojo corporal

a nivel de especies. Por ejemplo, hasta hace poco, los sistemáticos reconocían dos especies de elefantes, el elefante africano y el elefante indio. Sin embargo, ahora se reconocen tres especies; el anterior elefante africano ahora se divide en dos especies, el elefante de la sabana y el elefante del bosque. ¿Por qué el cambio? El análisis genético de los elefantes en África reveló que hay poco flujo génico entre los elefantes que viven en el bosque y los que viven en la sabana. Se evidenció que los dos grupos de elefantes no son más similares genéticamente que los leones lo son de los tigres.

La definición de especie biológica puede ser difícil o imposible de aplicar

En algunos casos, los sistemáticos son incapaces de decir con certeza dónde termina una especie y dónde comienza otra. Como se discutió antes (véase el Capítulo 17), los organismos que se reproducen asexualmente plantean un reto particular a los sistemáticos, porque el criterio de cruzamiento (la base de la definición biológica de especie que se ha usado en este texto) no puede usarse para distinguir entre las especies. La irrelevancia de este criterio en los estudios de los organismos asexuales deja mucho espacio para que los investigadores no estén de acuerdo acerca de cuáles poblaciones asexuales constituyen una especie, en particular cuando se comparan grupos con fenotipos similares.

La dificultad de aplicar la definición de especie biológica a los organismos asexuales se aplica a una porción significativa de organismos de la Tierra. La mayoría de las bacterias, arqueas

y protistas, por ejemplo, se reproducen asexualmente la mayor parte del tiempo. Algunos sistemáticos argumentan que es necesaria una definición de especie que se pueda aplicar de forma más universal, una que no excluya a los organismos asexuales y que no dependa del criterio de aislamiento reproductivo.

Se han propuesto algunas definiciones alternativas de especie, pero ninguna ha sido tan atractiva como para desplazar por completo la definición de especie biológica. Sin embargo, una definición alternativa ha ganado seguidores en años recientes. El *concepto de especie filogenética* define una especie como el menor grupo posible cuyos miembros descendieron de un ancestro común y comparten características definitorias que los distinguen de otros grupos. En otras palabras, si se dibuja un árbol evolutivo que describa el patrón de ascendencia entre una colección de organismos, cada rama distintiva en el árbol constituye una especie separada. Como podrás sospechar, la aplicación rigurosa del concepto de especie filogenética aumentaría muchísimo el número de especies distintas reconocidas por los sistemáticos.

Defensores y opositores del concepto de especie filogenética en la actualidad están involucrados en un vigoroso debate acerca de los méritos de esta definición de especie. Tal vez algún día el concepto de especie filogenética sustituirá al de especie biológica como la “definición de libro de texto” de especie. Mientras tanto, las clasificaciones seguirán en debate y revisión conforme los sistemáticos aprendan más acerca de las relaciones evolutivas, en particular con la aplicación de técnicas usadas en la genética molecular.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar por qué a veces cambian las clasificaciones filogenéticas?
- describir las limitaciones del concepto de especie biológica y explicar cómo difiere del concepto de especie filogenética?

19.4 ¿CUÁNTAS ESPECIES EXISTEN?

El reto de reconstruir la historia evolutiva de las especies de la Tierra se complica por el hecho de que la mayoría de las especies siguen sin descubrirse y sin describirse. Los científicos no conocen con exactitud cuántas especies comparten el mundo. Cada año se nombran alrededor de 15 mil nuevas especies, la mayoría de ellas insectos, muchas de los bosques lluviosos tropicales. El número total de especies nombradas en la actualidad es de alrededor de 1.6 millones. Sin embargo, los científicos están de acuerdo en que existen muchas especies más. Un estudio reciente bien recibido estimó que en la Tierra están presentes 8.7 millones de especies, y otros estudios han producido estimaciones incluso mayores.

El número y variedad de especies de la Tierra constituye su **biodiversidad**. De todas las especies que se han identificado hasta el momento, alrededor de 5% son procariontes y protistas. Un 20% adicional, más o menos, son plantas y hongos, y el resto son animales. Esta distribución tiene poca relación con la diversidad actual de estos organismos y mucho que ver con el tamaño de los organismos, cuán sencillos son de clasificar, cuán accesibles son y el número de científicos que los estudian.

Históricamente, los sistemáticos se han enfocado sobre todo en organismos grandes o notorios en las regiones templadas, pero la biodiversidad es mayor entre los organismos pequeños no notorios en los trópicos. Además de las especies pasadas por alto en tierra y en aguas poco profundas, todo un “continente” de especies yace sin explorar en el lecho marino. A partir de las muestras disponibles relativamente limitadas, los científicos estiman que cientos de miles de especies desconocidas pueden residir ahí.

Aunque se han descrito y nombrado alrededor de 5 mil especies de procariontes, la mayor parte de la diversidad procarionte permanece sin descubrir. Considera un estudio de científicos noruegos, quienes analizaron ADN para contar el número de diferentes especies bacterianas presentes en una pequeña muestra de suelo boscoso. Para distinguir entre especies, los investigadores definieron de manera arbitraria el ADN bacteriano como proveniente de especies separadas si difería en al menos 30% del de cualquier otro ADN bacteriano en la muestra. Con este criterio, reportaron más de 4 mil especies de bacterias en su muestra de suelo y un número igual de especies en una muestra de sedimento marino poco profundo.

La ignorancia de toda la extensión de la diversidad de la vida agrega una nueva dimensión a la tragedia de la destrucción de los bosques lluviosos tropicales. Aunque estos bosques cubren sólo alrededor de 6% del área terrestre del planeta, se cree son el hogar de dos tercios de las especies existentes del mundo, cuya mayoría nunca se ha estudiado o nombrado. Dado que estos bosques se destruyen tan rápido, ¡la Tierra está perdiendo muchas especies que nunca se sabrá siquiera que existieron! Considera esto: en 1990, una nueva especie de primate, el tamarino león cara negra, se descubrió en una pequeña región de bosque lluvioso denso en una isla justo fuera de la costa oriental de Brasil (FIG. 19-8). Si

la región de bosque se hubiera cortado antes de descubrirse este mono del tamaño de ardilla, su existencia habría permanecido sin documentar. A las tasas actuales de deforestación, la mayoría de los bosques lluviosos tropicales, con su cúmulo de vida sin describir, desaparecerá hacia finales de siglo.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar por qué el número de especies descritas es mucho menor que el número real?
- explicar por qué es difícil estimar con precisión cuántas especies hay en la Tierra?

FIGURA 19-8

El tamarino león cara negra

Los investigadores estiman que no más de 400 individuos permanecen en vida silvestre; la cría en cautiverio puede ser la única esperanza de supervivencia del tamarino león cara negra.

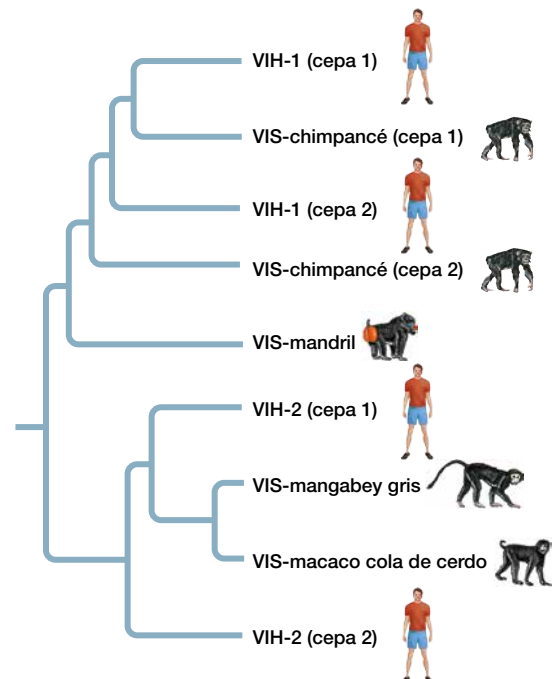


ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Origen de un asesino

¿Qué evidencia ha persuadido a los biólogos evolutivos de que el VIH se originó en simios y monos? Para entender el pensamiento evolutivo detrás de esta conclusión, examina el árbol evolutivo que se muestra en la FIGURA 19-9. Este árbol ilustra la filogenia del VIH y sus parientes cercanos, los virus de inmunodeficiencia simiesca (VIS), según reveló una comparación de secuencias de ARN entre diferentes virus.

Observa en el árbol las posiciones de los cuatro virus humanos (dos cepas de VIH-1 y dos de VIH-2; una cepa es un grupo genéticamente distinto de un tipo particular de virus). La rama que conduce hacia la cepa 1 de VIH-1 es directamente adyacente a la rama que conduce a la cepa 1 del VIS chimpancé. Estas ramas adyacentes indican que la cepa 1 de VIH-1 está más estrechamente relacionada con un virus chimpancé que a la cepa 2 de VIH-1. De igual modo, la cepa 1 de VIH-2 está más estrechamente relacionada con el VIS de macaco cola de cerdo que a la cepa 2 de VIH-2. Tanto



► **FIGURA 19-9 El análisis evolutivo ayuda a revelar el origen del VIH** En esta filogenia de algunos virus de inmunodeficiencia, los virus con huéspedes humanos no se agrupan. Esta falta de congruencia entre las historias evolutivas de los virus y sus especies huésped sugiere que los virus debieron saltar entre especies huésped.

VIH-1 como VIH-2 están más estrechamente relacionados con virus de simios o monos que entre ellos.

La única forma en que pudo surgir la historia evolutiva que se muestra en el árbol es que los virus saltaron entre especies huésped. Si el VIH hubiera evolucionado de manera estricta dentro de huéspedes humanos, los virus humanos serían parientes más cercanos uno de otro. Puesto que los virus humanos no se agrupan juntos en el árbol filogenético, es posible inferir que ocurrió infección interespecífica, tal vez en múltiples ocasiones. El medio de transmisión más probable es el consumo humano de monos (VIH-2) y chimpancés (VIH-1). Hace poco, una cepa de VIS que está

relacionada en especial cerca con el VIH-1 se encontró en miembros de una población de chimpancés que habita los bosques de la esquina sureste del país centroafricano de Camerún. Es probable que los virus de esta población de chimpancés realizaran el salto de chimpancé al ser humano que inició la epidemia de VIH.

CONSIDERA ESTO ¿Comprender el origen evolutivo del VIH puede ayudar a los investigadores a diseñar mejores formas de tratar el sida y controlar su dispersión? De manera más general, ¿cómo puede ayudar el pensamiento evolutivo al avance de la investigación médica?

REPASO DEL CAPÍTULO

Resumen de conceptos clave

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

19.1 ¿Cómo se nombran y clasifican los organismos?

El nombre científico de un organismo está compuesto del nombre de su género y el de su especie. Los sistemáticos usan semejanzas anatómicas y moleculares entre los organismos para reconstruir las relaciones evolutivas entre especies, y muestran los resultados de sus reconstrucciones en diagramas de árbol. Sobre la base de estos árboles evolutivos, los sistemáticos nombran clados (grupos que incluyen las especies que descienden de un ancestro común). Los clados se anidan dentro de clados más grandes para formar una jerarquía de categorías anidada. En la clasificación linneana, los diferentes clados en una jerarquía son jerarquías taxonómicas asignadas. Las ocho jerarquías principales, en orden de inclusión decreciente son: dominio, reino, filo, clase, orden, familia, género y especie.

19.2 ¿Cuáles son los dominios de la vida?

Los tres dominios de la vida, cada uno representante de uno de tres ramas principales del árbol de la vida, son Bacteria, Archaea y Eukarya. Plantas, hongos y animales están entre los clados dentro del dominio Eukarya.

19.3 ¿Por qué cambian las clasificaciones?

Las clasificaciones están sujetas a revisión conforme se descubre nueva información. Las fronteras entre especies pueden ser difíciles de definir, en particular en el caso de las especies que se reproducen de manera asexual. Sin embargo, la sistemática es esencial para la comunicación precisa y contribuye a la comprensión de la historia evolutiva de la vida.

19.4 ¿Cuántas especies existen?

Aunque sólo se han nombrado alrededor de 1.6 millones de especies, el número total de especies es de 8.7 millones o más. Nuevas especies se identifican a la tasa de 15 mil al año, sobre todo en los bosques lluviosos tropicales.

Términos clave

Archaea 346 biodiversidad 348
Bacteria 346 clado 343

dominio 343 género 341
especie 341 nombre científico 341
Eukarya 346 sistemática 341
filogenia 341 taxonomía 341

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- Decir que la especie A está más estrechamente relacionada con la especie B que con la especie C es decir que A y B
 - tienen un ancestro común más antiguo que el que tienen A y C.
 - tienen un ancestro común más reciente que el que tienen A y C.
 - son más similares en apariencia que lo que son A y C.
 - viven en la misma área, pero C no vive ahí.
- Para ser informativa para la reconstrucción de la filogenia de un grupo de taxones, una característica debe
 - estar presente en todos los taxones debido a su presencia en un ancestro común.
 - estar presente en todos los taxones debido a evolución convergente.
 - ser una característica anatómica.
 - ser una secuencia de ADN.
- ¿Cuál de las siguientes formas ilustra la forma correcta de presentar el nombre científico de los seres humanos?
 - Homo Sapiens* c. *homo sapiens*
 - Homo sapiens d. *Homo sapiens*
- En la sistemática moderna se espera que las clasificaciones
 - agrupen organismos que comparten apariencia similar.
 - incluyan jerarquías taxonómicas linneanas.
 - reflejen la historia evolutiva.
 - nunca cambien una vez establecidas.
- ¿Cuál de los siguientes incluye todos los dominios que constan de organismos procariontes?
 - Bacteria y Fungi c. Bacteria y Archaea
 - Archaea y Eukarya d. Bacteria y Eukarya

Llena los espacios

- La ciencia de nombrar y clasificar organismos se llama _____. La ciencia relacionada de reconstrucción y presentación de la historia evolutiva se llama _____. Un grupo que consta de todos los organismos que descienden de un ancestro común particular es un _____.

2. Un nombre científico consta de un nombre de _____ seguido por un nombre de _____. Ambas partes de un nombre científico están en (idioma) _____. La primera letra de la primera palabra en un nombre científico siempre es _____, y ambas partes del nombre se imprimen en letras _____.
3. En la clasificación linneana, las ocho jerarquías taxonómicas principales, en orden descendiente de inclusividad, son _____, _____, _____, _____, _____, _____, _____ y _____. Los tres dominios de la vida son _____, _____ y _____.
4. Los sistemáticos determinan las relaciones evolutivas entre las especies principalmente sobre la base de semejanzas en _____ y _____.
5. La definición de especie biológica es difícil de aplicar a los organismos que _____. Una definición alternativa de especie, conocida como _____, no tiene esta limitación.
6. El número de especies nombradas es de aproximadamente _____, pero el número real de especies sobre la Tierra se estima es de alrededor de _____ o más.

Preguntas de repaso

1. ¿Qué aportaciones hicieron Linneo y Darwin a la taxonomía moderna?
2. ¿Qué características estudiarías para determinar si un delfín está más estrechamente relacionado con un pez o con un oso?
3. ¿Qué técnicas podrías usar para determinar si el oso cavernario extinto está más estrechamente relacionado con un oso grizzly o con un oso negro?
4. Sólo una pequeña fracción del número total de especies sobre la Tierra se ha descrito científicamente. ¿Por qué?
5. En Inglaterra, “papacito piernas largas” se refiere a una pulga de patas largas, pero en Estados Unidos el mismo nombre se refiere a un animal con forma de araña. ¿Cómo los científicos intentan evitar tales confusiones?
6. ¿Por qué es más probable que difieran entre distintos sistemáticos las designaciones de especie de los organismos que se reproducen asexualmente que las de aquellos que se reproducen sexualmente?

Aplicación de conceptos

1. Las presiones creadas por el crecimiento de la población humana y la expansión económica ponen en peligro los almacenes de diversidad biológica, como los trópicos. La seriedad de la situación es clara cuando se considera que tal vez sólo una de cada 20 especies tropicales sea conocida para la ciencia. ¿Qué argumentos puedes aportar para preservar la diversidad biológica en los países pobres y en desarrollo, como los que existen en muchas áreas de los trópicos? ¿Tal preservación requiere que dichos países sacrifiquen el desarrollo económico? Sugiere algunas soluciones al conflicto entre la creciente demanda de recursos y la importancia de conservar la biodiversidad.
2. Durante las grandes inundaciones, sólo las ramas superiores de los árboles sumergidos pueden ser visibles sobre el agua. Si se te pidiera que bosquejaras las ramas por abajo de la superficie del agua sólo sobre la base de las posiciones de las puntas expuestas, intentarías una reconstrucción un tanto parecida a la “genealogía” mediante la cual los sistemáticos vinculan varios organismos de acuerdo con sus ancestros comunes (análogo a los puntos de ramificación). ¿Qué fuentes de error comparten ambos ejercicios? ¿Qué ventajas tienen los sistemáticos modernos?
3. Considera la siguiente lista de grupos: (1) protistas, (2) hongos, (3) plantas sin semillas (helechos, musgos y hepáticas), (4) procariontes (bacterias y arqueas) y (5) animales. Con las figuras 19-6, 19-7, 22-4, 23-5 y 24-1 como referencias, identifica los grupos monofiléticos de la lista.

20

LA DIVERSIDAD DE PROCARIONTES Y VIRUS

ESTUDIO DE CASO

Invitados a cenar no bienvenidos

UNA TARDE durante su época como estudiante en la Universidad de Michigan, Andrew Lekas comió un burrito en un restaurante favorito cerca del campus. Algunas horas después comenzó a sentirse enfermo, con síntomas que incluían vómito, diarrea, dolor de cabeza y debilidad. Al final, la enfermedad se volvió tan grave que requirió ingresar al hospital y permanecer en cama una semana. ¿Qué enfermó a Lekas? La lechuga de su burrito estaba contaminada.

Por mala que haya sido la experiencia de Lekas, pudo haber sido peor. Otras víctimas de enfermedades transmitidas por alimentos han sufrido consecuencias más serias. Por ejemplo, Stephanie Smith, ex instructora de baile de Minnesota, está paralizada de la cintura para abajo como resultado de la grave enfermedad (síndrome urémico hemolítico) que desarrolló después de comer una hamburguesa contaminada.

Por desgracia, los efectos nocivos de consumir alimentos contaminados son muy comunes. Los Centros para el Control y Prevención de Enfermedades estiman que los residentes estadounidenses experimentan un sorprendente número de 48 millones de casos de enfermedades transmitidas por alimentos cada año. Algunos de estos casos son severos. Por ejemplo, en 2011, ocurrieron al menos 30 muertes por una sola fuente de melones, y en Alemania, brotes de un solo proveedor provocaron más de 850 casos de síndrome urémico hemolítico y 53 muertes. En total, el consumo de alimentos contaminados resulta en alrededor de 125 mil hospitalizaciones y 3 mil muertes en Estados Unidos cada año.



Las hamburguesas deben cocinarse por completo para eliminar bacterias peligrosas.

¿Qué es lo que contamina los alimentos y causa tantas enfermedades? Bacterias. Los nutrientes en los alimentos que consumes durante las comidas también pueden proporcionar sustento para una gran variedad de bacterias patógenas. Algunas de estas cenas invisibles pueden acompañar tu almuerzo hasta tu sistema digestivo y quedarse a residir ahí, lo que causa síntomas desagradables o, en muchos casos, enfermedades serias.

Diseñar estrategias efectivas para proteger las fuentes de alimentos contra contaminación bacteriana depende en parte de cuán bien se entienda la biología de las bacterias. ¿Qué saben los científicos acerca de las bacterias y sus procariontes acompañantes, las arqueas?

DE UN VISTAZO

- 20.1** ¿Cuáles organismos son miembros de los dominios Archaea y Bacteria?
- 20.2** ¿Cómo sobreviven y se reproducen los procariontes?
- 20.3** ¿Cómo los procariontes afectan a los seres humanos y a otros organismos?
- 20.4** ¿Qué son los virus, viroides y priones?

20.1 ¿CUÁLES ORGANISMOS SON MIEMBROS DE LOS DOMINIOS ARCHAEA Y BACTERIA?

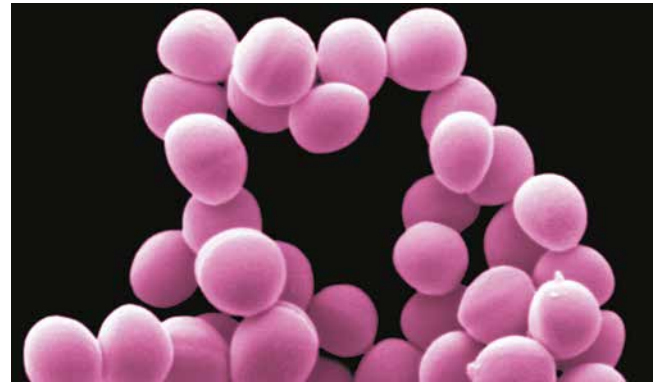
Los primeros organismos de la Tierra fueron procariontes, organismos unicelulares que carecen de organelos como núcleo, cloroplastos y mitocondrias. (Véase el Capítulo 4 para una comparación de células procariontes y eucariontes.) Durante los primeros 1.5 mil millones de años o más de historia de vida, toda la vida era procarionte. Incluso en la actualidad, los procariontes son extraordinariamente abundantes. Una gota de agua de mar contiene cientos de miles de organismos procariontes, y una cucharada de suelo contiene miles de millones. El cuerpo humano promedio es hogar de billones de procariontes, que viven en la piel, la boca, el estómago y los intestinos. En términos de abundancia, los procariontes son la forma de vida predominante de la Tierra.

Por lo general, los procariontes son muy pequeños, y varían en diámetro desde más o menos 0.2 hasta 10 micrómetros. En comparación, el diámetro de las células eucariontes varía de unos 10 hasta 100 micrómetros. Alrededor de 250 mil procariontes de tamaño promedio pueden congregarse en el punto al final de esta oración, aunque algunas especies son más grandes. La bacteria más grande conocida (*Thiomargarita namibiensis*) puede tener hasta 700 micrómetros de diámetro, tan grande como la punta de un bolígrafo y visible a simple vista.

Las paredes celulares producidas por las células procariontes dan formas características a diferentes tipos de procariontes. Las formas más comunes son esférica, con forma de barra y con forma de sacacorchos (FIG. 20-1).

Bacteria y Archaea son fundamentalmente diferentes

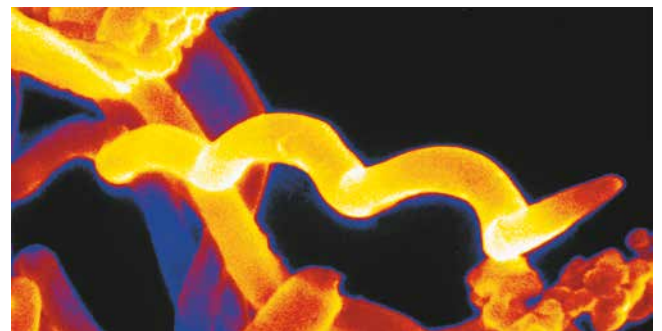
Dos de los tres dominios de la vida, **Bacteria** y **Archaea**, están formados por completo de procariontes. Bacterias y arqueas son similares morfológicamente bajo el microscopio, pero tienen sorprendentes diferencias estructurales y bioquímicas que revelan la antigua separación evolutiva entre los dos grupos (TABLA 20-1). Por ejemplo, las paredes celulares de las bacterias están reforzadas por moléculas de *peptidoglicano*, un polisacárido que también incorpora algunos aminoácidos. El peptidoglicano es único de las bacterias, y las paredes celulares de las arqueas no lo contienen. Bacterias y arqueas también difieren en la estructura y composición de sus membranas plasmáticas, ribosomas y enzimas involucradas en la síntesis de ARN, así como en la mecánica de procesos básicos como la transcripción de instrucciones codificadas en el ADN y la síntesis de proteínas.



(a) Esféricas



(b) Barras



(c) Espirales o sacacorchos

▲ **FIGURA 20-1** Tres formas procariontes comunes (a) Bacterias esféricas del género *Staphylococcus*, (b) bacterias con forma de barra del género *Escherichia* y (c) bacterias con forma de sacacorchos del género *Borrelia*.

TABLA 20.1 Diferencias entre organismos en los dominios Archaea y Bacteria		
	Archaea	Bacteria
Peptidoglicano en pared celular	Ausente	Presente
Estructura lipídica de membrana	Hidrocarburos ramificados (enlaces éter)	Hidrocarburos no ramificados enlace éster
Proteínas histonas y no histonas asociadas con ADN	Presente	Ausentes las histonas. Presentes proteínas no histónicas básicas
Intrones	Presente en algunos genes	Ausente
ARN polimerasa	Varios tipos	Un tipo
Aminoácido que inicia síntesis de proteínas	Metionina (met)	Formilmetionina (f-met)

(Para un recordatorio de las funciones de histonas, intrones y ARN polimerasa, consulta el Capítulo 13.)

La clasificación dentro de los dominios procariontes se basa en secuencias de ADN

Las notables diferencias entre arqueas y bacterias hacen que distinguir los dos dominios sea un asunto directo, pero la clasificación dentro de cada dominio es desafiante. Históricamente, el principal reto surgió porque los procariontes son muy pequeños y simples a nivel estructural; no muestran la enorme diversidad de diferencias anatómicas que pueden usarse para inferir la historia evolutiva de plantas, animales y otros eucariontes. En consecuencia, los procariontes siempre se han clasificado sobre la base de características como forma, medios de locomoción, pigmentos, requerimiento de nutrimentos, la apariencia de las colonias (grupos de individuos que descienden de una sola célula) y propiedades de tinción. Por ejemplo, el tinte Gram, una técnica de tinción, distingue dos tipos de construcción de pared celular en las bacterias. Con base en los resultados de la tinción, muchas bacterias pueden clasificarse como *grampositivo* o *gramnegativo*.

En años recientes, comparaciones de secuencias de ADN han revelado que muchas de las semejanzas y diferencias observables utilizadas en la clasificación tradicional de procariontes no reflejan con precisión la historia evolutiva. En la actualidad, la clasificación de los procariontes se basa casi por completo en datos de secuencias de ADN. Los sistemáticos usan dichos datos para determinar la extensión a la cual los agrupamientos tradicionales dentro de Bacteria y Archaea representan *clados* (grupos de especies unidas mediante descendencia a partir de un ancestro común) y para identificar clados adicionales. Los datos de secuencias de ADN también han permitido a los sistemáticos incluir en sus clasificaciones especies que antes no podían clasificarse con confianza, porque no podían cultivarse en el laboratorio y por tanto no podían observarse con facilidad. Las clasificaciones procariontes ahora incluyen algunas especies que hasta el momento sólo se conocen a partir de secuencias de ADN encontradas durante censos exploratorios en los cuales todo el ADN presente en una comunidad microbacteriana se muestrea y secuencia.

En la actualidad, los sistemáticos reconocen casi 30 grupos nombrados dentro de Bacteria y cinco dentro de Archaea. Ejemplos de algunos de los clados más grandes en Bacteria incluyen Cyanobacteria, que incluye muchas especies fotosintéticas con importancia ecológica; Firmicutes, que incluye las especies que convierten leche a yogurt y la que causa tétanos, y Proteobacteria, que incluye muchas de las especies que causan intoxicación

alimentaria. Los clados más grandes en Archaea son Crenarchaeota, que incluye algunas especies que viven en ambientes supercalientes, y Euryarchaeota, que incluye algunas especies que viven en los intestinos y producen metano (el principal componente del gas natural).

La determinación de la historia evolutiva de los procariontes es difícil

Tal vez hayas observado que, a diferencia de los capítulos en este libro dedicados a organismos eucariontes, este capítulo no presenta un árbol evolutivo para procariontes. Y esto ocurre porque hay muy poco acuerdo entre los sistemáticos con respecto a los patrones de ramificación evolutivos dentro de Bacteria y Archaea. Aunque las comparaciones de ADN han revelado clados dentro de los dos dominios, no han producido una visión consensuada de las relaciones evolutivas entre dichos clados. ¿Por qué los métodos usuales de los sistemáticos no han producido un árbol ampliamente aceptado? Una probable razón es que, en procariontes, procesos como la conjugación (descrita más adelante en este capítulo) posibilitan que los genes se muevan de una especie a otra. Si una especie procarionte adquiere algunos de sus genes de otras especies, entonces diferentes partes de su genoma tendrán distintas historias evolutivas. La mezcla genética pasada (y en marcha) entre procariontes incluso con relaciones distantes ha resultado en una historia evolutiva muy compleja que es en extremo difícil de reconstruir.

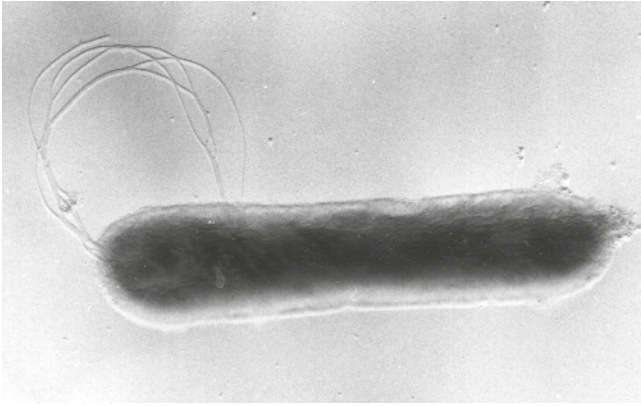
COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

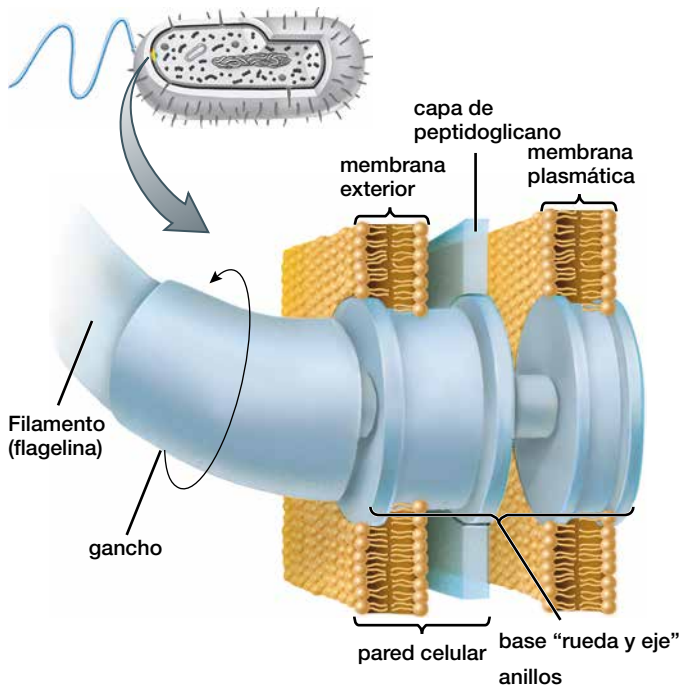
- describir algunas diferencias entre bacterias y arqueas?
- describir los tamaños y formas típicos de los procariontes?

20.2 ¿CÓMO SOBREVIVEN Y SE REPRODUCEN LOS PROCARIONTES?

La abundancia de procariontes se debe en gran medida a adaptaciones que permiten a los miembros de los dos dominios procariontes habitar y explotar una gran variedad de ambientes. En esta sección se discuten algunos de los rasgos que ayudan a los procariontes a sobrevivir y florecer.



(a) Una arquea flagelada



(b) La estructura del flagelo bacteriano

▲ **FIGURA 20-2 El flagelo procarionte** (a) Una arquea flagelada del género *Aquifex* usa sus flagelos para moverse hacia ambientes favorables. (b) En bacterias, un arreglo "rueda y eje" único ancla el flagelo dentro de la pared celular y la membrana plasmática, lo que permite al flagelo girar con rapidez. Este diagrama representa el flagelo de una bacteria gramnegativa; los flagelos de las bacterias grampositivas carecen de "ruedas" exteriores.

Algunos procariontes son móviles

Muchas bacterias y arqueas se adhieren a una superficie o deambulan de manera pasiva en alrededores líquidos, pero algunas son móviles: pueden moverse. Muchos de estos procariontes móviles tienen **flagelos**, extensiones con forma de cabello que pueden girar con rapidez para impulsar al organismo a través de su ambiente líquido. Los flagelos procariontes pueden aparecer de forma individual en un extremo de una célula, en pares (uno en cada extremo de la célula), como un mechón en un extremo de la célula (**FIG. 20-2a**) o diseminados sobre toda la superficie celular. El uso de flagelos para moverse permite a los procariontes dispersarse hacia nuevos hábitats, migrar hacia nutrimentos y dejar ambientes desfavorables.

La estructura de los flagelos procariontes es diferente de la de los flagelos eucariontes (véase Capítulo 4 para una descripción del flagelo eucarionte). En los flagelos bacterianos una estructura única parecida a una rueda, incrustada en la membrana y la pared celular bacterianas, permite al flagelo girar (fuente de energía utilizada: gradiente de protones) (**FIG. 20-2b**). Los flagelos de arqueas son más delgados que los bacterianos y están contruidos con proteínas diferentes. Sin embargo, la estructura del flagelo arqueano todavía no está bien entendida como la del flagelo bacteriano.

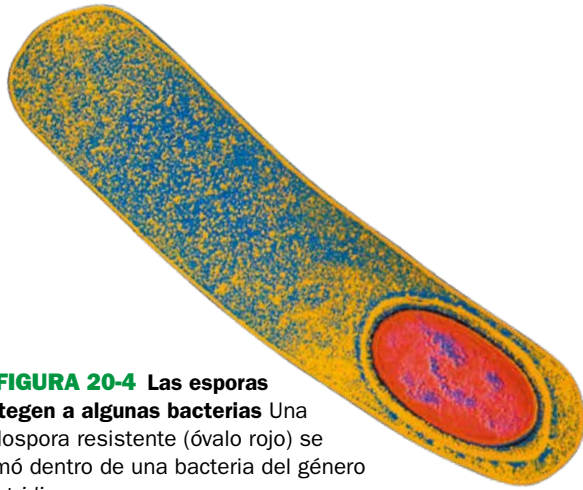
Muchas bacterias forman películas protectoras sobre superficies

Muchos procariontes de manera continua sintetizan moléculas señalizadoras y las secretan al ambiente circundante. Si gran cantidad de procariontes se reúne en un lugar, las moléculas señalizadoras se concentran lo suficiente como para que las moléculas comiencen a moverse a través de las membranas plasmáticas de las células vecinas y a combinarse con receptores dentro de las células. Los receptores activados disparan procesos celulares que de otro modo no estarían activos. Por ende, el comportamiento de los procariontes puede cambiar cuando la densidad poblacional se vuelve suficientemente alta, un proceso conocido como *percepción de quórum*.

Entre los cambios más comunes inducidos por la percepción de quórum se encuentra la formación de biopelículas. En una **biopelícula**, una o más especies de procariontes se agrega para formar una comunidad que por lo general está rodeada por limo protector pegajoso. El limo, compuesto de polisacárido o proteína, lo secretan los procariontes, y tanto los protege como los ayuda a adherirse a las superficies. Una biopelícula familiar es la placa dental, que se forma por las bacterias que habitan la boca (**FIG. 20-3**).



▲ **FIGURA 20-3 La causa de la caries dental** Las bacterias en la boca humana forman una biopelícula limosa que las ayudan a aferrarse al esmalte dental y protegerse de amenazas en el ambiente. En esta micrografía son visibles bacterias individuales (en colores verde y amarillo), incrustadas en biopelícula café. La biopelícula cargada con bacterias puede causar caries dental.



▲ **FIGURA 20-4 Las esporas protegen a algunas bacterias** Una endospora resistente (óvalo rojo) se formó dentro de una bacteria del género *Clostridium*.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Qué puede explicar la observación de que la mayoría de las especies de bacterias que forman endosporas viven en el suelo?

La protección lograda por las biopelículas ayuda a los procariontes incrustados a defenderse contra varios ataques, incluidos los causados por antibióticos y desinfectantes. Como resultado, las biopelículas pueden ser muy difíciles de erradicar. Muchas infecciones del cuerpo humano, incluidas las responsables de la caries dental, la gingivitis y las infecciones de oído, toman la forma de biopelículas. Estas últimas también causan muchas de las infecciones hospitalarias que afectan a 725 mil estadounidenses cada año y matan a 75 mil de ellos. Dichas biopelículas pueden formarse en heridas e incisiones quirúrgicas, marcapasos, y caderas y rodillas artificiales.

Endosporas protectoras permiten a algunas bacterias soportar condiciones adversas

Cuando las condiciones ambientales se vuelven inhóspitas, muchas bacterias con forma de barra forman estructuras protectoras llamadas **endosporas**. Una endospora, que se forma dentro de una bacteria, consta del material genético de la bacteria y algunas enzimas encapsuladas dentro de un grueso recubrimiento protector (**FIG. 20-4**). Después de que se forma una endospora, la célula bacteriana que la contiene se rompe, y la espora se libera al ambiente. La actividad metabólica cesa hasta que la espora encuentra condiciones favorables, momento en el cual el metabolismo se reanuda y la espora se desarrolla en una bacteria activa.

Las endosporas son resistentes incluso a condiciones ambientales extremas. Algunas pueden soportar la ebullición durante una hora o más. Las endosporas también son capaces de sobrevivir durante periodos extraordinariamente largos. En el ejemplo más sorprendente de tal longevidad, científicos descubrieron endosporas que han estado selladas dentro de roca durante 250 millones de años. Después de extraerse con cuidado de su tumba rocosa, las esporas se incubaron en tubos de ensayo. De manera sorprendente, a partir de las esporas antiguas se desarrollaron bacterias, que eran más antiguas que los más antiguos fósiles de dinosaurio.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Invitados a cenar no bienvenidos

Algunas bacterias que por lo común producen enfermedades alimentarias forman endosporas. Por ejemplo, *Bacillus cereus*, una especie bacteriana que incluye cepas que causan vómito o diarrea en las personas que por desgracia las consumieron, forma endosporas que están dispersas en el suelo y el polvo. Si algunas esporas llegan a alimento húmedo y cálido, pueden desarrollarse y originar una floreciente población de bacterias. Las esporas de *B. cereus* son un tanto resistentes al calor, pero por fortuna para los seres humanos, pueden destruirse al cocinarse.

Aunque no es de sorprender que los procariontes pueden florecer entre las sustancias ricas en energía que constituyen los alimentos de los seres humanos, éstos difícilmente son el único ambiente donde florecen los procariontes. ¿Cuáles son algunos de los ambientes más extremos donde pueden encontrarse bacterias y arqueas?

Los procariontes están especializados para hábitats específicos

Los procariontes ocupan casi todo hábitat, incluidos aquellos donde las condiciones extremas alejan a otras formas de vida. Por ejemplo, algunas bacterias florecen en ambientes cercanos a la ebullición, como los manantiales térmicos en el parque nacional Yellowstone (**FIG. 20-5**). Muchas arqueas viven incluso en ambientes más calientes, incluidas las chimeneas en el fondo del mar,



▲ **FIGURA 20-5 Algunos procariontes florecen en condiciones extremas** Los manantiales termales alojan bacterias y arqueas que son tolerantes tanto al calor como a los minerales. Varias especies procariontes pintan con vivos colores este manantial termal en el parque nacional de Yellowstone; cada especie está confinada a áreas específicas determinadas por rangos de temperaturas.

PENSAMIENTO CRÍTICO Algunas de las enzimas que tienen usos importantes en procedimientos de biología molecular se extraen de procariontes que viven en manantiales termales. ¿Puedes adivinar por qué?

¿TE HAS PREGUNTADO ...

viven en la boca. La cavidad bucal humana, húmeda y cálida, aloja diversas comunidades microbianas que incluyen más de 2 mil especies procariontes. Muchas de estas especies adquieren energía y nutrientes al descomponer moco, partículas de alimentos y células muertas. Los subproductos de esta descomposición pueden incluir gases con olor fétido, algunos de los cuales también son emitidos por heces o cuerpos en descomposición.

La mayor concentración de procariontes de mal aliento se encuentra en la base de la lengua. Esta ubicación puede ser en especial hospitalaria para los microbios debido a la acumulación de moco que drena hacia la parte posterior de la garganta desde la nariz. De modo que, si haces gárgaras con enjuague bucal antiséptico para controlar el mal aliento, echa tu lengua hacia adelante de modo que el enjuague pueda llegar a la base de tu lengua.

Los desagradables olores del aliento son causados sobre todo por procariontes que

qué causa el mal aliento?

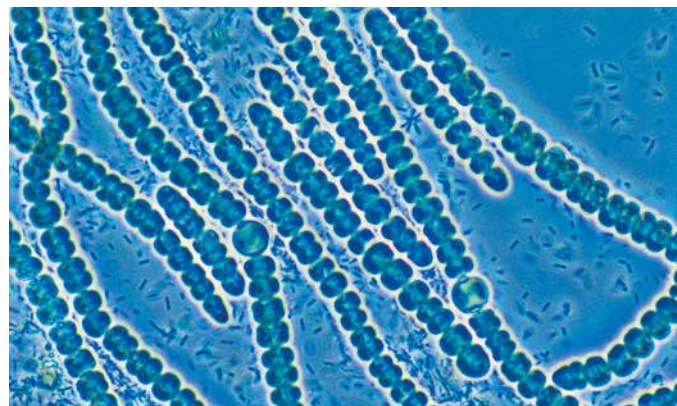
donde agua supercaliente se expulsa a través de grietas en la corteza de la Tierra a temperaturas de hasta 110 °C. Los procariontes también pueden sobrevivir en las presiones en extremo altas que se encuentran en el lecho marino y bajo la superficie de la Tierra, y en ambientes muy fríos, como el hielo marino antártico.

Las condiciones químicas extremas tampoco evitan la colonización de los procariontes. Por ejemplo, florecientes colonias de bacterias y arqueas viven en el Mar Muerto, donde una concentración de sal siete veces mayor que las de los océanos evita toda otra forma de vida, y en aguas que son tan ácidas como el vinagre o tan alcalinas como el amoníaco doméstico. Dada su capacidad para sobrevivir a dichos ambientes extremos, no es de sorprender que las comunidades procariontes también residan en una amplia variedad de hábitats más moderados, incluyendo dentro y fuera del cuerpo humano.

Sin embargo, ninguna especie individual de procarionte es tan versátil como podrían sugerir estos ejemplos. De hecho, la mayoría de los procariontes son especialistas. Una especie de arquea que habita chimeneas submarinas, por ejemplo, crece de manera óptima a 106 °C y deja de crecer por completo a temperaturas por abajo de 90 °C. Una especie de bacteria que vive profundo en el subsuelo nunca se ha encontrado a menos de 3 km bajo la superficie de la Tierra. Las bacterias que viven en el cuerpo humano también son especializadas; diferentes especies colonizan la piel, la boca, el sistema respiratorio, el intestino grueso y el sistema urogenital. (Para aprender más acerca de cómo las bacterias en tu cuerpo pueden afectar tu salud, consulta el “Guardián de la salud: ¿El ecosistema de tu cuerpo es saludable?” en la página 358.)

Los procariontes tienen diversos metabolismos

Los procariontes son capaces de colonizar hábitats diversos en parte porque evolucionaron diversos métodos para adquirir energía y nutrientes del ambiente. Por ejemplo, a diferencia de los eucariontes, muchos procariontes son **anaerobios**; sus metabolismos no requieren oxígeno. Su capacidad para habitar ambientes libres de oxígeno permite a los procariontes explotar hábitats en los cuales los eucariontes no pueden sobrevivir.



▲ **FIGURA 20-6 Procariontes fotosintéticos** Cianobacterias fotosintéticas constituyen los filamentos que se muestran en esta micrografía.

Algunos anaerobios, como muchas de las arqueas que se encuentran en manantiales termales y las bacterias que causan tétanos, en realidad son envenenadas por el oxígeno. Otros son oportunistas y se involucran en respiración anaerobia cuando falta oxígeno y cambian a respiración aerobia (un proceso más eficiente; consulta el Capítulo 8) cuando hay oxígeno disponible. Muchos procariontes son estrictamente aerobios y requieren oxígeno en todo momento.

Ya sean aerobios o anaerobios, diferentes especies procariontes adquieren energía a partir de una sorprendente diversidad de fuentes. Algunas especies de bacterias usan fotosíntesis para capturar energía directamente de la luz solar (**FIG. 20-6**). Como las plantas verdes, las bacterias fotosintéticas tienen clorofila. La mayoría de las especies produce oxígeno como subproducto de la fotosíntesis; la tan abundante bacteria fotosintética marina *Prochlorococcus* produce alrededor de 20% de todo el oxígeno gaseoso en la atmósfera. Sin embargo, no todas las bacterias fotosintéticas producen oxígeno. Algunas, conocidas como bacterias sulfurosas, usan ácido sulfhídrico (H_2S) en lugar de agua (H_2O) en la fotosíntesis, lo que libera azufre en lugar de oxígeno. No se conoce ninguna arquea fotosintética.

Los procariontes no fotosintéticos extraen energía de un amplio conjunto de sustancias. Los procariontes subsisten no sólo de azúcares, carbohidratos, grasas y proteínas que las personas en general consideran como alimentos, sino también de compuestos que son incomibles o incluso venenosos para los seres humanos, incluidos petróleo, metano y solventes como el benceno y el tolueno. Algunos procariontes incluso pueden metabolizar moléculas inorgánicas, incluidos hidrógeno, azufre, amoníaco e hierro. Esta capacidad es una de las razones por las que los procariontes pueden vivir en hábitats donde la luz solar está ausente y escasean las moléculas orgánicas. Por ejemplo, una especie bacteriana que vive profundo en el subsuelo metaboliza el hidrógeno que se produce cuando la radiación del uranio radiactivo rompe moléculas de agua.

Los procariontes se reproducen mediante fisión

La mayoría de los procariontes se reproduce asexualmente mediante **fisión procarionte** (también llamada fisión binaria), una forma de división celular que es mucho más simple que



¿El ecosistema de tu cuerpo es saludable?

A los microbiólogos les gusta decir: “tú naces 100% humano, pero mueres 90% microbiano”. Un feto humano en el útero es más o menos estéril, pero conforme pasa por el canal de parto para nacer, recoge algunas de las bacterias que viven ahí, y más se transfieren desde las primeras manos que tocan al bebé. A partir de este punto, los microbios se acumulan de manera constante, adquiridos del ambiente, los alimentos y de otros seres humanos. Para cuando el niño tiene tres años de edad, su cuerpo es hogar de todo un ecosistema de microorganismos. Este “microbioma” incluye cientos de especies diferentes, que viven en gran cantidad en la nariz y la boca, en el cuero cabelludo, en el sistema urogenital, en los intestinos y en casi cada superficie de piel. En total, el microbioma de una persona típica incluye alrededor de 100 billones de células microbianas, casi 10 células microbianas por cada célula humana.

Se ha vuelto cada vez más evidente para médicos e investigadores que los habitantes del microbioma no son meros paseantes, sino que tienen un importante papel en la salud humana. Aunque algunos de los beneficios proporcionados por los compañeros microbianos están bien entendidos, como la producción de nutrientes esenciales por parte de las bacterias intestinales, la mayoría de los detalles acerca de cómo el microbioma contribuye a la salud son más misteriosos. Sin embargo, gran parte de la evidencia sugiere que su contribución es importante. Por ejemplo, los investigadores han mostrado que, en infantes con enterocolitis necrosante, una enfermedad intestinal con frecuencia letal, la composición de la comunidad de microbios en los intestinos es diferente de la presente en los bebés sanos. Microbiomas igual de aberrantes en el sistema digestivo se han encontrado en adultos con trastornos intestinales, e incluso en personas con trastornos no relacionados de manera directa con la digestión, como diabetes y enfermedades autoinmunes. Dichos hallazgos condujeron a la hipótesis de que, puesto que el microbioma de una persona, como un arrecife de coral o un bosque lluvioso tropical, es un ecosistema diverso caracterizado por complejas interacciones entre especies, y las perturbaciones de este ecosistema comprometen la capacidad del ecosistema microbiano para realizar funciones esenciales para la salud humana. Sin embargo, los científicos todavía no pueden decir con certeza si los microbiomas perturbados de los individuos enfermos son una causa o una consecuencia de la enfermedad.

La confirmación del posible papel del microbioma para mantener la salud depende del aumento en el conocimiento de su composición y características. Por tal razón, un gran esfuerzo de investigación en marcha se dirige a identificar y caracterizar todas las especies microbianas que componen el microbioma, y a identificar con exactitud cómo los microbiomas difieren entre distintas personas. La tarea es desafiante, porque la forma tradicional de identificar una especie procarionte, al hacerla crecer en un plato de cultivo en el laboratorio, no es efectiva para las muchas especies que no pueden cultivarse con facilidad. Ahora los científicos se centran en el enfoque alternativo de tomar una muestra de un microbioma completo y secuenciar todo el ADN presente en el mismo. Algunos de los resultados iniciales de este abordaje son asombrosos. Por ejemplo, muestras tomadas de 18 diferentes ubicaciones en la piel y en las vías aéreas, bocas, vaginas y sistemas digestivos de 242 personas produjeron un total de más o menos 10 mil especies microbianas y 8 millones de genes diferentes, casi 350 veces más genes que los presentes en el genoma humano. Mayor estudio de estos genes microbianos puede revelar sus funciones y cómo contribuyen a sus huéspedes humanos.



▲ **FIGURA E20-1** Heces trasplantadas podrían curar intestinos enfermos Al restaurar un ecosistema microbiano saludable en el receptor, los trasplantes fecales pueden tratar intestinos infectados y acaso también diabetes, obesidad y otros trastornos.

Mientras tanto, algunos médicos continúan con tratamientos diseñados para restaurar la salud ecológica a los microbiomas de personas enfermas. Por ejemplo, algunos médicos comenzaron a usar trasplantes fecales para tratar pacientes con infecciones intestinales severas (**FIG. E20-1**). En este tratamiento, una pequeña cantidad de heces de un donador sano se trasplanta en el intestino de la persona enferma, con la esperanza de que la comunidad microbiana trasplantada se establecerá y difundirá, lo que desplazará los microbios dañinos responsables de la infección. Los médicos que usan ese tratamiento reportan tasas de éxito muy elevadas, mucho más altas que las usuales de los tratamientos con antibióticos, que han mostrado devastación del microbioma intestinal. Estos reportes alientan a las agencias fondeadoras en algunos países a superar el factor asco y fondear ensayos clínicos a gran escala del tratamiento con trasplante fecal.

EVALÚA LO SIGUIENTE Como parte de un estudio acerca de la relación entre enfermedad intestinal inflamatoria y el microbioma, los investigadores analizaron muestras de los sistemas digestivos de 20 conjuntos de gemelos idénticos en los cuales un gemelo tenía la enfermedad y el otro no la tenía. Los investigadores pudieron determinar la diversidad microbiana en cada muestra. ¿Esperas que las muestras del grupo sano diferirán de las del grupo enfermo? Si es así, ¿en qué forma? ¿Por qué? ¿Por qué los investigadores usan gemelos en este estudio?



▲ **FIGURA 20-7 Reproducción en procariontes** Las células procariontes se reproducen mediante fisión procarionte. En esta micrografía electrónica coloreada se divide una *Escherichia coli*, habitante normal del intestino humano.

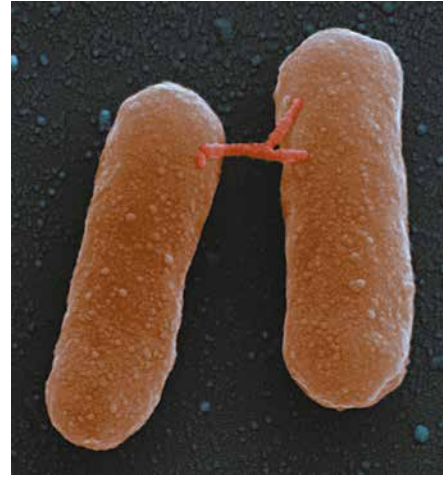
PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cuál es la principal ventaja de la fisión procarionte, comparada con la reproducción sexual?

la división celular mitótica (consulta el Capítulo 9 para una descripción detallada de la fisión procarionte). La fisión procarionte produce copias genéticamente idénticas, estructuralmente diferentes de la célula original (FIG. 20-7). Bajo condiciones ideales, algunas células procariontes pueden dividirse alrededor de una vez cada 20 minutos, lo que en potencia da lugar a miles de trillones (10^{21}) de descendientes en un solo día.

La reproducción rápida permite a las poblaciones bacterianas evolucionar con rapidez. Recuerda que muchas mutaciones, la fuente de variabilidad genética, son resultado de errores en la replicación de ADN durante la división celular. Por ende, la división celular repetida y rápida de procariontes proporciona grandes oportunidades de que surjan nuevas mutaciones y también permite que las mutaciones mejoren la supervivencia al difundirse con rapidez.

Los procariontes pueden intercambiar material genético sin reproducirse

Aunque la reproducción procarionte por lo general es asexual y no involucra recombinación genética, algunas bacterias y arqueas intercambian material genético. En estas especies, el ADN se transfiere de un donador a un receptor en un proceso llamado **conjugación**. Las membranas plasmáticas de dos procariontes conjugándose se fusionan de manera temporal para formar un puente citoplasmático a través del cual viaja el ADN. En las bacterias, las células donadoras (generalmente contienen plásmido F) pueden usar extensiones especializadas llamadas *pili sexuales* que se unen a una célula receptora, y la acercan para permitir la conjugación (FIG. 20-8). La conjugación produce nuevas combinaciones genéticas que pueden permitir a la bacteria resultante sobrevivir bajo mayor variedad de condiciones. En algunos casos puede intercambiarse material genético incluso entre individuos de diferentes especies. Mucho del ADN transferido durante la conjugación está contenido dentro de una estructura llamada **plásmido**, una pequeña molécula circular de ADN extracromosómico con replicación independiente.



▲ **FIGURA 20-8 Conjugación: “apareamiento” procarionte** Durante la conjugación, un procarionte actúa como donador y transfiere ADN al receptor. En esta micrografía, dos *Escherichia coli* se conectan mediante un pelo sexual. El pelo sexual se retraerá y acercará a la bacteria receptora hacia la bacteria donadora.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir el rango de ambientes habitados por los procariontes y la variedad de métodos mediante los cuales adquieren energía?
- describir las adaptaciones que ayudan a proteger a los procariontes de amenazas ambientales?
- explicar cómo se reproducen los procariontes e intercambian material genético?

20.3 ¿CÓMO LOS PROCARIONTES AFECTAN A LOS SERES HUMANOS Y A OTROS ORGANISMOS?

Aunque son invisibles para los seres humanos, los procariontes tienen un papel crucial en la vida sobre la Tierra. Plantas y animales (incluidos los seres humanos) dependen por completo de los procariontes. Éstos ayudan a plantas y animales a obtener nutrientes vitales y a descomponer y reciclar desechos y organismos muertos. Los seres humanos no podrían sobrevivir sin los procariontes, pero su impacto sobre ellos no siempre es benéfico. Algunas de las enfermedades más letales de la humanidad surgieron a partir de microbios.

Los procariontes tienen un importante papel en la nutrición animal

Muchos organismos eucariontes dependen de asociaciones estrechas con procariontes. Por ejemplo, la mayoría de los animales que comen hojas (incluidos vacunos, conejos, koalas y ciervos) no pueden digerir celulosa, el principal componente de las paredes celulares vegetales. En vez de ello, estos animales dependen de ciertas bacterias que tienen la capacidad de descomponer celulosa. Estas bacterias viven en los sistemas digestivos de los animales,



(a) Nódulos en raíces



(b) Bacterias fijadoras de nitrógeno dentro de los nódulos

▲ **FIGURA 20-9 Bacterias fijadoras de nitrógeno en nódulos de raíces** (a) Cámaras especiales llamadas nódulos en las raíces de una leguminosa proporcionan un ambiente protegido para las bacterias fijadoras de nitrógeno. (b) Esta micrografía electrónica de barrido muestra las bacterias fijadoras de nitrógeno en el interior de células dentro de los nódulos.

PENSAMIENTO CRÍTICO Si todos los procariontes fijadores de nitrógeno de la Tierra murieran de manera súbita, ¿qué ocurriría con la concentración de gas nitrógeno en la atmósfera?

donde liberan nutrientes del tejido vegetal que los animales no pueden digerir por sí mismos. Sin tales bacterias, los animales comedores de hojas no podrían sobrevivir.

Los procariontes también tienen importantes efectos sobre la nutrición humana. Muchos alimentos, incluidos queso, yogurt y chucrut, se producen por la acción de bacterias. Los procariontes también habitan tus intestinos. Ahí se alimentan con alimentos sin digerir, y algunos sintetizan nutrientes como vitamina K y vitamina B₁₂, que absorbe el cuerpo humano. De hecho, la buena salud y nutrición dependen de los procariontes en tu sistema digestivo; no podrías crecer sano sin ellos.

Los procariontes capturan el nitrógeno que necesitan las plantas

Los seres humanos no podrían vivir sin plantas, y éstas dependen por completo de las bacterias. En particular, las plantas son incapaces de capturar nitrógeno a partir del depósito más abundante de dicho elemento: la atmósfera. Las plantas necesitan nitrógeno para crecer. Para adquirirlo, dependen de **bacterias fijadoras de nitrógeno**, que viven tanto en el suelo como en nódulos especializados, que son pequeños bultos redondos en las raíces de leguminosas (un grupo de plantas que incluyen alfalfa, soja, altramuza y trébol; **FIG. 20-9**). Las bacterias fijadoras de nitrógeno capturan nitrógeno gaseoso (N₂) del aire atrapado en el suelo y lo combinan con hidrógeno para producir amoníaco (NH₄⁺), un nutriente que contiene nitrógeno que las plantas pueden usar directamente.

Los procariontes son los recicladores de la naturaleza

Los procariontes tienen un papel crucial en el reciclamiento de desechos. Muchos procariontes obtienen energía al descomponer moléculas orgánicas complejas (moléculas que contienen carbono e hidrógeno). Dichos procariontes encuentran una fuente abundante de moléculas orgánicas en los productos de desecho y los

cuerpos muertos de plantas y animales. Al consumir y por tanto descomponer dichos desechos, los procariontes evitan que los desechos se acumulen en el ambiente. Además, la descomposición por parte de los procariontes libera los nutrientes contenidos en los desechos. Una vez liberados, los nutrientes quedan disponibles para su reutilización por parte de otros organismos vivos.

Los procariontes realizan su función de reciclado siempre que encuentran materia orgánica. Son importantes descomponedores en lagos y ríos, en los océanos, y en el suelo y agua subterránea de bosques, pastizales, desiertos y otros ambientes terrestres. El reciclamiento de nutrientes por parte de los procariontes y otros descomponedores proporciona los materiales brutos necesarios para la continuación de la vida sobre la Tierra.

Los procariontes pueden limpiar la contaminación

Muchos de los contaminantes que se producen como subproductos de la actividad humana son compuestos orgánicos. Como tales, esos contaminantes pueden funcionar potencialmente como alimento para arqueas y bacterias. Casi todo lo que los seres humanos pueden sintetizar (incluidos detergentes, muchos pesticidas tóxicos y químicos industriales dañinos como benceno y tolueno) pueden descomponerlo algunos procariontes.

Los procariontes pueden incluso descomponer el petróleo. Poco después de que el buque cisterna *Exxon Valdez* derramara más de 41.5 millones de litros de petróleo crudo en Prince William Sound, Alaska, en 1989, los investigadores rociaron las playas empapadas con petróleo con un fertilizante que alentaba el crecimiento de poblaciones naturales de bacterias comedoras de petróleo. En pocos días, los depósitos de petróleo en dichas playas se redujeron de manera notable comparadas con las áreas no rociadas. Sin embargo, las bacterias comedoras de petróleo tienen un efecto mucho más lento sobre los más de 750 millones de litros de petróleo liberados en el Golfo de México durante la explosión en 2010 del pozo *Deep Water Horizon*. El petróleo

proveniente de la explosión se liberó en aguas profundas donde la temperatura es fría y el metabolismo procarionte es lento. Además, no es práctico alentar el crecimiento bacteriano mediante la fertilización de la gran área sobre la cual se dispersó el petróleo.

La práctica de manipular las condiciones para estimular la descomposición de contaminantes mediante organismos vivientes se conoce como **biorremediación**. El mejoramiento de los métodos de biorremediación podría aumentar de manera dramática la capacidad para limpiar sitios de desechos tóxicos y aguas subterráneas contaminadas. En consecuencia, gran cantidad de investigación actual se dedica a la identificación de especies procariontes que sean en especial efectivas para la biorremediación y el descubrimiento de métodos prácticos para manipular estos organismos para mejorar su utilidad.

Algunas bacterias representan una amenaza para la salud humana

A pesar de los beneficios que ofrecen algunas bacterias, los hábitos alimenticios de algunas de ellas amenazan la salud y el bienestar de los seres humanos. Estas bacterias patógenas (productoras de enfermedades) sintetizan sustancias tóxicas que causan síntomas de enfermedad. Hasta ahora no se han identificado arqueas patógenas.

Algunas bacterias anaerobias producen venenos peligrosos

Algunas bacterias producen toxinas que atacan el sistema nervioso. Una de tales toxinas la produce *Clostridium tetani*, la bacteria que causa tétanos, una enfermedad a veces letal cuyos síntomas incluyen dolorosa contracción incontrolada de los músculos del cuerpo. *C. tetani* son bacterias anaerobias que sobreviven como esporas hasta que se introducen en un ambiente favorable libre de oxígeno. Una cortada profunda podría permitir que la bacteria del tétanos entre en el cuerpo humano y llegue a un lugar donde estaría protegida del contacto con el oxígeno. Conforme se multiplique, la bacteria liberará su toxina en el torrente sanguíneo del cuerpo.

Otra especie de *Clostridium* anaeróbico que produce una peligrosa neurotoxina es *Clostridium botulinum*. *C. botulinum* está presente de manera natural en el suelo, pero también puede florecer en un contenedor sellado de alimento enlatado que se haya esterilizado en forma incompleta. El *C. botulinum* transportado en alimentos es peligroso porque la toxina botulínica está entre las sustancias más tóxicas conocidas; un solo gramo es suficiente para matar 15 millones de personas.

Los seres humanos combaten las enfermedades bacterianas viejas y nuevas

Las enfermedades bacterianas han tenido un impacto significativo en la historia humana. Tal vez el ejemplo más infame es la peste bubónica, o “Muerte Negra”, que mató a 100 millones de personas a mediados del siglo XIV. En muchas partes del mundo murió un tercio o más de la población. La peste es causada por la bacteria enormemente infecciosa *Yersinia pestis*, dispersada por las pulgas que se alimentan de ratas infectadas y luego se mueven hacia huéspedes humanos. Aunque la peste bubónica no ha resurgido como una epidemia a gran escala, alrededor de 2 mil a 3 mil personas en el mundo se diagnostican con la enfermedad cada año.

Algunos patógenos bacterianos parecen surgir de manera súbita. La enfermedad de Lyme, por ejemplo, era desconocida hasta 1975, pero ahora se diagnostica en alrededor de 30 mil personas al año en Estados Unidos. Esta enfermedad, llamada en honor de

la ciudad de Old Lyme, Connecticut, donde se describió por primera vez, es causada por la bacteria con forma de sacacorchos *Borrelia burgdorferi* (véase la Fig. 20-1c). La bacteria la transportan garrapatas de ciervo, que la transmiten a los seres humanos que muerden. Al principio, los síntomas (calosfríos, fiebre y dolor corporal) parecen los de la influenza. Si no se trata, semanas o meses después la víctima puede experimentar sarpullidos, episodios de artritis, y en algunos casos anomalías del corazón y el sistema nervioso.

Quizá los patógenos más frustrantes sean aquellos que regresan a cazar mucho después de que los seres humanos creían que los tenían bajo control. Dos enfermedades bacterianas de transmisión sexual, gonorrea y sífilis, han alcanzado proporciones epidémicas alrededor del mundo. El cólera, una enfermedad bacteriana transmitida en el agua, que florece cuando aguas negras contaminan agua potable o áreas pesqueras, está bajo control en los países desarrollados, pero sigue siendo un gran asesino en las partes más pobres del mundo.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo los procariontes afectan la nutrición animal y vegetal?
- explicar el papel de los procariontes en el reciclamiento de nutrimentos?
- describir cómo los procariontes ayudan a limpiar la contaminación?
- describir algunas de las bacterias patógenas que amenazan la salud humana?

ESTUDIO DE CASO

CONTINUACIÓN

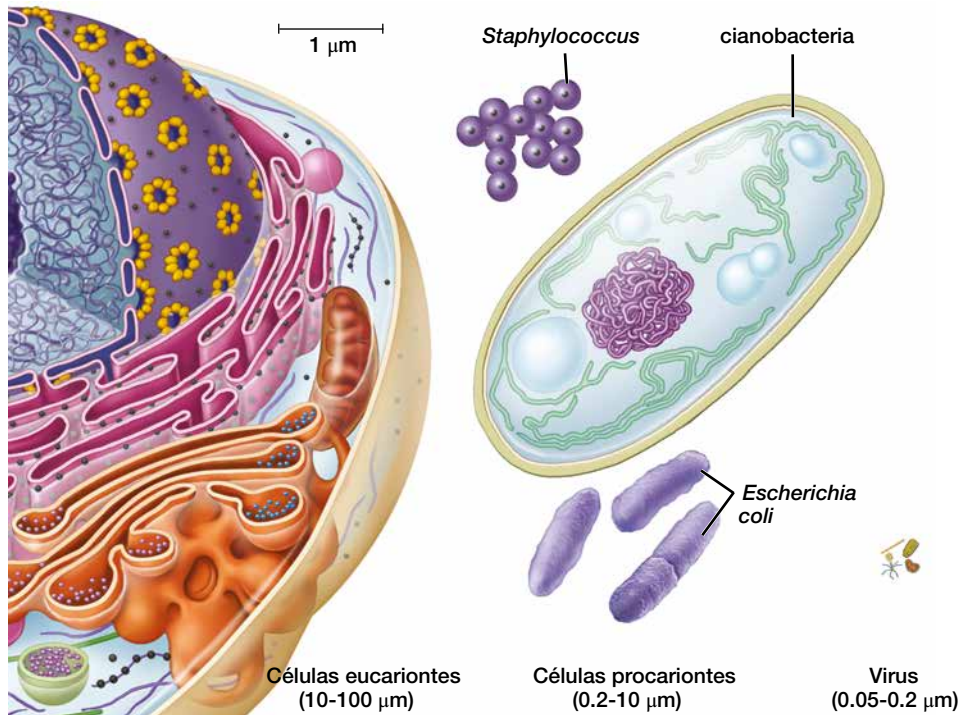
Invitados a cenar no bienvenidos

Muchas de las bacterias responsables de las enfermedades transmitidas por los alimentos causan su daño al producir toxinas. Por ejemplo, distintas poblaciones de la especie bacteriana *Escherichia coli* pueden diferir a nivel genético, y algunas de esas diferencias pueden transformar a este habitante, en general inocuo del sistema digestivo humano, en un patógeno productor de toxinas. Si alguna de estas cepas tóxicas, como las designadas O157:H7 y O104:H4, llegan al sistema digestivo humano, las bacterias se unen con firmeza a la pared del intestino y comienzan a liberar una toxina llamada shiga. La toxina shiga causa sangrado intestinal que resulta en dolorosos cólicos y diarrea sanguinolenta. La toxina también puede dañar otros órganos; las víctimas de O157:H7 y O104:H4 con frecuencia desarrollan síndrome urémico hemolítico, una condición peligrosa caracterizada por falla renal y pérdida de eritrocitos.

Las bacterias son responsables de la mayoría de las enfermedades transmitidas por alimentos. Pero, además de las bacterias, ¿cuáles otros agentes infecciosos pueden causar estragos en el cuerpo humano?

20.4 ¿QUÉ SON LOS VIRUS, VIROIDES Y PRIONES?

Aunque este capítulo está dedicado sobre todo a un panorama de los dominios procariontes, también se revisan los *virus*, *viroides* y *priones*, que no son organismos pero tienen significativos efectos sobre los organismos.



◀ **FIGURA 20-10 Los tamaños de microorganismos** Tamaños relativos de células eucariotas, células procariotas y virus (1 µm = 1/1 000 milímetros).

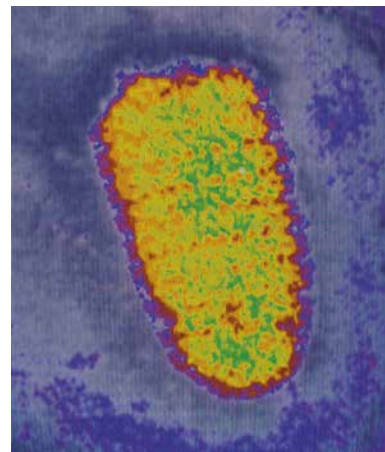
Los virus son partículas no vivientes

Aunque los **virus** por lo general se encuentran en estrecha asociación con los organismos vivos, la mayoría de los biólogos no consideran a los virus como vivos porque carecen de muchos de los rasgos que caracterizan a la vida. Por ejemplo, no son células, ni están compuestos de células. Más aún, no pueden, por cuenta propia, lograr las tareas básicas que realizan las células vivientes. Los virus no tienen ribosomas sobre los cuales elaborar proteínas ni citoplasma ni capacidad para sintetizar moléculas orgánicas ni capacidad para extraer y usar la energía almacenada en tales moléculas. No poseen membranas propias y no pueden crecer o reproducirse por cuenta propia. La simplicidad de los virus parece colocarlos fuera del reino de las cosas vivientes. Sin embargo, pueden evolucionar.

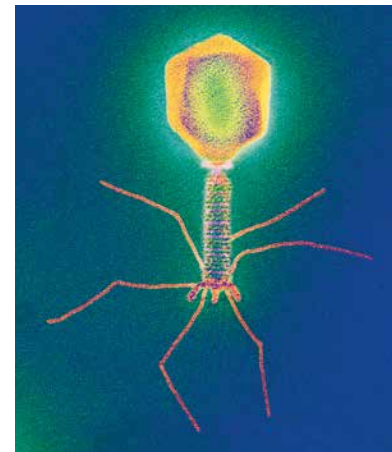
Un virus consta de una molécula de ADN o ARN rodeada por un recubrimiento proteínico

Los virus son pequeños; la mayoría son mucho más pequeños que incluso la más pequeña célula procariota (**FIG. 20-10**). Las partículas virales son tan pequeñas (0.05-0.2 micrómetros de diámetro) que sólo pueden verse bajo la enorme amplificación de un microscopio electrónico. Bajo tal amplificación, uno puede ver que los virus asumen gran variedad de formas (**FIG. 20-11**).

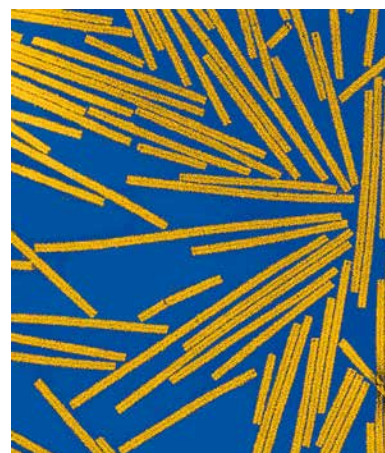
Los virus constan de dos partes principales: una molécula de material hereditario y un recubrimiento de proteína que rodea la molécula. Dependiendo del tipo de virus, la molécula hereditaria puede ser o ADN o ARN, y puede tener una sola cadena o doble



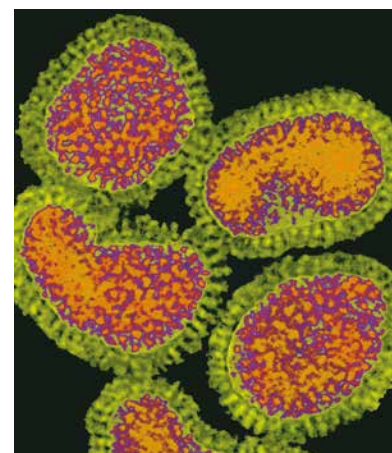
(a) Virus de la rabia



(b) Bacteriófago

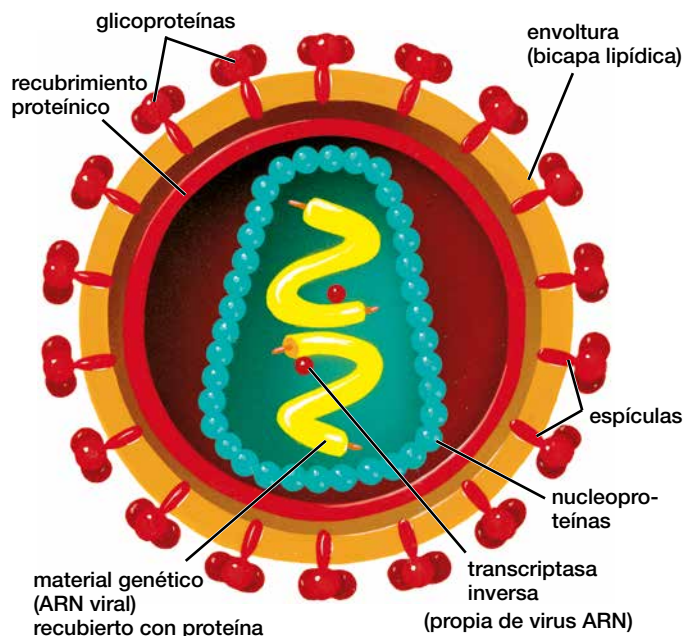


(c) Virus de mosaico del tabaco



(d) Virus de la influenza

▶ **FIGURA 20-11 Los virus vienen en varias formas** La forma viral está determinada por la naturaleza del recubrimiento proteínico del virus.



▲ **FIGURA 20-12 Estructura y replicación virales** Sección transversal de VIH, el virus que causa sida. Este virus está entre los que tienen una envoltura exterior formada a partir de la membrana plasmática de la célula huésped. Las puntas elaboradas con glicoproteína (proteína y carbohidrato) se proyectan desde la envoltura y ayudan al virus a unirse a su célula huésped. En el interior, un recubrimiento proteínico rodea el material genético y las moléculas de transcriptasa inversa, una enzima que cataliza la transcripción del ADN a partir del molde de ARN viral después de que el virus entra a una célula huésped.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué los virus son incapaces de replicarse afuera de una célula huésped?

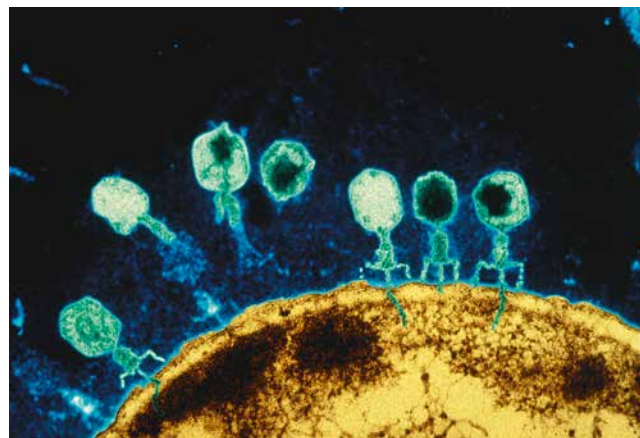
cadena, lineal o circular. El recubrimiento proteínico puede estar rodeado por una envoltura formada a partir de la membrana plasmática de la célula huésped (**FIG. 20-12**).

Los virus requieren un huésped para reproducirse

Un virus sólo puede reproducirse dentro de una célula **huésped**—la célula que el virus infecta—. La reproducción viral comienza cuando un virus penetra una célula huésped. Después de que el virus entra a la célula huésped, el material genético viral toma el control. La célula huésped secuestrada entonces usa las instrucciones codificadas en los genes virales para producir los componentes de nuevos virus. Las piezas se ensamblan con rapidez, y un ejército de nuevos virus surge para invadir y conquistar células vecinas (véase el “Con más detalle: Replicación de virus” en la página 364).

Los virus son específicos de huésped

Cada tipo de virus está especializado para atacar una célula huésped específica. Hasta donde se sabe, ningún organismo en alguno de los tres dominios de la vida es inmune a todos los virus. Los virus que infectan arqueas o bacterias con frecuencia se llaman **bacteriófagos**, que en ocasiones se abrevian como *fagos* (**FIG. 20-13**). Los fagos pronto pueden volverse importantes para tratar



▲ **FIGURA 20-13 Algunos virus infectan bacterias** En esta micrografía electrónica se ven bacteriófagos atacar una bacteria. Hay inyectado su material genético en el interior, lo que deja sus recubrimientos proteínicos pegándose a la pared celular bacteriana.

PENSAMIENTO CRÍTICO Los biotecnólogos con frecuencia usan virus para transferir genes desde las células de una especie hasta las células de otra. ¿Cuáles propiedades de los virus los hacen útiles para este propósito?

enfermedades causadas por bacterias, porque muchas bacterias patógenas se han vuelto cada vez más resistentes a los antibióticos. Los tratamientos basados en fagos también podían sacar ventaja de la especificidad de los virus y atacar sólo las bacterias diana y no las otras múltiples bacterias inocuas o benéficas en el cuerpo.

En los organismos multicelulares, como plantas y animales, diferentes virus se especializan para atacar tipos de células particulares. Los virus responsables del resfriado común, por ejemplo, atacan las membranas del sistema respiratorio, y el virus de la rabia ataca células nerviosas. Un tipo de virus de herpes se especializa en las membranas mucosas de boca y labios, y produce “fuegos labiales”; un segundo tipo produce úlceras similares en o cerca de los genitales. Los virus de herpes toman residencia permanente en el cuerpo y se manifiestan de manera periódica (por lo general durante momentos de estrés) como úlceras infecciosas. La devastadora enfermedad sida (síndrome de inmunodeficiencia adquirida), que paraliza el sistema inmunológico del cuerpo, es causada por un virus que ataca un tipo específico de leucocito que controla la respuesta inmunitaria del cuerpo. Los virus también causan algunos tipos de cáncer, como la leucemia de célula T (un cáncer de los leucocitos), cáncer de hígado y cáncer cervical.

Las infecciones virales son difíciles de tratar

Debido a que los virus dependen de la maquinaria celular de sus huéspedes, las enfermedades que causan son difíciles de tratar. Los antibióticos que con frecuencia son efectivos contra las infecciones bacterianas son inútiles contra los virus, y los agentes antivirales pueden destruir tanto células huésped como virus. A pesar de la dificultad de atacar los virus conforme se “escondan” dentro de las células, se han desarrollado algunos medicamentos antivirales. Muchos de estos medicamentos destruyen o bloquean la función de las enzimas que el virus diana requiere para su replicación.

CON MÁS DETALLE | Replicación de virus

Los virus se multiplican, o replican, usando su propio material genético, el cual, dependiendo del virus, consta de ARN o ADN de una sola cadena o de cadena doble. Este material sirve como un plano para que las proteínas virales y el material genético requerido elaboren nuevos virus. En la replicación también pueden participar enzimas virales, pero el proceso global depende de la maquinaria bioquímica de la célula huésped. Los virus no pueden replicarse afuera de las células vivientes.

El proceso de replicación viral varía de manera considerable entre los diferentes tipos de virus, pero la mayoría de los modos de replicación son variaciones de una secuencia general de eventos:

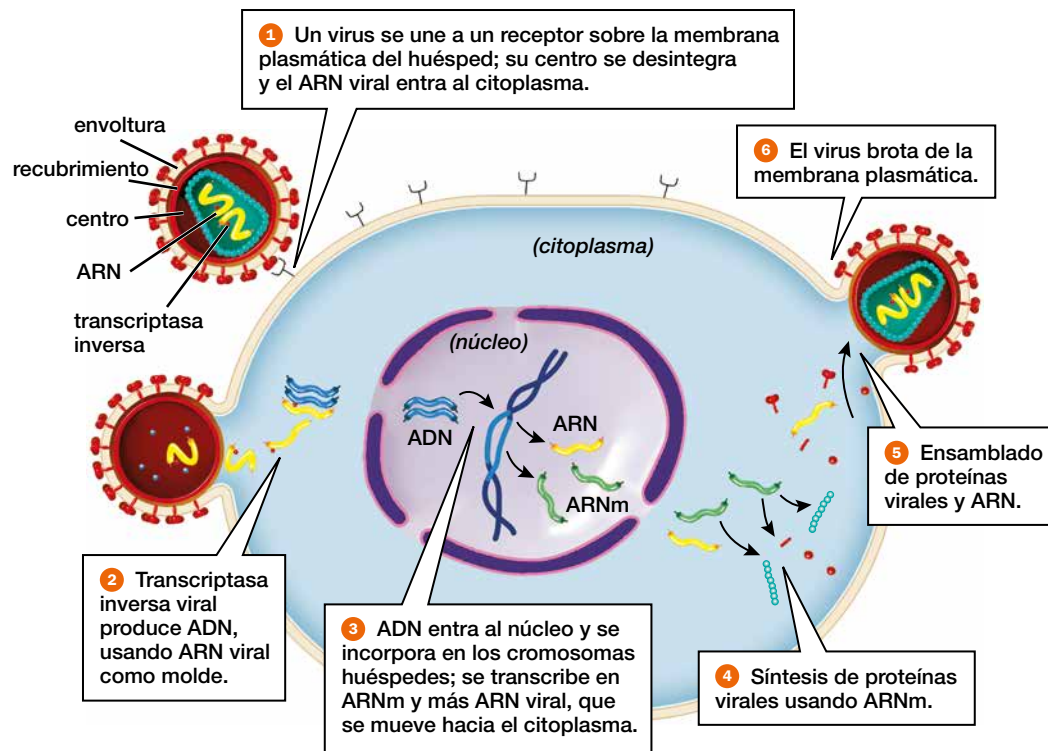
- **Penetración** Para replicarse, un virus debe entrar a una célula huésped. Algunos virus

son engullidos por una célula huésped (endocitosis) después de enlazarse a receptores sobre la membrana plasmática de la célula que estimula la endocitosis. Otros virus están recubiertos con una envoltura que puede fusionarse con la membrana del huésped. Entonces el material genético viral se libera en el citoplasma.

- **Síntesis** Los virus redirigen la maquinaria de síntesis de proteínas de la célula huésped para producir muchas copias de las proteínas virales, y el material genético viral se replica muchas veces. La transcripción del genoma viral al ARN mensajero usa nucleótidos de la célula huésped, y la síntesis de proteínas usa los ribosomas, ARN de transferencia y aminoácidos de la célula huésped.

- **Ensamblado** El material genético viral y las enzimas son rodeadas por su recubrimiento proteínico.
- **Liberación** Los virus surgen de la célula huésped mediante “brote” desde la membrana plasmática o con la explosión de la célula.

La **FIGURA E20-2** muestra el ciclo de vida del virus de inmunodeficiencia humana (VIH), el retrovirus que causa sida. Los *retrovirus* se llaman así porque un paso clave en su replicación usa ARN de una sola cadena como molde para elaborar ADN de doble cadena, un proceso que invierte la ruta normal desde ADN hacia ARN. Los retrovirus logran esta transcripción inversa usando una enzima viral llamada *transcriptasa inversa*.



▲ **FIGURA E20-2** Cómo se replican los virus El retrovirus VIH invade un eritrocito.

Por desgracia, los beneficios de la mayoría de los medicamentos antivirales son limitados porque muchos virus con rapidez evolucionan resistencia a los medicamentos. Las tasas de mutación pueden ser muy altas en los virus, en parte porque muchos de ellos carecen de mecanismos para corregir errores que ocurren durante la replicación del material genético. Por tanto, cuando

una población de virus está bajo ataque por un medicamento antiviral, con frecuencia surgirá una mutación que confiere resistencia al medicamento. Los virus resistentes prosperan y replican en grandes cantidades, y con el tiempo se dispersan hacia nuevos huéspedes humanos. Al final, los virus resistentes predominan y el anterior medicamento antiviral útil se vuelve ineficaz.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Invitados a cenar no bienvenidos

Algunas enfermedades transmitidas por alimentos son causadas por virus. Por ejemplo, el virus que causa hepatitis A con frecuencia se transmite en alimentos, por lo general cuando al alimento lo manipula una persona infectada que no ha tenido cuidado para lavarse las manos. Algunas personas infectadas con hepatitis A no muestran síntomas, pero muchas experimentan síntomas parecidos a la influenza acompañados con ictericia (piel amarillenta). Aunque pueden surgir complicaciones adicionales, la mayoría de las víctimas se recuperan en pocos meses. La hepatitis A es una de las pocas enfermedades alimentarias para las cuales existe una vacuna.

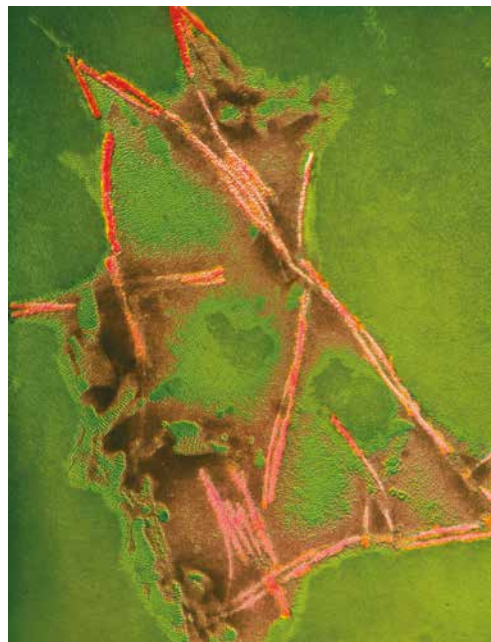
Algunas enfermedades vegetales son causadas por agentes infecciosos incluso más simples que los virus

Los **viroides** son partículas infecciosas que carecen de recubrimiento proteínico y constan de nada más que cadenas circulares cortas de ARN. A pesar de su simplicidad, los viroides son capaces de entrar al núcleo de una célula huésped y dirigir la síntesis de nuevos viroides. Alrededor de una docena de enfermedades de los cultivos, incluidas la del pepino pálido, las manchas de aguacate y el tubérculo ahusado de la patata, son causadas por viroides. No se conoce algún viroide que infecte animales.

Algunas moléculas de proteína son infecciosas

Agentes infecciosos simples conocidos como *priones* atacan sistemas nerviosos mamíferos. En la década de 1950, médicos que estudiaban a los fore, una tribu de Nueva Guinea, quedaron extrañados al observar numerosos casos de una letal enfermedad degenerativa del sistema nervioso, que los fore llamaban kuru. Los síntomas de kuru (pérdida de coordinación, demencia y, por último, la muerte) eran similares a los de la rara pero más difundida enfermedad de Crutzfeldt-Jakob en seres humanos, y de tembladera y encefalopatía espongiforme bovina en ganado doméstico (véase el “Caso de estudio: Proteínas desconcertantes”, en el Capítulo 3). Cada una de estas enfermedades en general resulta en tejido cerebral que es esponjoso: lleno de hoyos. Los investigadores en Nueva Guinea con el tiempo determinaron que kuru se transmitía por canibalismo ritual; los miembros de los fore honraban a sus muertos consumiendo sus cerebros. Desde entonces se detuvo esta práctica, y el kuru casi ha desaparecido. Es claro que el kuru era causado por un agente infeccioso transmitido por tejido cerebral infectado, ¿pero cuál era este agente?

En 1982, el neurólogo Stanley Prusiner publicó evidencia de que la “tembladera” (y, por extensión, kuru, la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob, y muchas otras afecciones similares) es causada por un agente infeccioso que consta sólo de proteína. Esta idea pareció disparatada en la época, porque la mayoría de los científicos consideraba que los agentes infecciosos debían contener material genético como ADN o ARN para replicarse. Pero



▲ **FIGURA 20-14 Priones: proteínas desconcertantes** Sección del cerebro de una vaca infectada con encefalopatía espongiforme bovina que contiene grupos fibrosos de proteínas prion.

Prusiner y sus colaboradores pudieron aislar al agente infeccioso a partir de hámsteres infectados con tembladera y demostraron que no contenía ácidos nucleicos. Los investigadores llamaron **priones** (FIG. 20-14) a estas proteínas infecciosas.

¿Cómo una proteína puede replicarse a sí misma y ser infecciosa? Investigación realizada durante las décadas posteriores al descubrimiento de Prusiner ha mostrado que los priones son versiones mal plegadas de una proteína común llamada PrP. Ésta se encuentra en las membranas de neuronas y se requiere para el funcionamiento neuronal normal. En ocasiones, copias de la molécula PrP se pliegan en la forma equivocada y por tanto se transforman en priones infecciosos. Si las moléculas de proteína prion mal plegada se introducen en un mamífero sano, pueden inducir que otras copias normales de la molécula PrP se transformen en priones, que a su vez inducen todavía otras conversiones de PrP normal a la versión prion. Con el tiempo, esta reacción en cadena conduce a una concentración de priones tan alta como para causar daño y degeneración de las células nerviosas. Dentro de las características propias de una proteína prionica se encuentra que contienen mayor cantidad de láminas beta en su estructura y no son sensibles a proteasas. ¿Por qué una ligera alteración de una proteína en general benigna se convierte en un peligroso asesino de células? Nadie lo sabe.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir la estructura y las características de virus, viroides y priones?
- describir los efectos que pueden tener sobre los organismos huéspedes?

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Invitados a cenar no bienvenidos

¿Cómo entran las bacterias dañinas a los alimentos? Muchas enfermedades transmitidas por los alimentos resultan del consumo de carne contaminada. Los sistemas intestinales de casi un tercio del ganado vacuno en Estados Unidos portan bacterias que son dañinas para los seres humanos, y estas bacterias pueden transmitirse a los seres humanos cuando un empacador de carne por accidente muele algunas vísceras en las hamburguesas. De igual manera, heces de pollo pueden salpicar los huevos, lo que monta el escenario para que bacterias dañinas entren a los huevos a través de pequeñas cuarteaduras o cuando el consumidor rompe el huevo y su contenido toca el cascarón. Productos como lechuga, espinacas, jitomates y melones también pueden contaminarse si los campos agrícolas están expuestos a heces animales, que pueden depositar ciervos o animales domésticos o llevarse desde ranchos y unidades de engorde cercanas, ya sea en el polvo o por deslizamientos. Los ambientes cálidos y húmedos donde se cultivan los brotes proporcionan excelentes condiciones de crecimiento para cualquier bacteria dañina que pueda presentarse en las semillas de donde se produjeron los brotes.

¿Cómo puedes protegerte de las bacterias que comparten tu suministro alimenticio? Fácil: limpia, cocina y congela. La limpieza ayuda a evitar la dispersión de patógenos. Lava tus manos antes de preparar los alimentos, y lava todos los utensilios y tablas de corte después de preparar cada alimento. La cocción completa es la mejor forma de garantizar que muere cualquier bacteria presente en los alimentos. Las carnes, en particular, deben cocerse por completo; expertos en seguridad alimentaria recomiendan usar un termómetro para carnes para asegurarse de que la parte más gruesa del puerco cocinado o la carne molida o hamburguesas alcanzó los 71 °C. La temperatura segura para

los cortes vacunos, de ternera o cordero es 63 °C; para todo el pollo, 74 °C. El color de la carne cocida puede ser un indicador poco confiable de seguridad, pero cuando no está disponible un termómetro para carne, intenta evitar comer carne que todavía esté rosada por dentro, en especial la carne molida o las hamburguesas. El pescado debe cocinarse hasta que esté opaco y forme hojuelas fácilmente con un tenedor; los huevos cocidos, hasta que clara y yema estén firmes. Por último, conserva fríos los alimentos almacenados. Los patógenos se multiplican más rápido a temperaturas entre 4 y 60 °C. De modo que lleva tus alimentos domésticos de la tienda al refrigerador o congelador tan rápido como sea posible. No dejes restos cocinados sin refrigerar durante más de dos horas. Descongela los alimentos congelados en el refrigerador o el microondas, no a temperatura ambiente. Un poco de atención a la seguridad alimentaria puede ahorrarte invitados indeseados en tus alimentos.

CONSIDERA ESTO Grupos de consumidores afirman que uno puede mejorar la seguridad alimentaria al otorgar a las agencias gubernamentales fondos adicionales y mayor autoridad para inspeccionar las plantas procesadoras de alimentos y ordenar la devolución de alimentos contaminados. Los opositores de tales medidas argumentan que no es necesario empoderar a las agencias gubernamentales, porque la mejor protección contra la contaminación alimentaria es tener consumidores informados, quienes dejarán de comprar productos de compañías que hayan producido alimentos no seguros. ¿Tú apoyarías o te opondrías a la supervisión gubernamental adicional de la seguridad alimentaria?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

20.1 ¿Cuáles organismos son miembros de los dominios Archaea y Bacteria?

Arqueas y bacterias son unicelulares y procariontes. Aunque arqueas y bacterias son similares a nivel morfológico, no están estrechamente relacionadas y difieren en varias características fundamentales, incluidas composición de pared celular, secuencia de ARN ribosómico y estructura lipídica de membrana. Una pared celular determina las formas características de los procariontes: esférica, con forma de barra o con forma de sacacorchos.

20.2 ¿Cómo sobreviven y se reproducen los procariontes?

Ciertos tipos de bacterias pueden moverse usando flagelos; otras forman esporas que se dispersan de manera amplia y soportan condiciones ambientales inhóspitas. Bacterias y arqueas han colonizado casi todo hábitat sobre la Tierra, incluidos ambientes calientes, ácidos, muy salados y anaerobios.

Los procariontes obtienen energía de diversas formas. Algunos se apoyan en la fotosíntesis; otros descomponen moléculas inorgánicas

u orgánicas para obtener energía. Muchos son anaerobios, capaces de obtener energía cuando no hay oxígeno disponible. Los procariontes se reproducen por fisión procarionte y pueden intercambiar material genético mediante conjugación, en la que ADN se transfiere de un donador a un receptor.

20.3 ¿Cómo los procariontes afectan a los seres humanos y a otros organismos?

Algunas bacterias son patógenas y causan trastornos como neumonía, tétanos, botulismo y las infecciones sexualmente transmitidas gonorrea y sífilis. Sin embargo, la mayoría de los procariontes son inocuos para los seres humanos y tienen importantes papeles en los ecosistemas naturales. Algunas viven en los sistemas digestivos de animales que comen hojas, donde los procariontes descomponen celulosa. Las bacterias fijadoras de nitrógeno enriquecen el suelo y ayudan al crecimiento de las plantas. Muchas otras bacterias viven de cuerpos muertos y desechos de otros organismos, y liberan nutrientes para su reutilización.

20.4 ¿Qué son los virus, viroides y priones?

Los virus son parásitos que constan de un recubrimiento proteínico que rodea material genético. Son no celulares e incapaces de moverse, crecer o reproducirse fuera de una célula viviente. Invaden células de un huésped específico y usan la energía, las enzimas y los ribosomas de la célula huésped para producir más partículas virales, que se liberan cuando se rompe la célula. Muchos virus son patógenos para los seres humanos, incluidos los causantes de refriados e influenza, herpes, sida y ciertas formas de cáncer.

Los viroides son cadenas cortas de ARN que pueden invadir el núcleo de una célula huésped y dirigir la síntesis de nuevos viroides. A la fecha, se sabe que los viroides sólo causan ciertas enfermedades de plantas.

Se ha implicado a los priones en enfermedades del sistema nervioso, como kuru, enfermedad de Creutzfeldt-Jakob, tembladera y encefalopatía espongiforme bovina. Los priones carecen de material genético y están compuestos sólo de proteína priónica mutada.

Términos clave

anaerobio 357	endospora 356
Archaea 353	fisión procarionte 357
Bacteria 353	flagelo 355
bacteria fijadora	huésped 363
de nitrógeno 360	patógeno 361
bacteriófago 363	plásmido 359
biopelícula 355	prion 365
biorremediación 361	viroide 365
conjugación 359	virus 362

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- El nombre del proceso mediante el cual el ADN se transfiere desde un procarionte a otro vía un puente citoplasmático es
 - conjugación.
 - fisión procarionte.
 - meiosis.
 - biorremediación.
- Una comunidad de procariontes rodeada por limo y adherida a una superficie se llama
 - plásmido.
 - flagelo.
 - endospora.
 - biopelícula.
- ¿Cuál de los siguientes enunciados acerca de arqueas no es cierto?
 - Algunas arqueas pueden sobrevivir y florecer a temperaturas por arriba del punto de ebullición del agua.
 - Las paredes celulares de arqueas contienen peptidoglicano.
 - Las arqueas no están estrechamente relacionadas con las bacterias.
 - No se sabe que arqueas causen alguna enfermedad de plantas o animales.
- Los virus
 - por lo general son fotosintéticos.
 - constan de una sola célula.
 - constan de ADN o ARN y un recubrimiento proteínico.
 - constan de ATP y un recubrimiento lipídico.
- La aplicación de fertilizante cerca de un derrame de petróleo para aumentar la población de bacterias consumidoras de petróleo es un ejemplo de
 - biorremediación.
 - conjugación.
 - ingeniería genética.
 - transferencia lateral de genes.

Llena los espacios

- _____ tienen peptidoglicano en su _____, pero _____ no lo tienen.
- Las células procariontes son (más grandes/más pequeñas) _____ que las células eucariontes. Las formas más comunes de los procariontes son _____, _____ y _____.

- Muchos procariontes usan _____ para moverse. Algunos procariontes secretan limo que los protege cuando se agregan en comunidades llamadas _____. Otros procariontes pueden sobrevivir largos periodos y condiciones extremas al producir estructuras protectoras llamadas _____.
- Las bacterias _____ habitan ambientes que carecen de oxígeno. Las bacterias _____ capturan energía de la luz solar.
- Los procariontes se reproducen mediante _____ y en ocasiones pueden intercambiar material genético mediante el proceso de _____.
- El nutrimento vegetal amonio lo producen bacterias _____ en el suelo y en nódulos. Los procariontes que viven en los sistemas digestivos de vacas y conejos descomponen _____ en las hojas que comen dichos mamíferos.
- Cólera, gonorrea y neumonía son algunas de las enfermedades causadas por _____ patógenos. Las cepas dañinas de *E. coli* pueden transmitirse a los seres humanos mediante el consumo de _____, _____ o _____.
- Un virus consta de una molécula de _____ o _____ rodeada por un recubrimiento _____. Un virus no puede reproducirse a menos que entre a una célula _____. Un virus que infecta bacterias se conoce como _____.

Preguntas de repaso

- Describe algunas de las formas en las cuales los procariontes obtienen energía y nutrimentos.
- ¿Qué son las bacterias fijadoras de nitrógeno y qué papel tienen en los ecosistemas?
- Describe algunos de los ambientes extremos donde se encuentran los procariontes. ¿Qué partes del cuerpo humano están habitadas por procariontes?
- ¿Qué es una endospora? ¿Cuál es su función?
- ¿Qué es la conjugación? ¿Qué papel tienen los plásmidos en la conjugación?
- ¿Por qué los procariontes son en especial útiles en la biorremediación?
- Describe la estructura de un virus típico. ¿Cómo se replican los virus?
- Describe algunos ejemplos de cómo los procariontes son útiles para los seres humanos y algunos ejemplos de cómo son dañinos para los seres humanos.
- ¿Cómo difieren arqueas y bacterias? ¿Cómo difieren procariontes y virus?

Aplicación de conceptos

- En algunos países en desarrollo pueden comprarse antibióticos sin receta. ¿Por qué crees que se hace esto? ¿Qué consecuencias biológicas puedes predecir?
- Antes del descubrimiento de los priones, muchos biólogos (tal vez la mayoría) habrían estado de acuerdo con el enunciado "es un hecho que no pueden existir organismos o partículas infecciosos que carezcan de ácido nucleico (como ADN o ARN)". ¿Qué lecciones enseñaron los priones acerca de la naturaleza, la ciencia y la investigación científica? (Tal vez quieras revisar el Capítulo 1 para auxiliarte al responder esta pregunta.)

21

LA DIVERSIDAD DE PROTISTAS



ESTUDIO DE CASO

Monstruo verde

EN CALIFORNIA ES UN CRIMEN

poseer, transportar o vender *Caulerpa*. ¿La *Caulerpa* es una droga ilícita o algún tipo de arma? No: es una pequeña alga verde. ¿Por qué, entonces, los legisladores de California quieren prohibirla en su estado?

La historia del ascenso de *Caulerpa* a la categoría de enemigo público comienza a principios de la década de 1980, en el Wilhelma Zoo en Stuttgart, Alemania. Ahí, los cuidadores de un acuario de agua salada descubrieron que el alga tropical *Caulerpa taxifolia* era una compañera atractiva y el fondo para los peces tropicales en exhibición. Mejor aún, años de crianza en cautiverio en el zoológico produjeron una cepa de alga que estaba bien adaptada a la vida en un acuario. La nueva cepa era en particular dura y podía sobrevivir en aguas considerablemente más frías que las aguas tropicales en las que se encontraba la *Caulerpa* silvestre. El personal del zoológico estaba feliz de enviar esquejes a otras instituciones que quisieran usarla en exhibiciones de acuario.

Una institución que recibió un esqueje fue el Museo Oceanográfico de Mónaco, ubicado a la orilla del Mar Mediterráneo. En 1984, un biólogo marino visitante descubrió un pequeño parche de *Caulerpa* creciendo en las aguas justo abajo del museo. Presuntamente, alguien que limpió el acuario derramó el agua en el

La protista fotosintética *Caulerpa taxifolia* es un invasor indeseable en los mares templados.

mar y en consecuencia introdujo de manera inadvertida *Caulerpa* en el Mediterráneo.

Hacia 1989, el parche de *Caulerpa* había crecido para cubrir algunos cientos de metros cuadrados. Formó una mata continua que parecía excluir la mayoría de los otros organismos que en general habitan el lecho del Mar Mediterráneo. Los herbívoros locales, como erizos de mar y peces, no se alimentan de *Caulerpa*.

Pronto se volvió evidente que *Caulerpa* se dispersa con rapidez, no está controlada por la depredación y desplaza a especies nativas. Hacia mediados de la década de 1990, los biólogos se alarmaron al encontrar *Caulerpa* en toda la costa mediterránea, desde España hasta Italia. En la actualidad, esta especie invasora crece en camas extensas a lo largo del Mediterráneo y cubre un área cada vez mayor en el lecho marino.

A pesar de la amenaza que plantea para los ecosistemas, *Caulerpa* es un organismo fascinante. Las algas verdes como *Caulerpa* son parte de un grupo diverso de organismos conocidos de manera informal como protistas. ¿Qué otros tipos de organismos son protistas? ¿Cómo y dónde viven los protistas?

DE UN VISTAZO

21.1 ¿Qué son los protistas?

21.2 ¿Cuáles son los principales grupos de protistas?

21.1 ¿QUÉ SON LOS PROTISTAS?

Dos de los dominios de la vida, Bacteria y Archaea, sólo contienen procariontes. El tercer dominio, Eukarya, incluye a todos los organismos eucariontes. Los Eukarya más notorios son plantas, hongos y animales (que se estudian en los capítulos del 22 al 25). Los eucariontes restantes constituyen un grupo diverso de organismos conocidos de manera colectiva como **protistas**. Los protistas no forman un clado (un grupo que consta de todos los descendientes de un ancestro común particular) de modo que los sistemáticos no usan el término “protista” como nombre formal de un grupo. En vez de ello, protista es un término de conveniencia para referirse a cualquier eucarionte que no sea una planta, animal u hongo.

La mayoría de los protistas son unicelulares e invisibles para los seres humanos en su vida diaria. Si de algún modo pudieras encoger a su escala microscópica, estarías impresionado con sus hermosas formas, sus variados estilos de vida, sus sorprendentes diversos modos de reproducción, y la complejidad estructural y fisiológica que es posible dentro de los límites de una sola célula.

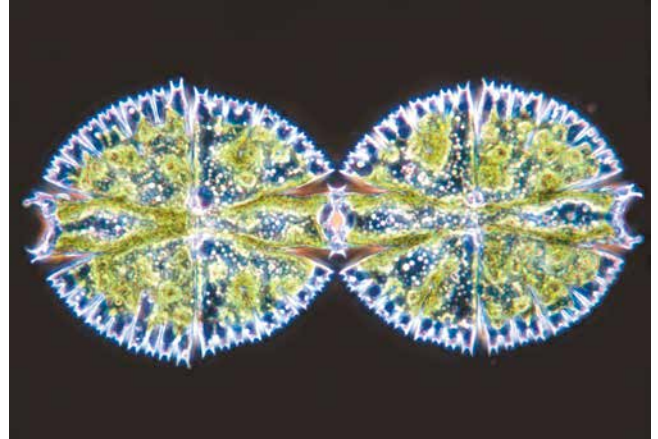
Los protistas usan diversos modos de reproducción

La mayoría de los protistas se reproducen asexualmente; un individuo se divide mediante división celular mitótica para producir dos individuos que son genéticamente idénticos a la célula progenitora (**FIG. 21-1a**). Sin embargo, muchos protistas son capaces de reproducción sexual, en la que dos individuos aportan material genético a un descendiente que es genéticamente diferente de cualquier progenitor. Entre protistas también son comunes los procesos no reproductivos que combinan el material genético de diferentes individuos (**FIG. 21-1b**).

En muchas especies protistas que son capaces de reproducción sexual, la mayor parte de la reproducción es, no obstante, asexual. La reproducción sexual ocurre sólo de manera extraordinaria, en un momento particular del año o bajo ciertas circunstancias, como un ambiente atestado o una reducción de alimento. Los detalles de la reproducción sexual y los ciclos de vida resultantes varían mucho entre diferentes tipos de protistas.

Los protistas usan diversos modos de nutrición

Entre los protistas se presentan tres modos principales de nutrición. Los protistas pueden ingerir sus alimentos, absorber nutrientes de sus alrededores o capturar energía solar mediante fotosíntesis. Los protistas que ingieren sus alimentos son depredadores. Los protistas depredadores unicelulares pueden tener membranas celulares flexibles que pueden cambiar de forma para rodear y engullir alimentos como bacterias u otros protistas. Los protistas que se alimentan de esta forma por lo general usan extensiones parecidas a dedos llamadas **pseudópodos** para engullir presas. Otros protistas depredadores crean pequeñas corrientes que barren partículas alimenticias hacia aberturas



(a) Reproducción mediante división celular



(b) Intercambio de material genético

▲ **FIGURA 21-1 Reproducción e intercambio de genes de protistas** (a) *Micrasterias*, un alga verde se reproduce asexualmente mediante división celular. (b) Dos *Euplotes* ciliados intercambian material genético.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿a qué se refieren los biólogos cuando dicen que el sexo y la reproducción no están conectados en la mayoría de los protistas?

parecidas a boca en la célula. Cualquiera sea el medio por el cual se ingiere alimento, una vez dentro de la célula protista, por lo general se empaqueta en una **vacuola alimenticia** acotada por membrana para su digestión.

Los protistas que absorben nutrientes directamente del ambiente circundante pueden tener vida libre o vivir dentro de los cuerpos de otros organismos. Los tipos de vida libre viven en el suelo y otros ambientes que contienen materia orgánica muerta, donde actúan como descomponedores. Sin embargo, la mayoría

de los que se alimentan mediante absorción viven dentro de otros organismos. En la mayor parte de los casos, estos protistas son parásitos cuya actividad alimenticia daña a la especie huésped.

Los protistas fotosintéticos son abundantes en océanos, lagos y estanques. La mayoría flotan suspendidos en el agua, pero algunos viven dentro de tejidos de otros organismos, como corales o almejas. Estas asociaciones parecen ser mutuamente benéficas; parte de la energía solar capturada por los protistas fotosintéticos la usa el organismo huésped, que proporciona cobijo y protección a los protistas.

La fotosíntesis protista tiene lugar en cloroplastos. Los cloroplastos son los descendientes de antiguas bacterias fotosintéticas que aceptaron residir dentro de una célula más grande en un proceso conocido como endosimbiosis (véase el Capítulo 18). Además de la instancia original de *endosimbiosis* que creó el primer cloroplasto protista, hubo varias ocurrencias posteriores de *endosimbiosis secundaria* en las cuales un protista no fotosintético engulló a un protista fotosintético que contenía cloroplasto. Al final, la mayoría de los componentes de la especie engullida desaparecieron, y sólo dejaron un cloroplasto rodeado por cuatro membranas. Dos de estas membranas provienen del cloroplasto original derivado de bacteria; una proviene del protista engullido y otra, de la vacuola alimenticia que al inicio contuvo al protista engullido. Múltiples ocurrencias de endosimbiosis secundaria explican la presencia de especies fotosintéticas en varios grupos diferentes de protistas no relacionados.

Los protistas afectan a los seres humanos y a otros organismos

Los protistas tienen impactos importantes, tanto positivos como negativos, sobre las vidas humanas. El principal impacto positivo en realidad beneficia a todos los seres vivos y surge del papel ecológico de los protistas marinos fotosintéticos. Así como las plantas lo hacen en tierra, los protistas fotosintéticos en los océanos capturan energía solar y la ponen a disposición de los otros organismos en el ecosistema. Por ende, los ecosistemas marinos de los cuales dependen los seres humanos para alimentarse a su vez dependen de los protistas. Más aún, en el proceso de usar fotosíntesis para capturar energía, los protistas liberan oxígeno gaseoso que ayuda a reabastecer el oxígeno removido de la atmósfera por respiración (recuerda del Capítulo 8 que la respiración celular consume oxígeno).

En el lado negativo del balance, muchas enfermedades humanas son causadas por protistas parásitos. Las enfermedades causadas por protistas incluyen algunos de los males más prevalentes de la humanidad y algunas de sus aflicciones más mortales. Los protistas también causan algunas enfermedades vegetales, algunas de las cuales dañan cultivos que son importantes para los seres humanos.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- definir protista y describir las diversas formas en las cuales los protistas adquieren nutrimentos y se reproducen?
- describir un escenario para el origen evolutivo de los cloroplastos protistas?
- describir los principales efectos de los protistas sobre las personas y otros organismos?

21.2 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPALES GRUPOS DE PROTISTAS?

Con la ventaja que les proporcionó la llegada de rápida y barata secuenciación de ADN, los sistemáticos usaron comparaciones genéticas para lograr una mejor comprensión de los clados protistas y las relaciones evolutivas entre ellos. Algunos de estos clados se mencionan en la **TABLA 21-1**, junto con las características clave de sus miembros. En la Figura 19-7 se presenta un árbol evolutivo que incluye los principales clados protistas.

Las anteriores clasificaciones de protistas agrupaban especies de acuerdo con su modo de nutrición, pero las categorías antiguas ahora son obsoletas porque no reflejan con precisión la actual comprensión de la filogenia. No obstante, los biólogos todavía usan la terminología que se refiere a grupos de protistas que comparten características particulares pero no por fuerza están relacionados. Por ejemplo, los protistas fotosintéticos se conocen de manera colectiva como **algas** y los protistas unicelulares no fotosintéticos, como **protozoos**.

En las siguientes secciones se explora una muestra de la diversidad protista.

Los excavados carecen de mitocondrias

Los **excavados** se llaman así por un surco alimenticio que da la apariencia de haber sido “excavado” en la superficie de la célula. Son anaerobios (pueden vivir y crecer sin oxígeno). Carecen de mitocondrias, pero poseen otras organelas que tal vez son derivadas evolutivas de mitocondrias. Por tanto, es probable que los ancestros de los excavados sí poseyeran mitocondrias, pero estas organelas se perdieron pronto en la historia evolutiva del grupo. Los dos grupos más grandes de excavados son los diplomonados y los parabasalidos.

Los diplomonados tienen dos núcleos

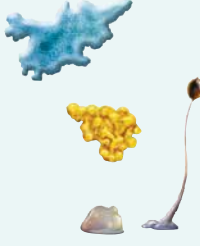
Las células individuales de los **diplomonados** tienen dos núcleos y se mueven mediante múltiples flagelos. Un diplomonado parásito, *Giardia* (**FIG. 21-2**), plantea un problema de salud a nivel mundial. *Quistes* (estructuras duras que encierran al organismo



▲ **FIGURA 21-2 Giardia: La maldición de los campistas** Un diplomonado (género *Giardia*) que puede infectar agua, y causar trastornos gastrointestinales a las personas que la beban, se muestra aquí en un intestino delgado de un ser humano.

TABLA 21-1

Principales grupos de protistas

Grupo	Subgrupo	Locomoción	Nutrición	Características representativas	Géneros representativos
Excavados 	Diplomonados	Nadan con flagelos	Heterótrofa (es decir, consume otros organismos)	Carece de mitocondrias; habita suelo o agua, o puede ser parásito; unicelular	<i>Giardia</i> (parásito intestinal de mamíferos)
	Parabasálidos	Nadan con flagelos	Heterótrofa	Carece de mitocondrias; parásitos o simbioses mutualistas; unicelular	<i>Trichomonas</i> (causa la infección de transmisión sexual tricomoniasis)
Euglenozoos 	Euglénidos	Nadan con un flagelo	Fotosintética	Tienen mancha ocular; viven en agua dulce	<i>Euglena</i> (habitante común de estanques)
	Kinetopláستidos	Nadan con flagelos	Heterótrofa	Habitan suelo o agua, o pueden ser parásitos; unicelulares	<i>Trypanosoma</i> (causa enfermedad africana del sueño)
Estramenópidos (chromistas) 	Mohos acuáticos	Nadan con flagelos (gametos)	Heterótrofa	Filamentoso	<i>Plasmopara</i> (causa mildiú)
	Diatomeas	Se deslizan sobre superficies	Fotosintética	Tienen conchas de sílice; mayoría marinos; unicelular	<i>Navicula</i> (se desliza hacia la luz)
	Algas pardas	No móvil	Fotosintética	Algas de océanos templados; multicelulares	<i>Macrocystis</i> (forma bosques de kelp)
Alveolados 	Dinoflagelados	Nadan con dos flagelos	Fotosintética	Muchos son bioluminiscentes; con frecuencia tienen paredes de celulosa; unicelulares	<i>Gonyaulax</i> (causa marea roja)
	Apicomplejos	No móvil	Heterótrofa	Todos parásitos; forman esporas infecciosas; unicelulares	<i>Plasmodium</i> (causa paludismo)
	Ciliados	Nada con cilios	Heterótrofa	Incluyen las células individuales más complejas; unicelular	<i>Paramecium</i> (rápido habitante de estanques)
Rhizarios 	Formainíferos	Extiende pseudópodos delgados	Heterótrofa	Tienen conchas de carbonato de calcio; unicelulares	<i>Globigerina</i> (sus conchas cubren grandes áreas del lecho marino)
	Radiolarios	Extiende pseudópodos delgados	Heterótrofa	Tienen conchas de sílice; unicelulares	<i>Actinomma</i> (se encuentra en océanos de todo el mundo)
Amebozoos 	Amoebas	Extiende pseudópodos delgados	Heterótrofa	No tienen conchas; unicelulares	<i>Amoeba</i> (habitante común de estanques)
	Mixomicetos acelulares	Masa parecida a babosa se extiende sobre superficies	Heterótrofa	Forman plasmodios multinucleados	<i>Physarum</i> (forma una gran masa anaranjada brillante)
	Mixomicetos celulares	Células ameboideas extienden pseudópodos; masa parecida a babosa reptante sobre superficies	Heterótrofa	Forman pseudoplasmodios con células ameboideas individuales	<i>Dictyostelium</i> (con frecuencia se usa en estudios de laboratorio)
Algas rojas 		No móvil	Fotosintética	Algunas depositan carbonato de calcio; sobre todo marinas; mayoría multicelulares	<i>Porphyra</i> (se usa para elaborar envolturas de sushi)
Algas clorofitas 		Nada con flagelos (algunas especies)	Fotosintética	Parientes cercanos del clado que incluye plantas terrestres; unicelulares y multicelulares	<i>Ulva</i> (lechuga de mar)

durante una fase de su ciclo de vida) de este diplomonado se libera en las heces de seres humanos, perros u otros animales infectados; un solo gramo de heces puede contener 300 millones de quistes. Los quistes excretados pueden entrar a torrentes acuáticos y lagos, suministros municipales de agua e incluso en piscinas y jacuzzis. Si un mamífero bebe agua infectada, los quistes se desarrollan en la forma adulta en el intestino delgado. En los seres humanos, las infecciones pueden causar diarrea severa, deshidratación, náusea, vómito y retortijones. Por fortuna, éstas pueden curarse con medicamentos, y las muertes por infecciones con *Giardia* son raras.

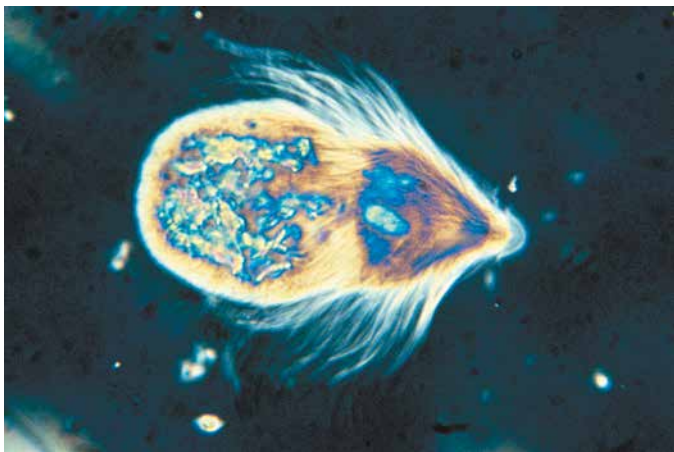
Los parabasálidos incluyen mutualistas

Los **parabasálidos** son protistas anaerobios flagelados llamados así por la presencia en sus células de una estructura característica llamada cuerpo parabasal, que consta de vesículas de Golgi densamente empacadas (véase el Capítulo 4). Todos los parabasálidos conocidos viven dentro de animales. Por ejemplo, este grupo incluye varias especies que habitan los sistemas digestivos de algunas especies de termitas comedoras de madera (**FIG. 21-3**). Las termitas no pueden digerir solas la celulosa de la madera, pero los parabasálidos sí pueden hacerlo. Por ende, el insecto y el protista están en una relación mutuamente benéfica. La termita pone alimento a los parabasálidos en sus intestinos; conforme los parabasálidos digieren el alimento, algunos de los nutrientes liberados quedan disponibles para que la termita los utilice.

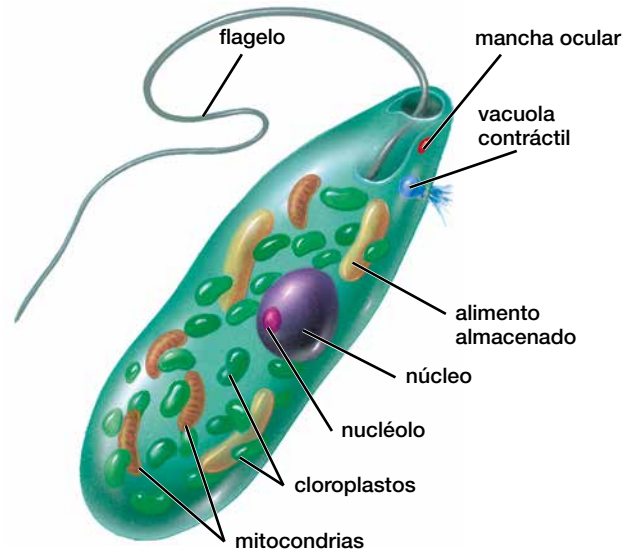
Algunos parabasálidos son parásitos. Por ejemplo, el parabasálido *Trichomonas vaginalis* infecta las capas mucosas de los sistemas urinario y reproductor en las personas, causando la enfermedad sexualmente transmitida tricomoniasis. La tricomoniasis afecta a alrededor de 3.7 millones de personas en Estados Unidos cada año.

Los euglenozoos tienen mitocondrias distintivas

En la mayoría de los **euglenozoos**, los pliegues de la membrana interior de las mitocondrias de la célula tienen una forma distintiva que parece, bajo el microscopio, como una pila de discos. Dos grupos principales de euglenozoos son los euglénidos y los kinetoplástidos.



▲ **FIGURA 21-3** Los parabasálidos habitan los sistemas digestivos de las termitas. El parabasálido *Trichonympha* vive en los intestinos de las termitas, donde digiere celulosa en el material vegetal leñoso que consumen las termitas.



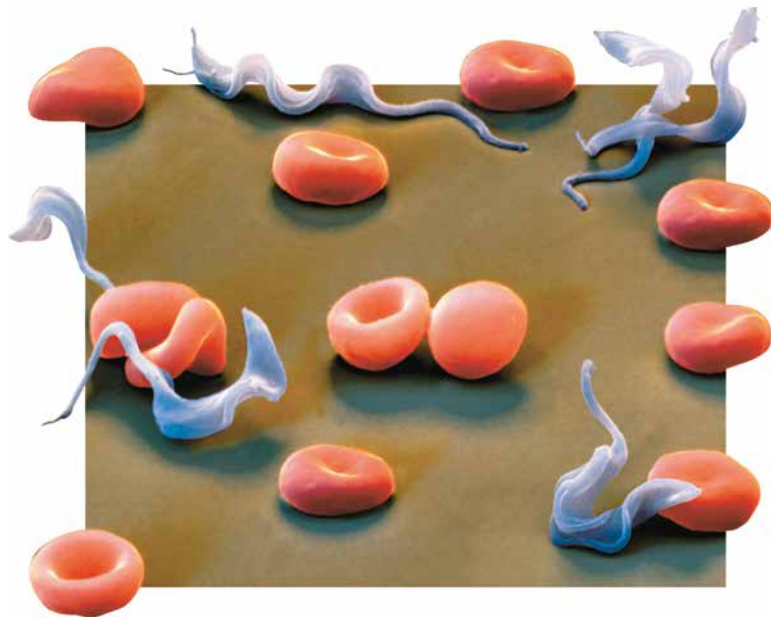
▲ **FIGURA 21-4** *Euglena*, un euglénido representativo. Las elaboradas células individuales de *Euglena* están empacadas con cloroplastos verdes, que desaparecerán si el protista se mantiene en la oscuridad.

Los euglénidos carecen de una cubierta rígida y nadan mediante flagelos

Los **euglénidos** son protistas unicelulares que viven sobre todo en agua dulce y se llaman así por el representante mejor conocido del grupo, *Euglena*, un unicelular complejo que se mueve al batir su flagelo en el agua (**FIG. 21-4**). Los euglénidos carecen de una cubierta exterior rígida, de modo que algunos pueden moverse al retorcer o batir sus flagelos. Muchos euglénidos son fotosintéticos, pero algunas especies en vez de ello absorben o engullen alimentos. Algunos euglénidos poseen organelas simples sensibles a la luz que constan de un fotorreceptor, llamado *mancha ocular*, y un parche adyacente de pigmento. El pigmento proyecta sombra al fotorreceptor sólo cuando la luz golpea desde ciertas direcciones, lo que permite que el organismo determine la dirección de la fuente luminosa. Con esta información de la mancha ocular, el flagelo impulsa al protista hacia niveles de luz adecuados para la fotosíntesis.

Algunos kinetoplástidos causan enfermedades humanas

El ADN en las mitocondrias de los **kinetoplástidos** es una disposición de complejos ensamblados llamados kinetoplastos, en los cuales muchas copias del genoma mitocondrial circular se entrelazan para formar estructuras distintivas con forma de disco. La mayoría de los kinetoplástidos poseen al menos un flagelo, que puede impulsar al organismo, percibir el ambiente o atrapar alimento. Algunos kinetoplástidos tienen vida libre y habitan suelo y agua; otros viven dentro de otros organismos en una relación que puede ser mutuamente benéfica o parasitaria. Un kinetoplástido parásito peligroso en el género *Trypanosoma* es responsable de la enfermedad africana del sueño, una enfermedad que puede ser mortal (**FIG. 21-5**). Como muchos parásitos, este organismo tiene un ciclo de vida complejo, parte del cual lo pasa en la mosca tse-tsé. Mientras se alimenta de la sangre de un mamífero, una mosca infectada puede transmitir al mamífero saliva que contenga el tripanosoma. Entonces el parásito se desarrolla en el nuevo huésped (que puede ser un ser humano) y entra al



▲ **FIGURA 21-5 Un kinetoplástito patógeno** Esta fotomicrografía muestra sangre humana que está severamente infectada con el kinetoplástito parásito con forma de sacacorchos *Trypanosoma*, que causa la enfermedad africana del sueño.

torrente sanguíneo. Entonces el tripanosoma puede ser ingerido por otra mosca tse-tsé que muerda al huésped, lo que en consecuencia comienza un nuevo ciclo de infección. Para información acerca de otro kinetoplástito patógeno, consulta el “Guardián de la salud: Infecciones protista ignoradas”, en la página 375.

Los estramenópilos tienen flagelos distintivos

Todos los **estramenópilos** tienen en sus flagelos finas proyecciones parecidas a cabellos (aunque en muchos estramenópilos los flagelos sólo están presentes en ciertas etapas del ciclo de vida). A pesar de su historia evolutiva compartida, los estramenópilos muestran un amplio rango de formas. Algunos son fotosintéticos y otros no los son; la mayoría son unicelulares, pero algunos son multicelulares. Tres grandes grupos estramenópilos son los mohos acuáticos, las diatomeas y las algas pardas.

Los mohos acuáticos han tenido importantes impactos sobre los seres humanos

Los **mohos acuáticos** forman un grupo pequeño de protistas, muchos de los cuales forman largos filamentos que se agregan en mechones algodonosos. Estos mechones son superficialmente similares a las estructuras producidas por algunos hongos, pero este parecido se debe a evolución convergente, no a ascendencia compartida. Muchos mohos acuáticos son descom-

ponedores que viven en agua y suelo húmedo. Algunas especies tienen profundos impactos económicos sobre los seres humanos. Por ejemplo, un moho acuático causa una enfermedad en las uvas conocida como *mildiú*. Su inadvertida introducción a Francia desde Estados Unidos a finales de la década de 1870 casi destruyó la industria vinícola francesa. Un moho acuático también es responsable del *mildiú de la patata*. Cuando este protista por accidente se introdujo en Irlanda alrededor de 1845, destruyó casi toda la cosecha de patata, y causó una hambruna devastadora durante la cual hasta un millón de personas en Irlanda murieron de hambre y muchas más emigraron hacia Estados Unidos para escapar de la hambruna.

Las diatomeas están encerradas dentro de paredes vítreas

Las **diatomeas**, estramenópilos fotosintéticos que se encuentran tanto en agua dulce como salada, producen paredes celulares protectoras que contienen *silíce* (vidrio) (**FIG. 21-6**). Acumulaciones de conchas vítreas de diatomeas durante millones de años han producido depósitos fósiles de “tierra de diatomeas” que pueden tener cientos de metros de grosor. Esta sustancia ligeramente abrasiva se usa de manera amplia en productos como dentífrico y lustre para metales.

Las diatomeas forman parte del **fitoplancton**, los fotosintetizadores unicelulares que flotan de manera pasiva en las capas superiores de los lagos y océanos de la Tierra. El fitoplancton tiene un papel ecológico de enorme importancia. El fitoplancton marino representa alrededor de 50% de toda la actividad fotosintética de la Tierra, absorbe dióxido de carbono, recarga la atmósfera con oxígeno y sostiene la compleja red de vida acuática.



► **FIGURA 21-6 Algunas diatomeas representativas** Esta fotomicrografía ilustra la intrincada belleza microscópica y variedad de paredes vítreas de las diatomeas.

(a) *Fucus*

(b) Bosque de kelp

▲ **FIGURA 21-7** Las algas pardas son protistas multicelulares (a) *Fucus*, un género que se encuentra cerca de las costas, se muestra aquí expuesto a marea baja. Observa los flotadores llenos con gas, que proporcionan flotabilidad en el agua. (b) El kelp gigante *Macrocystis* forma bosques submarinos en las costas del sur de California.

Las algas pardas son multicelulares

Aunque la mayoría de los protistas fotosintéticos, como las diatomeas, son unicelulares, algunos forman estructuras multicelulares que en general se conocen como algas. Aunque algunas algas parecen plantas, carecen de muchas de las características distintivas de las plantas. Por ejemplo, ninguna alga tiene raíces verdaderas.

Los estramenópidos incluyen un grupo de algas, las algas pardas, que se llaman así por los pigmentos café-amarillo que (en combinación con la clorofila verde) aumentan la capacidad de captura de luz del alga. Casi todas las algas pardas son marinas. El grupo incluye la especie de alga dominante que habita a lo largo de las costas rocosas en los océanos templados (más fríos) del mundo, incluidas las costas oriental y occidental de Estados Unidos. Las algas pardas viven en hábitats que varían desde aguas costeras, donde se adhieren a las rocas expuestas a la marea baja, hasta aguas abiertas. Varias especies usan flotadores llenos con gas para sostener sus cuerpos (**FIG. 21-7a**). Algunos de los kelp gigantes que se encuentran a lo largo de la costa del Pacífico estadounidense alcanzan alturas de 53 metros y pueden crecer más de 15 centímetros en un solo día. Con su denso crecimiento y gran altura, el kelp forma bosques submarinos que proporcionan alimento, cobijo y áreas de crianza a gran variedad de animales marinos (**FIG. 21-7b**).

Las algas pardas también contribuyen a bienes de consumo familiares. El alginato de sodio, extraído de algas pardas como el kelp gigante, forma un gel que se utiliza para engrosar y estabilizar helados, pintura, crema de afeitar y muchos otros productos.

Los alveolados incluyen parásitos, depredadores y fitoplancton

Los **alveolados** son organismos unicelulares que tienen distintivas cavidades pequeñas bajo la superficie de sus células. Algunos alveolados son fotosintéticos, algunos son parásitos y algunos son depredadores. Los principales grupos alveolados son dinoflagelados, apicomplejos y ciliados.

Los dinoflagelados nadan mediante dos flagelos con forma de látigos

Aunque la mayoría de los **dinoflagelados** son fotosintéticos, también existen algunas especies no fotosintéticas. Los dinoflagelados (del latín para “látigos giratorios”) se llaman así por los dos flagelos con forma de látigo que los impulsan (**FIG. 21-8**). Un flagelo da vuelta a la célula, y el segundo se proyecta detrás de ella. Algunos dinoflagelados sólo están encerrados mediante una membrana plasmática; otros tienen paredes de celulosa que parecen placas de armadura. Aunque algunas especies viven en agua dulce,

los dinoflagelados son abundantes en el océano, donde son un componente importante del fitoplancton y fuente de alimento para organismos más grandes. Muchos dinoflagelados son bioluminiscentes y producen una brillante luz azul-verdosa cuando los perturba el movimiento del agua.



◀ **FIGURA 21-8** Un dinoflagelado Este dinoflagelado tiene dos flagelos: uno más largo que se extiende desde una ranura, y uno más corto que yace en un surco que da vuelta a la célula.



Infecciones protistas ignoradas

Algunas especies de protistas pueden vivir en o sobre el cuerpo humano, y algunas de estas especies son parásitos que causan enfermedades infecciosas. La mejor conocida y más temida de estas enfermedades es el paludismo, que infecta a millones cada año alrededor del mundo y mata a cientos de miles de los infectados. Como resultado, se dedican gran cantidad de dinero y esfuerzo para entender y combatir la especie *Plasmodium* que causa la enfermedad. Sin embargo, otras infecciones protistas reciben mucho menos atención por parte de investigadores, médicos y funcionarios de salud pública, aun cuando dañen a muchas personas. Dos de estas enfermedades “desapercibidas”, la enfermedad de Chagas y la toxoplasmosis, se han incluido en la lista de “enfermedades parasitarias desatendidas” de los Centros para el Control de Enfermedades porque afectan gran cantidad de personas en Estados Unidos.

La enfermedad de Chagas es causada por el kinetoplástido *Trypanosoma cruzi*, que se transmite de persona a persona sobre todo por insectos chupasangre conocidos como vinchucas o chinches besuconas (u otros nombres, dependiendo de la zona geográfica). Sin embargo, también puede transmitirse de madre a hijo o mediante transfusiones sanguíneas (ahora las donaciones de sangre se tamizan en Estados Unidos en busca de *T. cruzi*). Al inicio, las infecciones presentan pocos o ningún síntoma, de modo que la infección con frecuencia pasa desapercibida. Pero años después de la infección, muchas víctimas desarrollan enfermedades cardíacas incluidas arritmias y fallas cardíacas que pueden conducir a muerte súbita. Puesto que los vectores que transmiten la enfermedad son más comunes en México, Centroamérica y Sudamérica, la mayoría de los casos de enfermedad de Chagas ocurren en dichas regiones. No obstante, un estimado de 300 mil víctimas de la enfermedad viven en Estados Unidos; muchas de ellas tal vez se infectaron en alguna otra parte antes de mudarse hacia Estados Unidos. Las infecciones de Chagas pueden curarse con medicamentos durante las semanas inmediatas posteriores a la infección, pero la enfermedad es mucho más difícil de tratar una vez alcanzada la etapa crónica de daño cardíaco.

La toxoplasmosis es causada por el parásito apicomplejo *Toxoplasma gondii*. El huésped primario del parásito son los gatos, que arrojan *Toxoplasma* en sus heces, de donde se transmiten a roedores que más tarde son consumidos por los gatos, lo que

completa el ciclo de vida del parásito. Sin embargo, los seres humanos pueden infectarse si entran en contacto con heces de gato (por ejemplo, mientras hacen jardinería o limpian un arenero de gato) o consumen alimentos contaminados. Las fuentes de alimento contaminado incluyen productos sin lavar y carne mal cocida de animales que hayan ingerido *Toxoplasma*. La infección inicial por lo general resulta en, cuando mucho, síntomas leves como fiebre, pero las infecciones adquiridas durante el embarazo son muy peligrosas para el bebé, que puede desarrollar enfermedades severas que conduzcan epilepsia, ceguera y trastornos del desarrollo. Además, incluso los adultos infectados que al principio son asintomáticos pueden estar en riesgo, pues la infección persiste durante toda la vida y al final puede conducir a funcionamiento inmunológico reducido y aumento de la susceptibilidad para otras enfermedades infecciosas.

Una de las adaptaciones más fascinantes del *Toxoplasma* es su capacidad para afectar el comportamiento de ratones y ratas infectados. El parásito invade el cerebro del roedor e induce cambios neurológicos que hacen al animal menos temeroso y más temerario. Esto es: *Toxoplasma* cambia la psicología del roedor en una forma que hace que el animal infectado tenga más probabilidad de ser comido por un gato, lo que en consecuencia permite al parásito completar su ciclo de vida y reproducirse. ¿*Toxoplasma* podría afectar el comportamiento de los muchos millones de personas que infecta en la actualidad? Evidencia muy preliminar sugiere que el parásito de hecho sí influye en aspectos de la personalidad e incluso puede disparar severos trastornos mentales en individuos susceptibles.

EVALÚA LO SIGUIENTE Imagina que tú eres un médico al que consulta una paciente quien recién se embarazó por primera vez. ¿Deberías recomendar pruebas de sangre para enfermedad de Chagas o toxoplasmosis? Para cada enfermedad, ¿por qué sí o por qué? ¿Los antecedentes y hábitos de la paciente afectarían tu recomendación? Además, ¿qué precauciones, si alguna, recomendarías para ayudar a tu paciente a evitar contraer estas enfermedades?

El agua cálida que es rica en nutrientes puede producir una explosión poblacional de dinoflagelados. Los dinoflagelados pueden volverse tan numerosos que el agua se tinte con el color de sus cuerpos (**FIG. 21-9**). El agua puede volverse amarilla, rosa, anaranjada o café, pero el resultado más común es un tinte rojizo, por lo que a la explosión de dinoflagelados por lo común se le llama “marea roja”. Durante las mareas rojas, con frecuencia los peces mueren por miles, sofocados por branquias obstruidas o por el agotamiento de oxígeno que resulta del decaimiento de miles de millones de dinoflagelados. Pero las explosiones de dinoflagelados pueden ser benéficas para ostras, mejillones y almejas, que tienen un festín, y filtran millones de los protistas del agua y los consumen. Sin embargo, en el proceso, los cuerpos de los moluscos acumulan concentraciones de una toxina nerviosa producida por los dinoflagelados. Delfines, focas, nutrias y humanos que comen moluscos infectados pueden ser afectados con toxinas paralizantes de moluscos potencialmente mortales.



FIGURA 21-9
Una marea roja La explosiva tasa de reproducción de ciertos dinoflagelados bajo las condiciones ambientales correctas puede producir concentraciones tan grandes que sus cuerpos microscópicos tiñen el agua de mar.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Monstruo verde

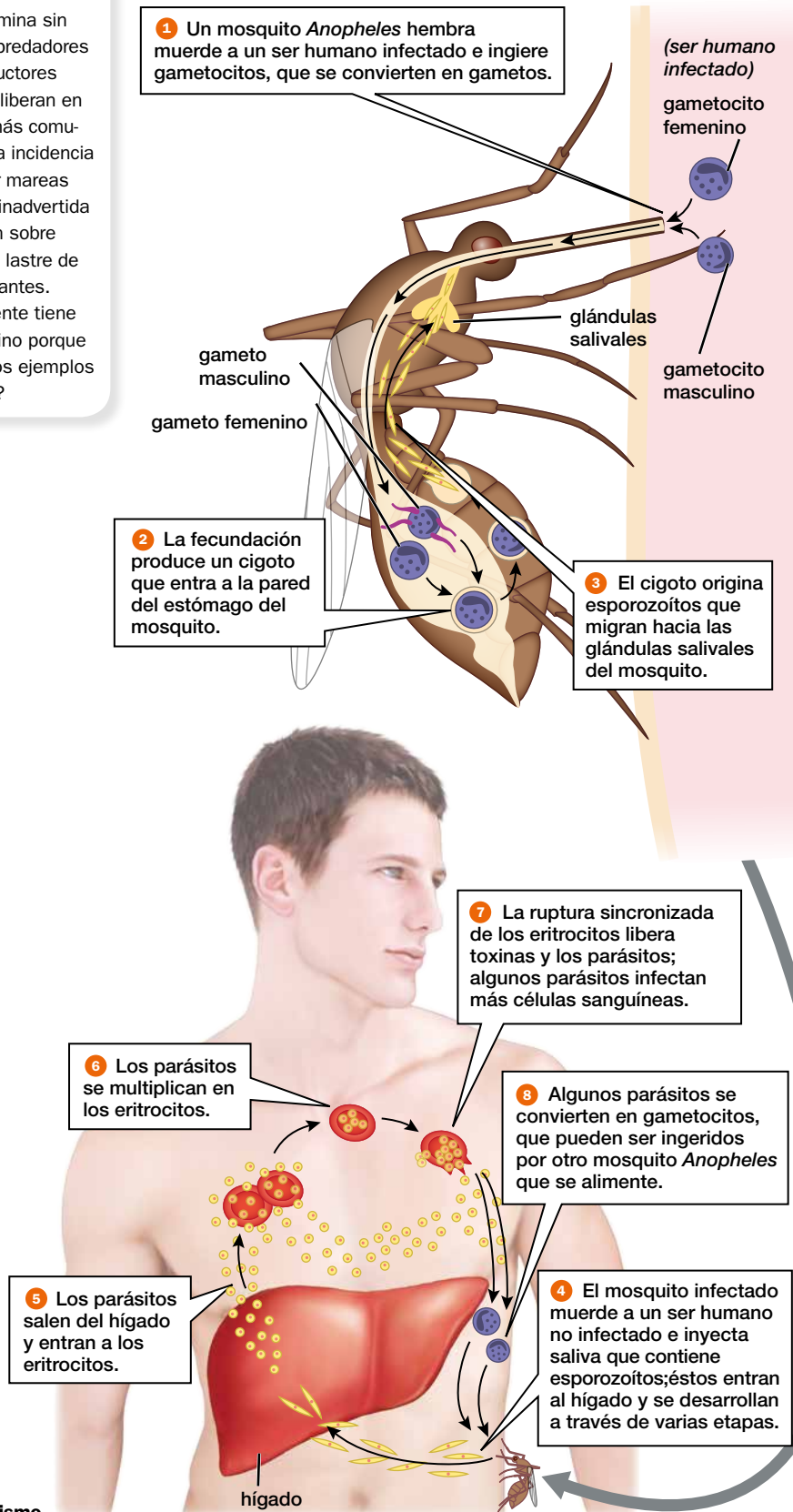
Tal como la invasora alga *Caulerpa* con frecuencia se disemina sin control cuando se introduce a ambientes libres de sus depredadores y parásitos normales, poblaciones de dinoflagelados productores de toxinas pueden crecer de manera explosiva cuando se liberan en aguas nuevas. Las mareas rojas se han vuelto cada vez más comunes en años recientes. Una razón para este aumento en la incidencia es que las especies de dinoflagelados que pueden causar mareas rojas se han diseminado alrededor del mundo de manera inadvertida por parte de los seres humanos. Los dinoflagelados viajan sobre todo en agua de mar que es bombeada en los tanques de lastre de los buques cargueros y luego se descarga en puertos distantes.

En ocasiones, un protista liberado en un nuevo ambiente tiene un impacto dañino no porque abrume a un ecosistema, sino porque directamente causa una enfermedad. ¿Cuáles son algunos ejemplos de tales enfermedades introducidas entre los alveolados?

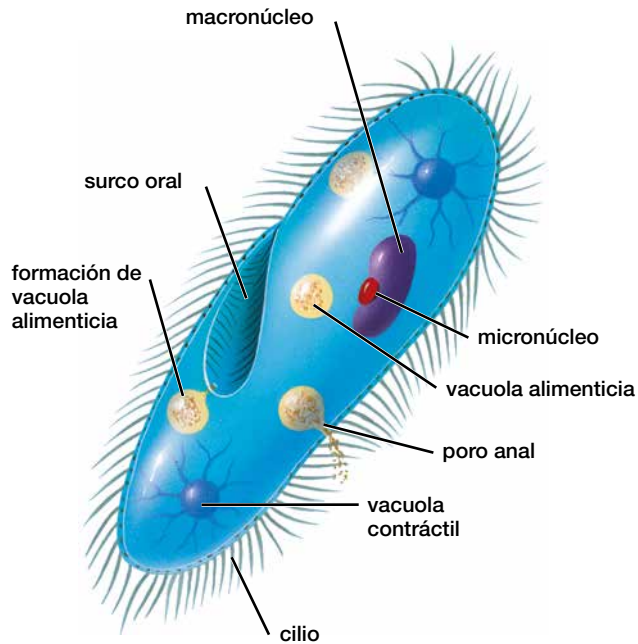
Los apicomplejos son parásitos y no tienen medio de locomoción

Todos los **apicomplejos** son parásitos y viven dentro de los cuerpos, y en ocasiones dentro de las células individuales, de sus huéspedes. Forman esporas infecciosas: estructuras resistentes transmitidas de un huésped a otro a través de alimento, agua o la mordedura de un insecto infectado. Cuando adultos, los apicomplejos no tienen medio de locomoción. Muchos tienen ciclos de vida complejos, una característica común de los parásitos. Un ejemplo bien conocido es el parásito del paludismo *Plasmodium* (FIG. 21-10). Partes de su ciclo de vida los pasa en el cuerpo de un mosquito *Anopheles* hembra. El mosquito no resulta dañado por la presencia de *Plasmodium* y con el tiempo puede morder a un ser humano y transmitir el protista a la desafortunada víctima. El protista se desarrolla en el hígado de la persona, luego entra a la sangre, donde se reproduce con rapidez en los eritrocitos. Cuando las células sanguíneas se rompen, liberan grandes cantidades de esporas, que causan la fiebre recurrente del paludismo. Los mosquitos no infectados pueden adquirir al parásito al alimentarse de la sangre de una víctima de paludismo, lo que difunde el parásito cuando muere a otra persona.

Las especies *Plasmodium* infectan muchos tipos de animales. *Plasmodium relatum*, por ejemplo, infecta aves y produce paludismo aviar. Se introdujo a Hawái, que antes estaba libre de paludismo aviar, en la sangre de especies de aves exóticas liberadas de manera intencional en las islas. No obstante, las aves hawaianas nativas, que no



► **FIGURA 21-10** El ciclo de vida del parásito del paludismo



▲ **FIGURA 21-11 La complejidad de los ciliados** El ciliado *Paramecium* ilustra algunas organelas ciliadas importantes. El surco oral actúa como boca, las vacuolas alimenticias (sistemas digestivos miniatura) se forman en su ápice, y los desechos se expulsan mediante exocitosis a través de un poro anal. Las vacuolas contráctiles regulan el equilibrio de agua.

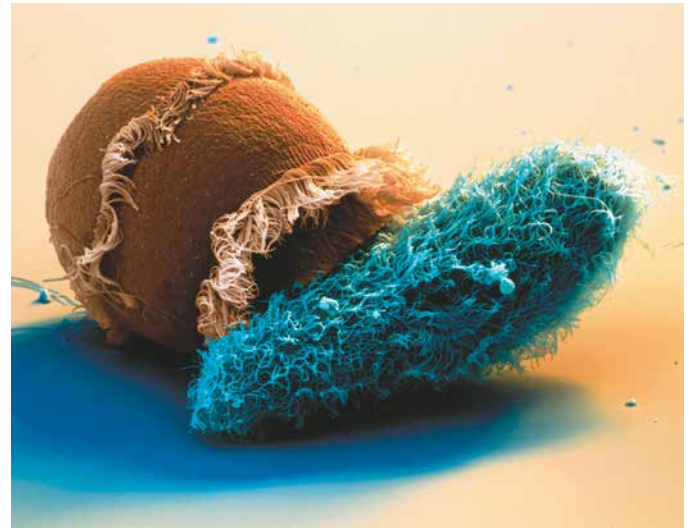
evolucionaron defensas inmunológicas contra el paludismo, al principio permanecieron no infectadas. Sin embargo, en la década de 1920, la especie de mosquito que transmite paludismo aviar se introdujo de manera accidental a la isla. Entonces el paludismo se difundió con rapidez a través de las poblaciones de aves nativas y fue un gran contribuyente a la extinción de muchas especies nativas.

Los ciliados son los más complejos de los alveolados

Los **ciliados**, que habitan agua dulce y salada, representan la cúspide de la complejidad unicelular. Poseen muchas organelas especializadas, incluidos cilios, los cortos brotes parecidos a cabellos por los cuales reciben su nombre. En el bien conocido género de agua dulce *Paramecium*, hileras de cilios cubren toda la superficie corporal del organismo (**FIG. 21-11**). El batimiento coordinado de los cilios impulsa la célula a través del agua a una tasa de un milímetro (alrededor de 10 longitudes corporales) por segundo: un récord de rapidez protista. Aunque sólo es una célula, *Paramecium* responde a su ambiente como si tuviera un sistema nervioso bien desarrollado. Enfrentada con un químico nocivo o una barrera física, la célula de inmediato regresa mediante la inversión de sus cilios y entonces avanza en una nueva dirección. Algunos ciliados, como *Didinium*, son depredadores consumados (**FIG. 21-12**).

Los rizarios tienen pseudópodos delgados

Los protistas en algunos grupos diferentes poseen membranas plasmáticas flexibles que pueden extender en cualquier dirección para formar proyecciones con forma de dedos llamadas pseudópodos, que usan en locomoción y para engullir alimento. Los pseudópodos de los **rizarios** son delgados y con forma de hebra.



▲ **FIGURA 21-12 Un depredador microscópico** En esta micrografía electrónica de barrido, el ciliado depredador *Didinium* ataca a un *Paramecium*. Observa que los cilios de *Didinium* están confinados a dos bandas, mientras que *Paramecium* tiene cilios sobre todo su cuerpo. Al final, el depredador engullirá y consumirá a su presa. Este drama microscópico podría tener lugar en la punta de un alfiler con espacio de sobra.

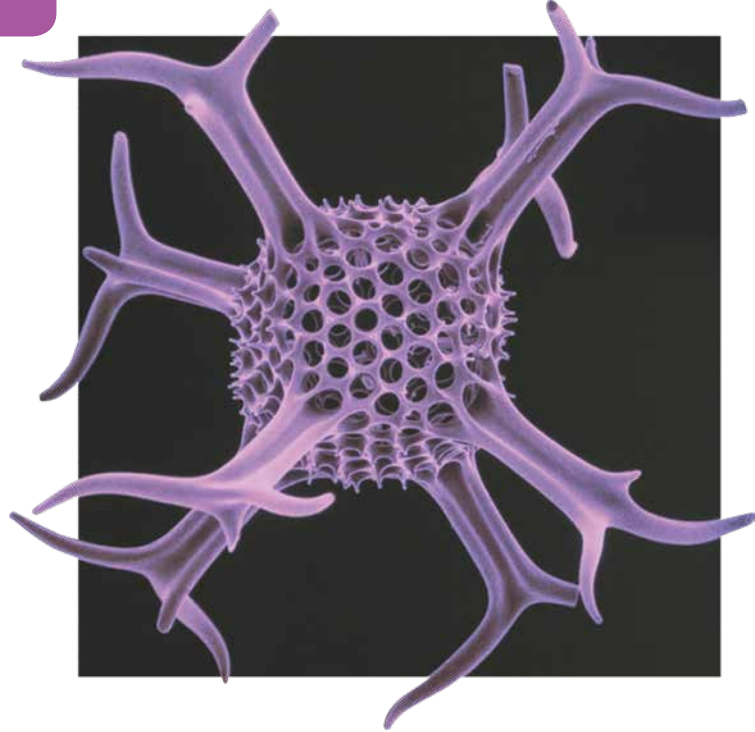
En muchas especies de este grupo, los pseudópodos se extienden a través de conchas duras. Los rizarios incluyen los foraminíferos y los radiolarios.

Los foraminíferos tienen conchas calcáreas

Los **foraminíferos** son sobre todo protistas marinos que producen hermosas conchas, las cuales están construidas sobre todo con carbonato de calcio (tiza; **FIG. 21-13**). Estas elaboradas conchas están perforadas con miríadas de aberturas a través de las cuales se extienden los pseudópodos. Las conchas calcáreas de



▲ **FIGURA 21-13 La concha calcárea de un foraminífero** En un foraminífero vivo, delgados pseudópodos se extenderían a través de las aberturas en la concha, para percibir el ambiente y capturar alimento.



▲ **FIGURA 21-14 Un radiolario** Sólo se muestra la delicada concha vítrea, de modo que no son evidentes los pseudópodos presentes en el organismo vivo.

los foraminíferos muertos, que se hunden en el fondo marino y se acumulan a lo largo de millones de años, han resultado en inmensos depósitos de caliza, como la que forma los famosos White Cliffs de Dover, Inglaterra.

Los radiolarios tienen conchas vítreas

Como los foraminíferos, los **radiolarios** tienen delgados pseudópodos que extienden a través de duras conchas. Sin embargo, las conchas de los radiolarios están hechas de sílice como vidrio (**FIG. 21-14**). La hermosura de estas microscópicas conchas vítreas desde hace mucho ha impresionado a arquitectos, artistas y científicos. El prominente biólogo del siglo XIX, Ernst Haeckel, escribió que “cada mañana me sorprende de nuevo por la inacabable riqueza de estas pequeñas y delicadas estructuras”, y dijo que su estudio temprano de los radiolarios lo inspiró a seguir una carrera en ciencia.

Los amebozoos tienen pseudópodos y carecen de conchas

Los **amebozoos** se mueven al extender pseudópodos con forma de dedo, que también pueden usar para alimentarse; por lo general no tienen conchas. Los principales grupos de amebozoos son las amebas y los mixomicetos.

Las amebas tienen pseudópodos gruesos

Las **amebas** son comunes en lagos y estanques de agua dulce (**FIG. 21-15**). Muchas amebas son depredadores que acosan y engullen presas, pero algunas especies son parásitas. Una forma parásita causa disentería amebiana, una enfermedad que es prevalente en climas cálidos. La ameba causante de disentería se multiplica en la pared intestinal y dispara diarrea severa.



▲ **FIGURA 21-15 Amebas** Las amebas son depredadores activos que se mueven a través del agua para engullir alimentos con gruesos pseudópodos romos.

Los mixomicetos son descomponedores que habitan el lecho boscoso

La forma física de los *mixomicetos* parece desdibujar la frontera entre una colonia de individuos separados y un solo individuo multicelular. El ciclo de vida del mixomiceto consta de dos fases: una etapa móvil de alimentación y una etapa estacionaria reproductiva llamada *cuerpo fructífero* (sorocarpo). Existen dos tipos principales de mixomicetos: acelulares y celulares.

Los mixomicetos acelulares forman una masa multinucleada de citoplasma llamada plasmodio Los **mixomicetos acelulares**, también conocidos como *mixomicetos plasmodios*, constan de una masa de citoplasma que puede abarcar una área de varios metros cuadrados. Aunque la masa contiene miles de núcleos diploides, los núcleos no están confinados en células separadas rodeadas por membranas plasmáticas. Esta estructura, llamada **plasmodio**, explica por qué estos protistas se describen como “acelulares” (sin células). El plasmodio exuda a través de hojas en descomposición y troncos podridos, y engulle alimentos como bacterias y partículas de material orgánico. La masa puede ser de color amarillo o anaranjado brillante (**FIG. 21-16a**). Condiciones secas o hambrunas estimulan al plasmodio a formar cuerpos fructíferos sobre los cuales se producen esporas haploides (**FIG. 21-16b**). Las esporas se dispersan y germinan para producir células haploides móviles. Dos de dichas células pueden encontrarse y fusionarse, con lo que forman un cigoto diploide que da origen a un nuevo plasmodio.

Los mixomicetos viven como células independientes pero se congregan en un pseudoplasmodio cuando el alimento es escaso Los **mixomicetos celulares**, también conocidos como *amebas sociales*, viven en el suelo como células haploides independientes que se mueven y alimentan mediante la producción de pseudópodos. En el género mejor estudiado, *Dictyostelium*, células individuales liberan una señal química cuando el alimento es escaso. Esta señal atrae a las células cercanas hacia una congregación densa que forma una masa parecida a babosa llamada **pseudoplasmodio** (“falso plasmodio”) porque, a diferencia de un verdadero plasmodio, consta de células individuales (**FIG. 21-17**). Un pseudoplasmodio puede verse como una



(a) Plasmodio

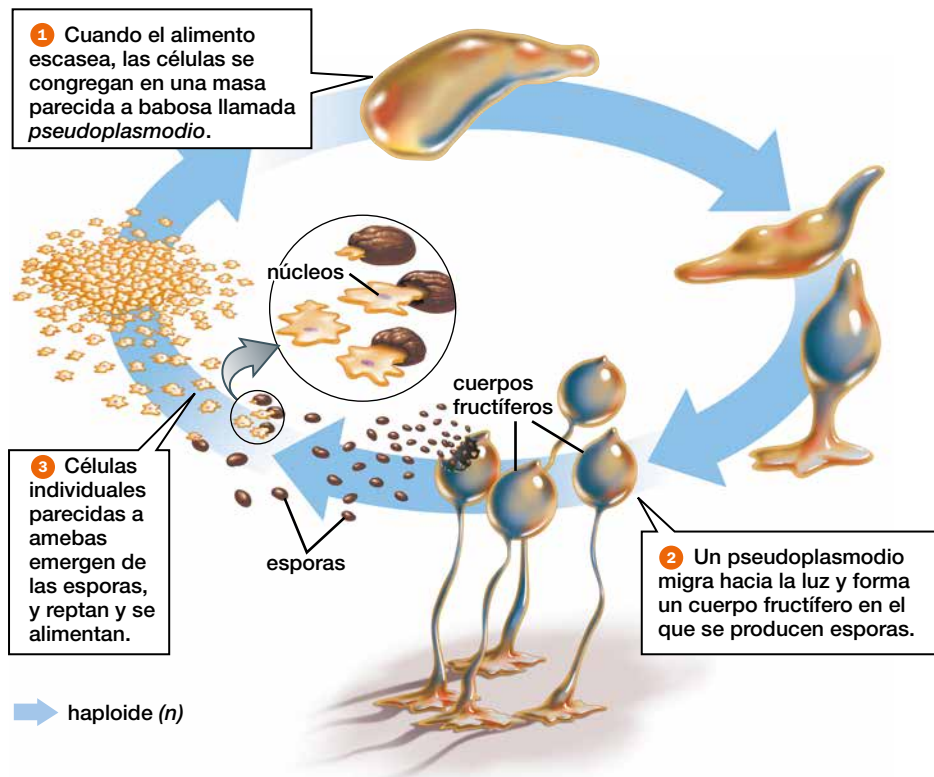


(b) Cuerpos fructíferos

▲ **FIGURA 21-16** Un mixomiceto acelular (a) Un plasmodio exuda sobre una piedra en el lecho boscoso húmedo. (b) Cuando el alimento escasea, la masa se diferencia en cuerpos fructíferos en los que se forman esporas.

colonia de individuos porque las células que lo componen no son todas genéticamente idénticas. Sin embargo en algunas formas, un pseudoplasmodio es más como un organismo multicelular, porque sus células se diferencian en distintos tipos de células, y éstos atienden funciones diferentes. Un pseudoplasmodio se mueve en forma parecida a babosa, y migra hacia un lugar sobre tierra adecuado para la dispersión de esporas,

donde sus células se diferencian para convertir la estructura en un cuerpo fructífero. Las esporas haploides formadas dentro del cuerpo fructífero se dispersan con el viento y germinan directo en nuevos individuos de una sola célula. En algunas circunstancias, dos células independientes pueden fusionarse para formar un cigoto diploide, que se desarrolla en un quiste más grande que a final de cuentas libera esporas haploides.



▲ **FIGURA 21-17** El ciclo de vida de un mixomiceto celular



▲ **FIGURA 21-18 Algas rojas** Algas coralinas rojas del Mar Mediterráneo. Las algas coralinas, que depositan carbonato de calcio dentro de sus cuerpos, contribuyen a los arrecifes de coral en las aguas tropicales.

Las algas rojas contienen pigmentos fotosintéticos rojos

Las algas rojas son algas multicelulares fotosintéticas (**FIG. 21-18**). Estos protistas varían en color del rojo brillante al casi negro; derivan su tonalidad de pigmentos rojos que enmascaran su clorofila verde. Las algas rojas se encuentran casi de manera exclusiva en ambientes marinos. Dominan en aguas tropicales profundas y claras, donde sus pigmentos rojos absorben la luz azul-verdosa de penetración profunda y transfieren esta energía luminosa a la clorofila, donde se utiliza en la fotosíntesis. La energía solar que capturan las algas rojas ayuda a apoyar a los organismos no fotosintéticos en los ecosistemas marinos.

Las algas rojas contienen sustancias gelatinosas con usos comerciales. Una de estas sustancias es el carragenano, una combinación de polisacáridos extraídos de las paredes celulares de varias especies de algas rojas. Los carragenanos se funden a una temperatura relativamente baja y, después de enfriarse, forman

¿TE HAS PREGUNTADO ...

Si te gusta el sushi, tal vez has comido un rollo de sushi, en el cual el arroz y otros alimentos están

rodeados por una sabrosa envoltura verde-negruzca. La envoltura está hecha de los cuerpos secos de un protista multicelular, el

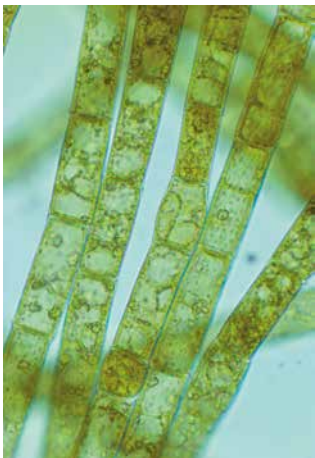
alga roja *Porphyra*. *Porphyra*, también conocida como nori, se produce de manera comercial, con frecuencia en grandes “granjas” costeras donde el alga crece unida a grandes redes que se extienden hacia abajo desde la superficie del océano. Después de cosecharse, las algas se cortan en tiras, se hacen puré, se presionan para formar hojas y se secan, en un proceso muy similar a la elaboración de papel.

de qué están hechas las envolturas de sushi?

un gel que permanece estable a temperatura ambiente. Estas propiedades son útiles para los procesadores de alimentos, y los carragenanos se usan mucho como espesantes y estabilizadores en alimentos producidos de manera comercial, incluidos helados, yogurt, leche sabor chocolate, leche de soja, gelatinas, sopas, aderezos para ensaladas y embutidos.

Las clorofitas son algas verdes

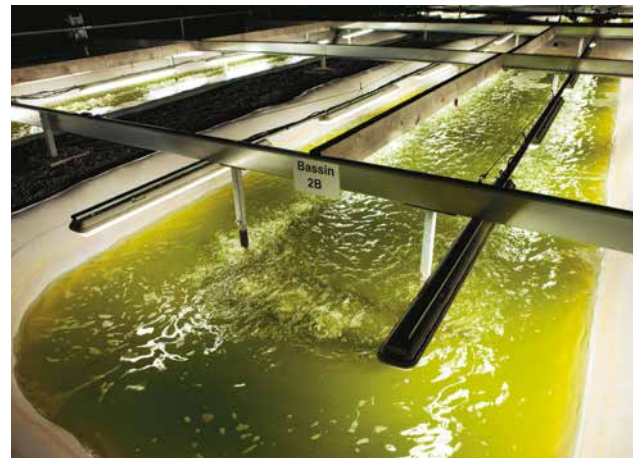
Las **clorofitas** son un clado de algas verdes que incluyen especies tanto multicelulares como unicelulares. La mayoría de las algas clorofitas viven en estanques y lagos de agua dulce, pero algunas viven en los océanos. Algunas, como *Oedogonium*, forman delgados filamentos a partir de largas cadenas de células (**FIG. 21-19a**). Otras especies de clorofitas forman colonias que contienen cúmulos de células que son un tanto interdependientes y representan una estructura intermedia entre formas unicelulares y multicelulares. Estas colonias varían desde pocas células hasta algunos miles de ellas, como en *Volvox*. La mayoría de las clorofitas son pequeñas, pero algunas especies marinas son grandes. Por ejemplo, *Ulva*, o lechuga de mar, es similar en tamaño a las hojas de su tocaya (**FIG. 21-19b**).



(a) *Oedogonium*



(b) *Ulva*



(c) Cultivo de algas verdes para biocombustible

▲ **FIGURA 21-19 Clorofitas** (a) *Oedogonium* es un alga verde filamentosa compuesta de hebras con un grosor de una sola célula. (b) *Ulva* es un alga verde multicelular que asume una forma parecida a hoja. (c) Los biocombustibles producidos a partir de algas cultivadas en una instalación como la que se muestra algún día podrán satisfacer una porción significativa de las necesidades de energía, si pueden superarse los obstáculos técnicos.

Algunas especies de clorofitas en la actualidad están bajo cultivo intenso por parte de compañías que esperan usarlas para la producción comercial de biocombustibles (FIG. 21-19c). Los combustibles basados sobre algas clorofitas en principio podrían sustituir los decrecientes combustibles fósiles con un combustible renovable cuya producción y uso libera menos dióxido de carbono en la atmósfera. Sin embargo, los esfuerzos para desarrollar un proceso eficiente y económicamente viable para convertir algas en combustible todavía no han sido exitosos. Algunos científicos argumentan que la bioingeniería tiene la clave para triunfar y comenzaron la investigación dirigida para someter a ingeniería

genomas clorofita para producir un organismo novedoso capaz de producir combustible de forma eficiente bajo condiciones industriales.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- mencionar los principales grupos taxonómicos de protistas y las características clave de cada grupo?
- describir algunos ejemplos de cómo los miembros de cada grupo afectan a los seres humanos?

ESTUDIO DE CASO

OTRO VISTAZO

Monstruo verde

Caulerpa taxifolia, el alga invasora que amenaza infestar el Mediterráneo, es una clorofita. Esta especie y otros miembros de su género tienen cuerpos muy extraños. Por el exterior parecen plantas, con estructuras como raíces que se unen al fondo marino y con otras estructuras que parecen tallos y hojas, que se elevan a una altura de varios centímetros. Sin embargo, a pesar de su aparente semejanza con una planta, el cuerpo de *Caulerpa* consta de una sola célula extremadamente grande. Todo el cuerpo está rodeado por una sola membrana celular continua. El interior consta de citoplasma que contiene muchos núcleos pero no está subdividido. Es extraordinario que una sola célula pueda tomar una forma tan compleja.

Un potencial problema con la organización unicelular de *Caulerpa* puede surgir cuando su cuerpo se daña, acaso por acción de las olas o cuando un depredador la muerde. Cuando la membrana celular se rompe, todo el citoplasma del organismo podría salir, un evento que sería mortal. Pero *Caulerpa* evolucionó una defensa contra esta potencial calamidad. Poco después de que la membrana celular se rompe, rápidamente se llena con un “tapón de herida” que cierra la brecha. Después de establecer el tapón, la célula comienza a crecer y regenera cualquier porción perdida.

Esta capacidad para regenerarse es un componente clave de la habilidad de *Caulerpa taxifolia* para dispersarse con rapidez en

nuevos ambientes. Si parte de una *Caulerpa* se rompe y deriva hacia una nueva ubicación, el fragmento puede regenerar todo un cuerpo nuevo. El individuo regenerado se convierte en el fundador de una nueva colonia que crece con rapidez, y estas colonias de crecimiento rápido pueden aparecer en cualquier parte del mundo. Las autoridades en muchos países se preocupan de que la cepa de acuario de *Caulerpa* pueda invadir sus aguas costeras, transportadas de manera inadvertida por barcos desde el Mediterráneo o liberadas por acuaristas descuidados. De hecho, la *Caulerpa* invasora ya no está restringida al Mediterráneo. Ahora florece en al menos 13 ubicaciones en Australia. También apareció en dos ubicaciones en California, pero ahí las autoridades fueron capaces de erradicarla después de siete años de intenso esfuerzo. Australia todavía no ha sido tan afortunada, y ahí *Caulerpa taxifolia* sigue dispersándose.

CONSIDERA ESTO ¿Es importante detener la dispersión de *Caulerpa*? Los gobiernos invierten recursos sustanciales para combatir las especies introducidas y evitar que sus poblaciones aumenten y se dispersen. ¿Este es un uso inteligente de fondos? ¿Puedes pensar en algunos argumentos contra gastar tiempo y dinero para este propósito?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

21.1 ¿Qué son los protistas?

“Protista” es un término de conveniencia que se refiere a cualquier eucarionte que no es una planta, animal u hongo. La mayoría de los protistas son eucariontes unicelulares muy complejos, pero algunos forman colonias, y algunos, como las algas, son multicelulares.

Los protistas presentan diversos modos de nutrición, reproducción y locomoción. Los protistas fotosintéticos forman gran parte del fitoplancton, que tiene un papel ecológico clave. Algunos protistas causan enfermedades humanas; otros son plagas de los cultivos.

21.2 ¿Cuáles son los principales grupos de protistas?

Los grupos protistas incluyen excavados (diplomonados y parabasalidos), euglenozoos (euglénidos y kinetoplástidos), estramenópilos (mohos acuáticos, diatomeas y algas pardas), alveolados (dinoflagelados, apicomplejos y ciliados), rizarios (foraminíferos y radiolarios), amebozoos (amebas y mixomicetos), algas rojas y algas clorofitas.

Términos clave

algas 370	foraminífero 377
alveolado 374	kinetoplástido 372
ameba 378	mixomiceto celular 378
amebozoos 378	mixomicetos
apicomplejo 376	acelulares 378
ciliado 377	moho acuático 373
clorofita 380	parabasáido 372
diatomea 373	plasmodio 378
dinoflagelado 374	protista 369
diplomonado 370	protozoo 370
estramenópilo 373	pseudoplasmodio 378
euglenido 372	pseudópodo 369
euglenozoo 372	radiolario 378
excavado 370	rizario 377
fitoplancton 373	vacuola alimenticia 369

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- ¿Cuál de los siguientes enunciados acerca de los protistas es falso?
 - Algunos protistas son fotosintéticos.
 - Todos los protistas son eucariontes.
 - Aunque los protistas son diversos, forman un solo clado.
 - Los protistas incluyen especies tanto unicelulares como multicelulares.
- La dañina explosión protista conocida como “marea roja” se produce por
 - apicomplejos.
 - dinoflagelados.
 - algas rojas.
 - foraminíferos.
- ¿A cuál de los siguientes grupos pertenece el organismo que causa paludismo?
 - alveolados
 - mixomicetos
 - ciliados
 - apicomplejos
- Las extensiones con forma de dedo de la membrana celular que algunos protistas usan para alimentación o locomoción se llaman
 - pseudópodos.
 - cilios.
 - flagelos.
 - vacuolas alimenticias.
- Una persona que desarrolla diarrea severa después de beber agua no tratada en un viaje de campamento es probable que haya sido infectada por
 - Plasmodium*, un apicomplejo.
 - Ulva*, un clorofita.
 - Paramecium*, un ciliado.
 - Giardia*, un diplomonado.

Llena los espacios

- Los protistas que absorben nutrimentos de sus alrededores pueden actuar como _____ de materia orgánica muerta o como _____ dañino de organismos vivientes más grandes.
- Los protistas fotosintéticos se conocen de manera colectiva como _____; los protistas unicelulares no fotosintéticos se conocen de manera colectiva como _____.
- Los cloroplastos protista rodeados por membranas de cuatro capas surgieron evolutivamente a través de _____, en la que un protista no fotosintético ancestral engulló pero no digirió _____.
- El protista patógeno que causa paludismo es un miembro del grupo _____, y el protista que causa enfermedad del sueño es miembro del grupo _____.
- Las distintas enfermedades vegetales mildiú son causadas por protistas en el grupo _____. Los mixomicetos son miembros del grupo _____.
- Los protistas que constituyen una proporción grande de fitoplancton de la Tierra incluyen _____ y _____. El grupo protista que contiene la especie que muy probablemente algún día se cultivará para la producción de biocombustible es _____.

Preguntas de repaso

- Menciona las principales diferencias entre procariontes y protistas.
- ¿Qué es endosimbiosis secundaria?
- ¿Cuál es la importancia de los dinoflagelados en los ecosistemas marinos? ¿Qué puede ocurrir con los ecosistemas marinos cuando ciertas especies de dinoflagelados se reproducen con rapidez?
- ¿Cuál es el principal papel ecológico que tienen las algas unicelulares?
- ¿Cuál grupo protista consta por completo de formas parásitas?
- ¿Cuáles grupos protista incluyen algas?
- ¿Cuáles grupos protista incluyen especies que usan pseudópodos?

Aplicación de conceptos

- La estructura interna de muchos protistas es mucho más compleja que la de las células de organismos multicelulares. ¿Esto significa que el protista está involucrado en actividades más complejas que el organismo multicelular? Si no, ¿por qué las células protistas son más complicadas?
- ¿Cuáles son algunos de los beneficios y servicios importantes proporcionados por los protistas a otros organismos de la Tierra?

22

LA DIVERSIDAD DE PLANTAS

ESTUDIO DE CASO



La enorme florapestosa de *Rafflesia arnoldii* es un regalo para los visitantes de los bosques lluviosos asiáticos.

Reina de los parásitos

LA FLOR DE LA APESTOSA *Rafflesia arnoldii* causa una fuerte impresión. Por una razón: es enorme; una sola flor puede medir casi un metro de diámetro. También tiene una apariencia más bien extraña, que consta sobre todo de lóbulos carnosos parecidos a hongos. Pero como su nombre indica, lo que hace casi imposible de ignorar a una *Rafflesia arnoldii* es su aroma, que se ha descrito como “un penetrante olor más repulsivo que cualquier cadáver de búfalo en un avanzado estado de descomposición”.

A diferencia de la mayoría de las plantas, una *R. arnoldii* no tiene hojas, raíces o tallos visibles. De hecho, es un parásito, y su cuerpo está por completo incrustado en el tejido de su huésped, una parra de la familia de las uvas. Puesto que no tiene hojas, la *R. arnoldii* no puede producir alimento por cuenta propia, y en vez de ello extrae todos sus nutrientes de su huésped. El parásito se vuelve visible fuera del cuerpo de su huésped sólo cuando uno de sus brotes florales con forma de col empuja a través de la superficie del tallo de su huésped y su gigante florapestosa se abre durante más o menos una semana antes de marchitarse y caer. Si una flor macho y una flor hembra se abren y cierran de manera simultánea, la flor hembra puede fecundarse y producir semillas. Una semilla que se disperse en las heces de un animal que la haya consumido, y que aterrice en un tallo de la especie huésped, puede germinar y penetrar un nuevo huésped.

Cuando piensas en plantas, es posible que primero pienses en su característica más obvia: hojas verdes que capturan energía solar mediante fotosíntesis. Entonces, puede parecer extraño que este capítulo acerca de las plantas comience con una planta peculiar que no fotosintetiza. Sin embargo, las excentricidades como la *R. arnoldii* sirven como recordatorios de que la evolución no siempre sigue una ruta predecible, y que incluso una adaptación al parecer tan valiosa como la capacidad para vivir de la luz solar puede perderse. ¿Qué otras características interesantes aparecieron durante la historia evolutiva de las plantas?

DE UN VISTAZO

22.1 ¿Cuáles son las principales características de las plantas?

22.2 ¿Cómo evolucionaron las plantas?

22.3 ¿Cuáles son los principales grupos de plantas?

22.4 ¿Cómo las plantas afectan a otros organismos?

22.1 ¿CUÁLES SON LAS PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS DE LAS PLANTAS?

¿Qué distingue a las plantas de otros organismos? La mayoría de las plantas presentan tres rasgos característicos: fotosíntesis, embriones multicelulares y alternación de generaciones, como se explica más adelante. Cada uno de estos rasgos también ocurre en algunos otros tipos de organismos, pero sólo las plantas combinan los tres.

Las plantas son fotosintéticas

Tal vez la característica más notable de casi todas las plantas es su color verde, el cual proviene de la presencia de clorofila en muchos tejidos de la planta. La clorofila tiene un papel crucial en la fotosíntesis, el proceso mediante el cual las plantas usan la energía de la luz solar para convertir agua y dióxido de carbono en azúcar (véase el Capítulo 7). Sin embargo, clorofila y fotosíntesis no son únicos para las plantas; también se presentan en muchos tipos de protistas y procariontes.

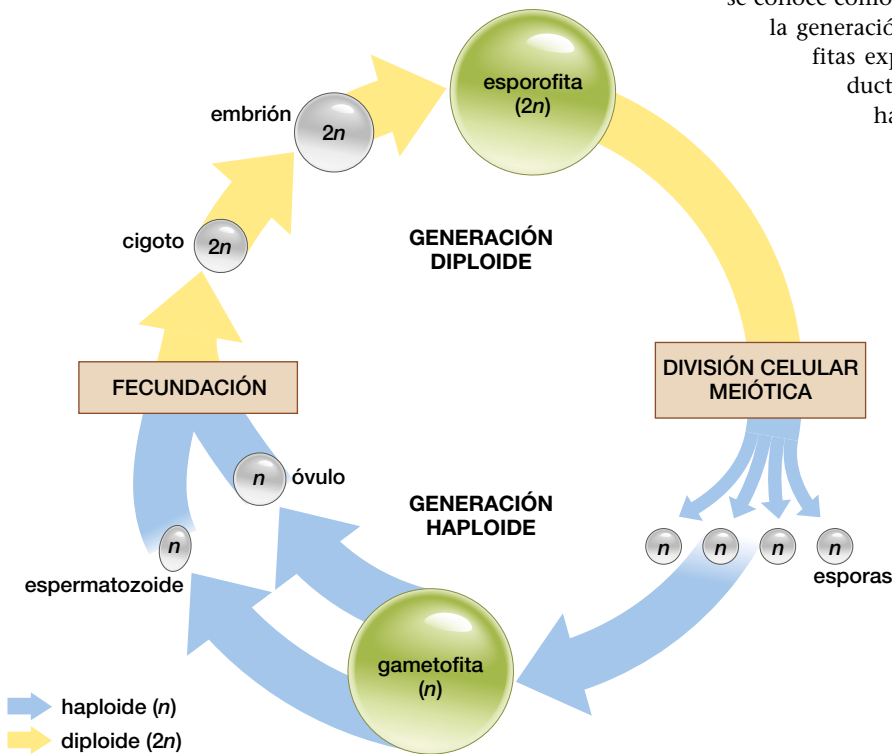
Las plantas tienen embriones dependientes multicelulares

Las plantas se distinguen de otros organismos fotosintéticos por sus embriones característicos. Un embrión de planta es multicelular y está unido a y depende de su progenitor. Conforme crece y se desarrolla, el embrión recibe nutrimentos de los tejidos de la planta progenitora. Los embriones multicelulares dependientes no se encuentran entre los protistas fotosintéticos.

Las plantas tienen generaciones haploides y diploides multicelulares alternadas

La reproducción de las plantas se caracteriza por un tipo de ciclo de vida llamado **alternación de generaciones** (FIG. 22-1). En los organismos con alternación de generaciones, generaciones multicelulares diploide y haploide separadas se alternan. (Recuerda que un organismo diploide tiene cromosomas pareados; un organismo haploide tiene cromosomas no pareados.) En la generación diploide ($2n$), el cuerpo consta de células diploides y se conoce como **esporofita**. El embrión multicelular es parte de la generación esporofita diploide. Ciertas células de esporofitas experimentan meiosis para producir células reproductoras haploides (n) llamadas **esporas**. Las esporas haploides se desarrollan en cuerpos haploides multicelulares llamados **gametofitos**.

Un gametofito a final de cuentas produce gametos haploides masculino y femenino (espermatozoide y óvulo) por mitosis. Los gametos, como esporas, son células reproductoras pero, a diferencia de las esporas, un gameto individual por sí solo no puede desarrollarse en un nuevo individuo. En vez de ello, dos gametos de sexos opuestos deben reunirse y fusionarse para formar un nuevo individuo diploide. En las plantas, los gametos producidos por gametofitos se fusionan para formar un cigoto diploide (un óvulo fecundado), que se desarrolla en un embrión diploide. El embrión se desarrolla en un esporofito maduro, y el ciclo comienza de nuevo.



▲ **FIGURA 22-1 Alternación de generaciones en plantas** Como se muestra en esta representación generalizada del ciclo de vida de una planta, una generación esporofita diploide produce esporas haploides a través de división celular meiótica. Las esporas se desarrollan en una generación gametofita haploide que produce gametos haploides mediante división celular mitótica. La fusión de estos gametos resulta en un cigoto diploide que se desarrolla en la planta esporofita.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir las características que distinguen las plantas de otros tipos de organismos?

22.2 ¿CÓMO EVOLUCIONARON LAS PLANTAS?

Las plantas forman un clado con un clado más grande que también incluye varios grupos de algas verdes que de manera colectiva se conoce como *carofitas*. (Un clado es un grupo formado por todos los descendientes de un ancestro común particular.) Las algas carofitas incluyen parientes vivos más cercanos de las plantas, las caráceas (FIG. 22-2). El estrecho vínculo evolutivo entre las caráceas y las plantas se reveló mediante comparaciones de ADN y se refleja en semejanzas adicionales entre plantas y carofitas. Por ejemplo, plantas y carofitas almacenan alimento como almidón y tienen paredes celulares hechas de celulosa, y ambas usan el mismo tipo de clorofila en la fotosíntesis (*clorofilas a y b*).

Los ancestros de las plantas vivieron en el agua

Los ancestros de las plantas fueron protistas fotosintéticos, tal vez similares a las caráceas. Como las caráceas modernas, los protistas que dieron origen a las plantas presuntamente carecieron de raíces, tallos, hojas verdaderas, y de estructuras reproductivas complejas como flores o conos, características que aparecieron sólo tiempo después en la historia evolutiva de las plantas. Además, los ancestros de las plantas estuvieron confinados a hábitats acuáticos.

Para estos ancestros de las plantas, la vida en el agua tuvo muchas ventajas. Por ejemplo, en el agua, un cuerpo está bañado en una solución rica en nutrientes, está sostenido por flotación, y no es probable que se seque. Además, la vida en el agua facilita la reproducción, porque gametos y cigotos pueden transportarse en las corrientes marinas o impulsarse mediante flagelos.

Las primeras plantas invadieron la tierra

A pesar de los beneficios de los ambientes acuáticos, plantas primitivas invadieron hábitats en tierra. En la actualidad, la mayoría de las plantas viven en tierra. El mudarse a tierra trajo sus propias ventajas, incluso el acceso a luz solar sin impedimento por el agua que puede bloquear sus rayos, acceso a nutrientes contenidos en rocas superficiales, y libre de depredadores. Sin embargo, el mudarse a tierra también impuso ciertos retos; las plantas ya no podían depender del ambiente acuoso para proporcionar soporte, humedad, nutrientes y transportación de gametos y cigotos. Como resultado, la vida en tierra favoreció en las plantas la evolución de rasgos que ayudaron a satisfacer estos retos ambientales.

Los cuerpos de las plantas evolucionaron para resistir la gravedad y la sequía

Algunas de las adaptaciones clave a la vida en tierra surgieron temprano en la evolución de las plantas y ahora se encuentran casi en todas las plantas terrestres (FIG. 22-3). Estas adaptaciones tempranas incluyen:

- Raíces o estructuras parecidas a raíces que anclan la planta y absorben agua y nutrientes del suelo.
- Una **cutícula** cerosa que cubre las superficies de las hojas y tallos y limita la evaporación del agua.
- Poros llamados **estomas** en las hojas y tallos que se abren para permitir el intercambio de gases, pero se cierran cuando el agua es escasa, lo que reduce la cantidad de agua perdida por evaporación.

Otras adaptaciones clave ocurrieron poco más tarde en la transición hacia la vida terrestre y ahora están difundidas pero no son universales entre las plantas (la mayoría de las plantas no vasculares, descritas más adelante, carecen de estos rasgos):

- Tejidos conductores llamados **xilema** y **floema** que transportan agua y sustancias disueltas. El xilema conduce agua y minerales hacia arriba desde las raíces; el floema conduce los



▲ **FIGURA 22-2 Chara, una carácea** Las algas verdes conocidas como caráceas son los parientes vivos más cercanos de las plantas.

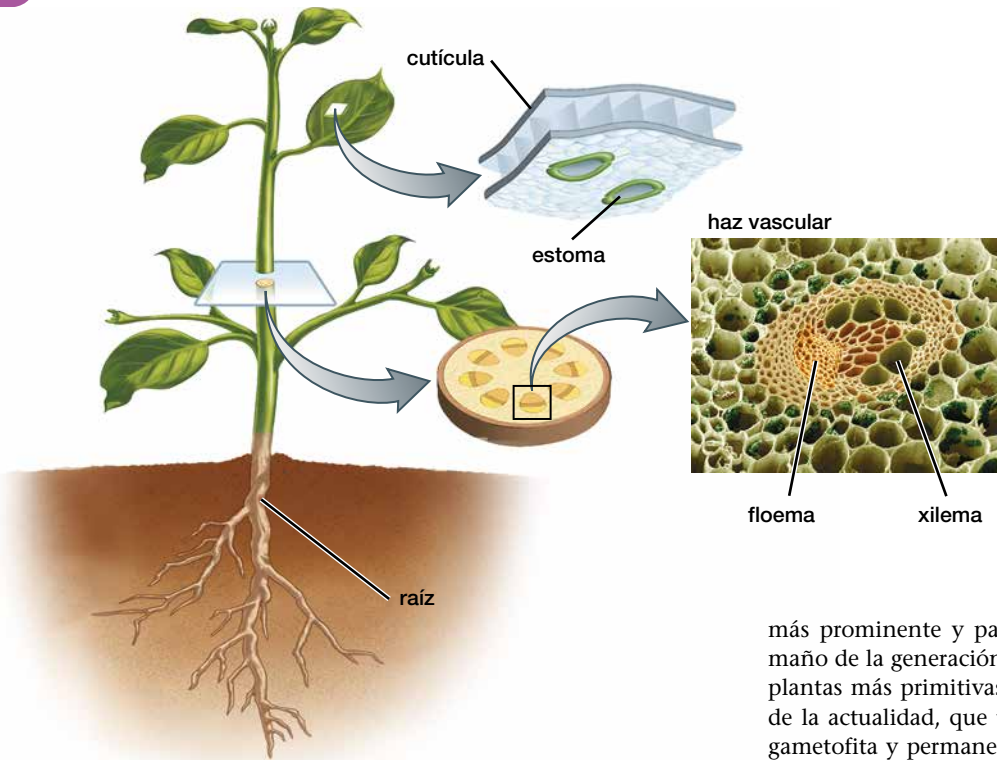


FIGURA 22-3 Primeras adaptaciones para la vida sobre tierra Las adaptaciones para la vida sobre tierra incluyen raíces que anclan la planta, una cutícula superficial cerosa que reduce la evaporación, estomas que pueden cerrarse para conservar agua, y (en las plantas vasculares) tejidos xilema y floema impregnados con lignina que transportan agua y nutrientes y ayudan a sostener el cuerpo de la planta.

productos de la fotosíntesis a diferentes partes del cuerpo de la planta.

- La sustancia endurecedora **lignina**, un polímero rígido que impregna las células de los tejidos conductores y soporta el cuerpo de la planta contra la fuerza de gravedad.

Las plantas evolucionaron células sexuales que dispersan sin agua y protección para sus embriones

Los grupos de plantas más difundidos, conocidos de manera colectiva como plantas con semillas, se caracterizan por células sexuales que no dependen del agua para su dispersión y por embriones en especial bien protegidos y bien abastecidos. Las adaptaciones clave de estos grupos de plantas son polen, semillas y, en las plantas con flores, flores y frutos.

Las primeras plantas con semillas sacaron ventaja sobre sus competidores al producir granos de polen secos y microscópicos que permitieron al viento, en lugar de al agua, transportar los gametos masculinos. Las primeras plantas con semillas también produjeron semillas, las cuales ofrecen protección y nutrición para el desarrollo de los embriones y el potencial para una dispersión más efectiva. Más tarde llegó la evolución de flores, que atrajeron polinizadores animales capaces de entregar polen de manera más precisa que el viento. Los frutos también atrajeron animales, que consumieron el fruto y dispersaron sus semillas en sus heces.

Las plantas que evolucionaron más recientemente tienen gametofitos más pequeñas

La historia evolutiva de las plantas ha estado marcada por una tendencia para que la generación esporofita se vuelva cada vez

más prominente y para que se reduzcan la longevidad y el tamaño de la generación gametofita. Por ende, se considera que las plantas más primitivas eran similares a las plantas no vasculares de la actualidad, que tienen una esporofita más pequeña que la gametofita y permanecen unidas a ella. En contraste, las plantas que se originaron un poco más tarde, como los helechos y las otras plantas vasculares sin semillas, presentan un ciclo de vida en el que la esporofita es dominante, y la gametofita es una planta independiente mucho más pequeña. Por último, en el grupo de plantas de evolución más reciente, las plantas con semillas, las gametofitas son microscópicas y apenas reconocibles como una generación alterna. Sin embargo, estas pequeñas gametofitas todavía producen los óvulos y los espermatozoides que se unen para formar el cigoto que se desarrolla en la esporofita diploide.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir al probable ancestro de las plantas?
- identificar los parientes vivos más cercanos de las plantas y explicar sus semejanzas y diferencias con las plantas?
- describir las adaptaciones que equiparon a las plantas para la vida sobre tierra?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Reina de los parásitos

La *Rafflesia arnoldii*, con sus enormes flores de un metro de diámetro, al parecer evolucionó a partir de un ancestro con flores pequeñas. Un análisis reciente de secuencias de ADN reveló que el grupo vegetal más estrechamente relacionado con el grupo que incluye a la *R. arnoldii* es la euforbia, plantas con flores sobre todo pequeñas. El análisis también demostró que el ancestro común de las euforbias y *R. arnoldii* tal vez tenía flores que medían alrededor de 1/80 del tamaño de las flores de *R. arnoldii* modernas.

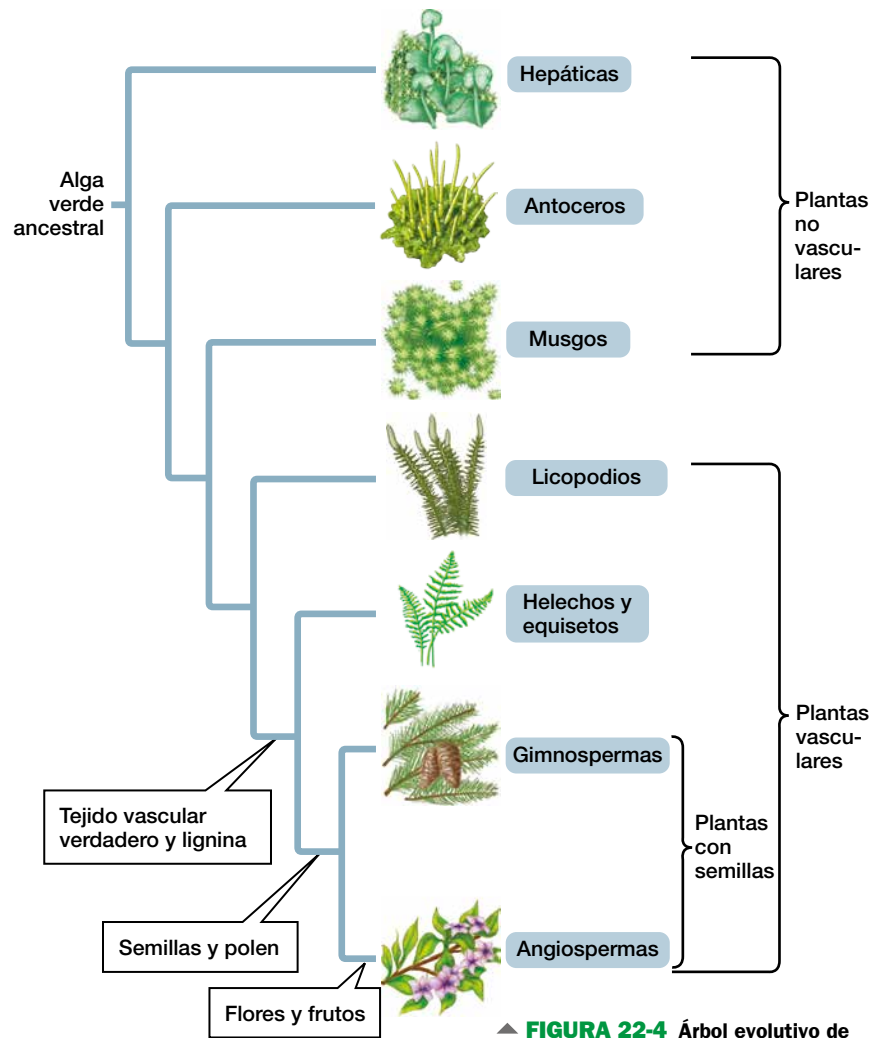
En completo contraste con *R. arnoldii* y sus parientes, muchas plantas no tienen flores en absoluto. ¿Cómo son estas plantas sin flores?

22.3 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPALES GRUPOS DE PLANTAS?

Dos grupos principales de plantas terrestres surgieron a partir de ancestros de algas (FIG. 22-4 y TABLA 22-1). Los miembros de un grupo, las **plantas no vasculares** (también llamadas *briofitas*), requieren un ambiente húmedo para reproducirse y por ende están a horcajadas en la frontera entre la vida acuática y la terrestre. El otro grupo, las **plantas vasculares** (también llamado *traqueofitas*), ha colonizado hábitats más secos.

Las plantas no vasculares carecen de estructuras conductoras

Las plantas no vasculares conservan algunas características de sus ancestros algas. Sus gametos se dispersan con el agua y carecen de raíces, hojas y tallos verdaderos. Sí poseen estructuras de anclaje parecidas a raíces llamadas *rizoides* que llevan agua y nutrientes hacia el cuerpo de la planta, pero las plantas no vasculares carecen de estructuras bien desarrolladas para conducir agua y nutrientes. En vez de ello, deben apoyarse en la difusión lenta o en tejidos conductores pobremente desarrollados para distribuir agua y otros nutrientes. Como resultado, su tamaño corporal es limitado y también está restringido por la ausencia del agente endurecedor lignina en sus cuerpos. Sin lignina, las plantas no vasculares no pueden crecer mucho hacia arriba; la mayoría de ellas miden menos de 2.5 cm de alto.



▲ FIGURA 22-4 Árbol evolutivo de algunos grupos de plantas principales

TABLA 22-1 Características de los principales grupos de plantas

Grupo	Subgrupo	Relación de esporofito y gametofito	Transferencia de células reproductivas	Desarrollo embrionario temprano	Dispersión	Estructuras de transporte de agua y nutrientes
Plantas no vasculares	Hepáticas	El gametofito es dominante: el esporofito se desarrolla a partir de un cigoto retenido en un gametofito	Espermatozoides móviles nadan hacia un óvulo estacionario retenido en un gametofito	Ocurre dentro del arqueogonio de un gametofito	El viento transporta esporas haploides	Ausentes
	Antoceros					
	Musgos					
Plantas vasculares	Licopodios	El esporofito es dominante: se desarrolla a partir de un cigoto retenido en un gametofito	Espermatozoides móviles nadan hacia un óvulo estacionario retenido en un gametofito	Ocurre dentro del arqueogonio de un gametofito	El viento transporta esporas haploides	Presentes
	Equisetos y helechos					
	Gimnospermas					
	Angiospermas	El esporofito es dominante: el gametofito microscópico se desarrolla dentro de un esporofito	Polen, disperso por el viento o por animales, lleva espermatozoides hacia un óvulo estacionario dentro de una flor	Ocurre dentro de una semilla protectora que contiene un suministro alimenticio; la semilla está encapsulada dentro del fruto	Animales, viento o agua dispersan frutos que portan semillas	Presentes

Las plantas no vasculares incluyen hepáticas, antoceros y musgos

Las plantas no vasculares incluyen tres grupos: hepáticas, antoceros y musgos. Hepáticas y antoceros se llaman así por sus formas. Los gametofitos de ciertas especies de hepáticas tienen una forma lobulada que recuerda la de un hígado (**FIG. 22-5a**). Los esporofitos antoceros por lo general tienen una forma puntiaguda, un tanto parecida a cuerno (**FIG. 22-5b**). Hepáticas y antoceros son más abundantes en áreas donde hay mucha humedad, como en la mayoría de los bosques y cerca de los bancos de corrientes acuáticas y estanques.

Los musgos son las plantas no vasculares más diversas y abundantes (**FIG. 22-5c**). Como las hepáticas y los antoceros, es más probable encontrar los musgos en hábitats húmedos. Sin embargo, algunos musgos tienen una cubierta impermeable que reduce la pérdida de agua. Muchos de estos musgos también pueden sobrevivir a la pérdida de mucha del agua en sus cuerpos; se deshidratan y quedan latentes durante periodos secos, pero absorben agua y reanudan el crecimiento cuando regresa la humedad. Tales musgos pueden sobrevivir en desiertos, en roca

desnuda y en latitudes muy al norte y al sur, donde la humedad es baja y el agua líquida es escasa durante gran parte del año.

Los musgos del género *Sphagnum* están en especial difundidos y viven en hábitats húmedos en regiones septentrionales alrededor del mundo. En muchos de estos hábitats septentrionales húmedos, *Sphagnum* es la planta más abundante y forma extensas matas (**FIG. 22-5d**). Puesto que la descomposición es lenta en los climas fríos, y dado que *Sphagnum* contiene compuestos que inhiben el crecimiento bacteriano, los *Sphagnum* muertos pueden decaer con lentitud. Como resultado, tejido musgoso algo decaído puede acumularse en depósitos que, a lo largo de miles de años, pueden alcanzar cientos de metros de grosor. Estos depósitos se conocen como turba. Desde hace mucho tiempo la turba se ha explotado para usarse como combustible, una práctica que continúa en la actualidad en Irlanda, Finlandia, Rusia y otros países septentrionales. Sin embargo, ahora la turba con más frecuencia se recolecta para usarse en horticultura. La turba seca puede absorber muchas veces su propio peso en agua, lo que la vuelve útil como acondicionador de suelo y como material de embalaje para transportar plantas vivas.



(a) Hepática



(b) Antocero



(c) Musgo



(d) Ciénaga con *Sphagnum*

▲ **FIGURA 22-5 Plantas no vasculares** Estas plantas miden alrededor de un centímetro de alto. (a) Las hepáticas crecen en áreas sombreadas húmedas. Las estructuras con forma de palma en las plantas hembras mostradas aquí contienen óvulos. Las plantas macho producen espermatozoides que nadan a través de una película de agua para alcanzar y fecundar los óvulos. (b) Los esporofitos con forma de cuerno de los antoceros crecen hacia arriba desde el cuerpo gametofito. (c) Estos musgos muestran los tallos que tienen cápsulas portadoras de esporas. (d) Matas de musgo *Sphagnum* cubren ciénagas húmedas en regiones septentrionales.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué todas las plantas no vasculares son cortas?

Las estructuras reproductivas de las plantas no vasculares están protegidas

Las plantas no vasculares requieren humedad para reproducirse, pero evolucionaron algunos rasgos que facilitan la reproducción en tierra. Por ejemplo, sus estructuras reproductivas están encerradas, lo cual evita que los gametos se sequen (FIG. 22-6). Existen dos tipos de estructuras reproductivas donde los gametos se producen mediante división celular mitótica: **arquegonios**, donde se desarrollan los óvulos, y **anteridios**, donde se forman espermatozoides ❶. En algunas especies de plantas no vasculares, tanto arquegonios como anteridios se ubican en la misma planta; en otras especies, cada planta individual es o macho o hembra.

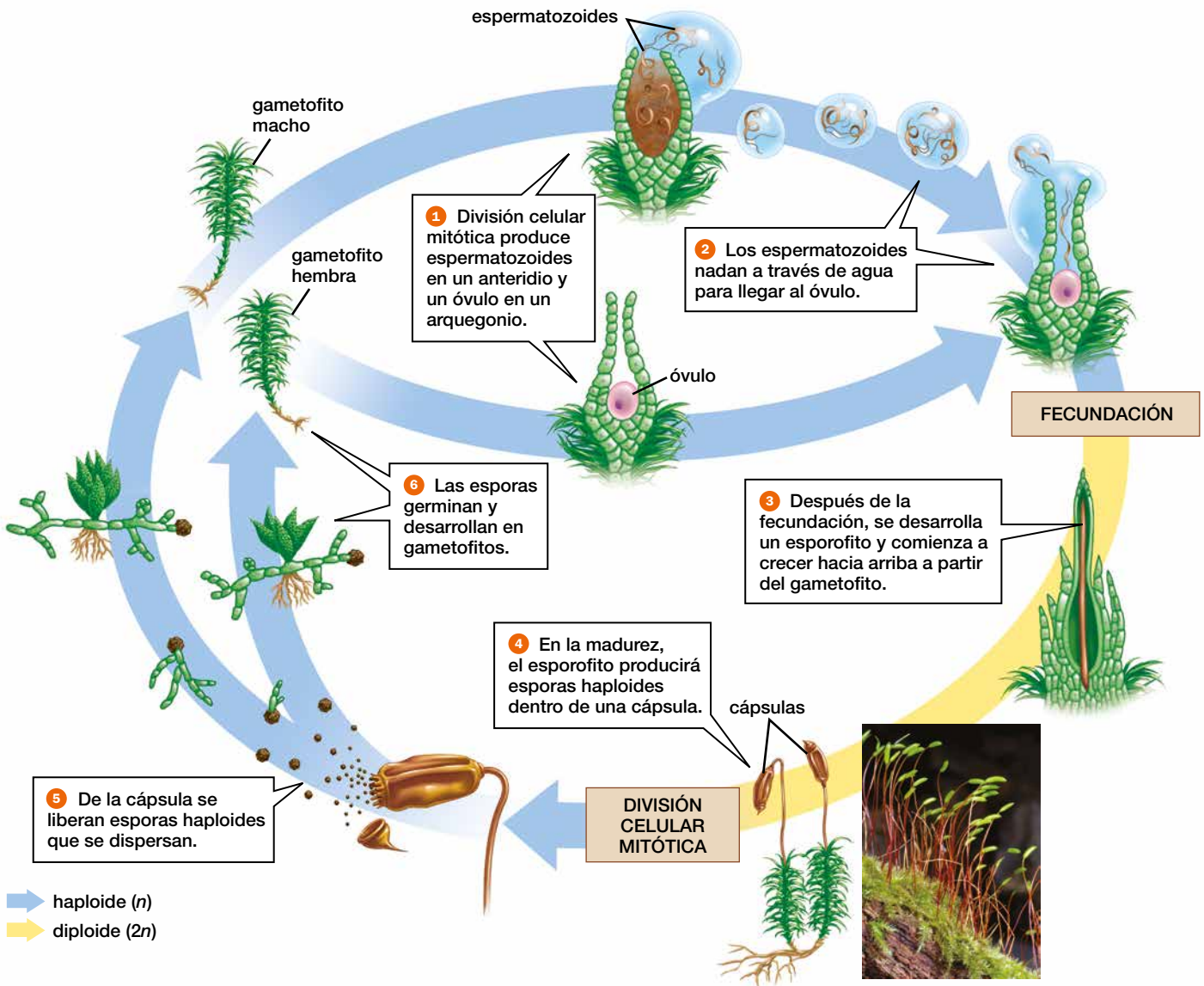
En todas las plantas no vasculares, el espermatozoide debe nadar hacia el óvulo a través de una película de agua ❷, de modo que las plantas no vasculares que viven en áreas más secas sólo pueden reproducirse cuando llueve. Después de la fecundación, el cigoto se retiene en el arquegonio, donde el embrión crece

y madura hasta convertirse en un pequeño esporofito diploide que permanece unido a la planta gametofita progenitora ❸. En la madurez, el esporofito produce cápsulas reproductivas. Dentro de cada cápsula, esporas haploides se producen mediante división celular meiótica ❹. Cuando la cápsula se abre, se liberan esporas que se dispersan con el viento ❺. Si una espора aterriza en un ambiente adecuado, puede desarrollarse en otra planta gametofita haploide ❻.

Las plantas vasculares tienen células conductoras que también proporcionan soporte

Las plantas vasculares se distinguen por la presencia de xilema y floema, tejidos especializados que constan de células conductoras con forma de tubo (véase la Fig. 22-3). Estas células están impregnadas con la sustancia endurecedora lignina y atienden funciones

▼ **FIGURA 22-6 Ciclo de vida de un musgo** La fotografía muestra musgos; las pequeñas plantas con hojas verdes son gametofitos haploides; los tallos marrón son esporofitos diploides.



tanto de soporte como de conducción. Ellas permiten que las plantas vasculares crezcan más altas que las no vasculares, tanto por el soporte adicional que ofrece la lignina como por las células conductoras que permiten que el agua y los nutrientes absorbidos por las raíces suban a porciones más altas de la planta. Otras diferencias entre las plantas vasculares y las no vasculares es que, en las plantas vasculares, el esporofito diploide es la generación más grande y notoria; en las plantas no vasculares, el gametofito haploide es más evidente. Las plantas vasculares pueden dividirse en dos grupos: las plantas vasculares sin semillas y las plantas con semillas.

Las plantas vasculares sin semillas incluyen los licopodios, equisetos y helechos

Al igual que las plantas no vasculares, las plantas vasculares sin semillas (**FIG. 22-7**) tienen espermatozoides nadadores y requieren agua para su reproducción. Como su nombre implica, se propagan por esporas en lugar de semillas. Las plantas vasculares sin semillas de la actualidad (licopodios, equisetos y helechos) son mucho más pequeñas que sus ancestros, que dominaron el paisaje en el periodo Carbonífero (hace 359 millones a 299 millones de años; véase la Fig. 18-8).



(a) Licopodio



(b) Equiseto



(c) Helecho



(d) Helecho arborescente

▲ **FIGURA 22-7 Algunas plantas vasculares sin semillas** Las plantas vasculares sin semillas se encuentran en hábitats boscosos húmedos. **(a)** Los licopodios (en ocasiones llamados pinos de suelo) crecen bosques templados. **(b)** El equiseto gigante extiende largas ramas estrechas en una serie de rosetas a intervalos regulares a lo largo del tallo. Sus hojas son escamas insignificantes. A la derecha se presenta una estructura con forma de cono, formadora de esporas. **(c)** Las hojas de este helecho ciervo emergen de estructuras enrolladas llamadas cabezas de violín. **(d)** Aunque la mayoría de las especies de helechos son pequeñas, algunas, como este helecho arborescente, conservan el gran tamaño que era común entre los helechos del periodo Carbonífero.

PENSAMIENTO CRÍTICO En cada una de estas fotografías, ¿la estructura presentada es esporofito o gametofito?

Licopodios y equisetos son plantas sin semillas con pequeñas hojas parecidas a escamas

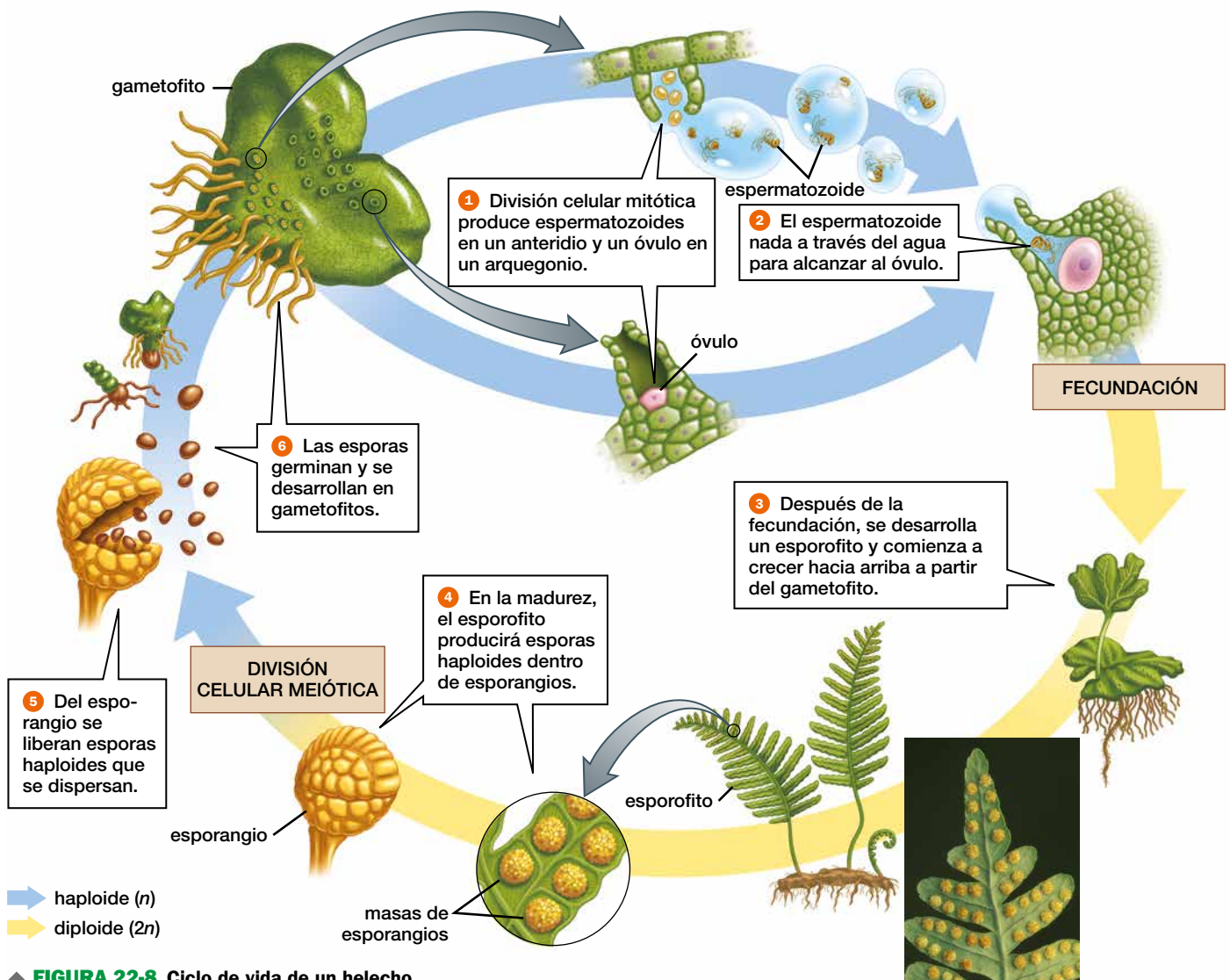
Los licopodios, que a pesar de su nombre común en realidad no son musgos,* ahora están limitados a representantes de algunos centímetros de alto (FIG. 22-7a). Sus hojas son pequeñas y con forma de escama, por lo que se asemejan a las estructuras con forma de hoja de los musgos. Los licopodios del género *Lycopodium*, en general conocidos como pino de suelo, forman una hermosa cubierta terrestre en algunos bosques de coníferas y caducifolios templados.

Los equisetos modernos pertenecen a un género, *Equisetum*, que contiene sólo 15 especies, la mayoría de menos de 1 m de alto (FIG. 22-7b). Las frondosas ramas de algunas especies les confieren el nombre común de colas de caballo; las hojas se reducen a pequeñas escamas en las ramas. También se les conoce como “junco que friega” porque todas las especies de *Equisetum* tienen grandes cantidades de sílice (vidrio) en su capa exterior de células, lo que les da una textura abrasiva. Los primeros colonizadores europeos en Norteamérica usaban los equisetos para fregar cazos y pisos.

Los helechos tienen hojas anchas y son diversos

Los helechos, con 12 mil especies, son las más diversas de las plantas vasculares sin semillas (FIG. 22-7c). En los trópicos, los helechos arborescentes todavía alcanzan alturas que recuerdan a las de sus ancestros del periodo Carbonífero (FIG. 22-7d). Los helechos son las únicas plantas vasculares sin semillas que tienen hojas anchas.

En la reproducción de los helechos (FIG. 22-8), los gametos se producen mediante división celular mitótica en arquegonios y anteridios del pequeño gametofito helecho ①. Los espermatozoides se liberan en el agua y nadan hasta alcanzar un óvulo en un arquegonio ②. Si ocurre fecundación, el cigoto resultante se desarrolla en una planta esporofita, que crece hacia arriba a partir de su progenitor, el gametofito ③. En una planta de helecho esporofita madura, que es mucho más grande que la gametofita, se producen esporas haploides en estructuras llamadas *esporangios* que se forman en hojas especiales de la esporofita ④. Los esporangios se abren para liberar las esporas, que se dispersan con el viento ⑤. Si una espora aterriza en un terreno con condiciones adecuadas, germina y se desarrolla en una planta gametofita ⑥.



▲ FIGURA 22-8 Ciclo de vida de un helecho

*N.T. En inglés, licopodio es “club mosses”; musgo es “mosses”.

Las esporas de helechos transportadas por el viento las hacen en especial efectivas para colonizar terrenos que carecen de vida vegetal abundante. Por ejemplo, justo dos años después de una masiva erupción volcánica que destruyó la mayor parte de la vida en la isla de Krakatoa en 1883, los visitantes reportaron que helechos cubrían por completo el paisaje antes despoblado. De igual modo, la abundancia de helechos aumentó de manera dramática después del catastrófico impacto del asteroide que causó la extinción de los dinosaurios y muchas otras especies hace alrededor de 66 millones de años. Esporas de helechos fósiles son muy abundantes en rocas de 66 millones de años de edad en muchos lugares alrededor del mundo; estos “picos de esporas” se interpretan como evidencia de que, después del impacto del asteroide, se produjeron incendios masivos que quemaron la mayor parte de la vegetación y crearon una abertura para la extensa colonización de los helechos.

Las plantas con semilla reciben ayuda de dos adaptaciones importantes: polen y semillas

Las plantas con semillas se distinguen de las plantas no vasculares y de las plantas vasculares sin semillas por su producción de polen y semillas. En las plantas con semillas, los gametofitos (que producen las células sexuales) son pequeños. El gametofito hembra es un pequeño grupo de células haploides que permanece dentro del esporofito más grande y produce el óvulo. El gametofito macho es el grano de **polen**. Los granos de polen se dispersan con el viento o por polinizadores animales como las abejas. De esta forma, el espermatozoide se mueve a través del aire para fecundar óvulos. Este transporte aéreo significa que la distribución de las plantas con semillas no está limitada por la necesidad de agua para que el espermatozoide puede nadar hasta el óvulo.

Análogo a los huevos de aves y reptiles, las **semillas** constan de una planta esporofita embrionaria, un suministro de alimento para el embrión y una cubierta protectora exterior (**FIG. 22-9**). El *tegumento* mantiene al embrión en un estado de latencia hasta que las condiciones son adecuadas para crecer. El alimento almacenado ayuda a sostener la planta emergente hasta que desarrolla raíces y hojas y puede elaborar su propio alimento mediante fotosíntesis.

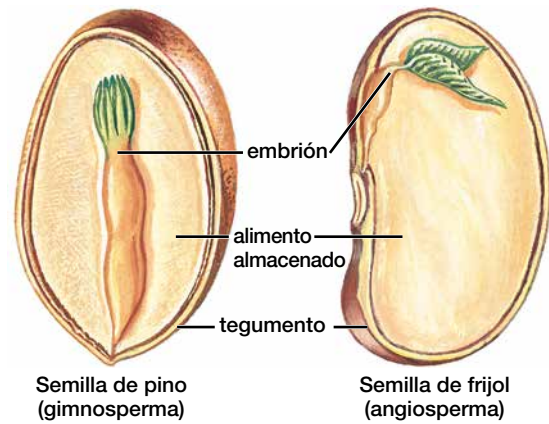
Las plantas con semillas se agrupan en dos tipos generales: gimnospermas, que carecen de flores, y angiospermas, las plantas con flores.

Las gimnospermas son plantas con semillas sin flores

Las **gimnospermas** evolucionaron más temprano que las plantas con flores. Las gimnospermas primitivas coexistieron con los bosques de plantas vasculares sin semillas que prevalecieron durante el periodo Carbonífero. Sin embargo, durante el posterior periodo Pérmico (de hace 299 millones a 252 millones de años), las gimnospermas se convirtieron en el grupo vegetal predominante y permanecieron así hasta el surgimiento de las plantas con flores más de 100 millones de años después. La mayor parte de estas gimnospermas primitivas ahora están extintas. En la actualidad sólo sobreviven cuatro grupos de gimnospermas: ginkgos, cícadas, gnetofitas y coníferas.

Sólo sobrevive una especie de ginkgo

Los ginkgos tienen una larga historia evolutiva. Estuvieron muy difundidos durante el periodo Jurásico, que comenzó hace 201 millones de años. Sin embargo, en la actualidad están representados



(a) Semillas



(b) Diente de león



(c) Coco

▲ **FIGURA 22-9 Semillas** (a) Semillas de una gimnosperma (izquierda) y una angiosperma (derecha). Ambas constan de una planta embrionaria y alimento almacenado confinado dentro de un tegumento. (b) El viento dispersa las pequeñas semillas del diente de león, que se mantienen a flote mediante penachos que parecen paracaídas y son parte del fruto. (c) Las masivas semillas acorazadas (protegidas dentro del fruto) del cocotero pueden sobrevivir inmersión prolongada en agua de mar mientras atraviesan el océano.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Puedes pensar en algunas adaptaciones que ayuden a proteger las semillas de la destrucción por el consumo animal?

por la única especie *Ginkgo biloba* (FIG. 22-10a). Los ginkgo son o machos o hembras; los árboles hembra portan semillas carnosas malolientes del tamaño de cerezas. Debido a que son más resistentes a la contaminación que la mayoría de los árboles, los ginkgos (por lo general los árboles machos) se han plantado de manera extensa en ciudades estadounidenses.

Las cícadas están restringidas a climas cálidos

Como los ginkgos, las cícadas fueron diversas y abundantes en el periodo Jurásico, pero desde entonces han menguado. En la actualidad sobreviven alrededor de 160 especies, cuya mayoría florece en climas tropicales o subtropicales. Las cícadas tienen grandes hojas finamente divididas y tienen un parecido superficial con las palmeras o los helechos grandes (FIG. 22-10b). La mayoría de las cícadas miden alrededor de un metro de alto, aunque algunas especies pueden alcanzar 20 metros.

Los tejidos de las cícadas contienen potentes toxinas. A pesar de la presencia de estas toxinas, las personas en algunas partes del mundo usan las semillas, tallos y raíces de las cícadas como alimentos. La preparación y el procesamiento cuidadosos remueven las toxinas antes de consumir las plantas. No obstante, las toxinas cícadas son la causa sospechosa de problemas neurológicos que ocurren en algunas sociedades, como los chamorro de

las Islas Marianas, que usan cícadas para alimentarse. Las toxinas cícadas también pueden dañar el ganado que padece.

Alrededor de la mitad de todas las especies de cícadas se clasifican como amenazadas o en peligro de extinción. Las principales amenazas para las cícadas son: destrucción del hábitat, competencia por parte de especies introducidas y tala para el comercio hortícola. Un espécimen grande de una cícada rara muy valorada por los coleccionistas puede venderse por miles de dólares. Debido a que las cícadas crecen lentamente, la recuperación de las poblaciones en peligro es incierta.

Las gnetofitas incluyen la extraña *Welwitschia*

Las gnetofitas incluyen alrededor de 70 especies de arbustos, parras y árboles pequeños. Las hojas de las gnetofitas del género *Ephedra* contienen compuestos alcaloides que actúan en los seres humanos como estimulantes y supresores del apetito. Por esta razón, *Ephedra* alguna vez se usó de manera amplia como estimulante energético y auxiliar para la pérdida de peso. Sin embargo, después de reportes de muertes súbitas en usuarios de *Ephedra* y la publicación de varios estudios que vinculan el consumo de *Ephedra* con riesgo creciente de problemas cardíacos, la FDA estadounidense prohibió la venta de productos que contuvieran esta gnetofita.



(a) Ginkgo



(b) Cícada



(c) Gnetofita



(d) Conífera

▲ **FIGURA 22-10 Gimnospermas** (a) El ginkgo se cultiva ampliamente como árbol de sombra u ornato. (b) Comunes en la era de los dinosaurios, las cícadas ahora están limitadas a alrededor de 160 especies. (c) Las hojas de la gnetofita *Welwitschia* pueden vivir mil años. (d) Las hojas en forma de aguja de las coníferas están protegidas por una capa superficial cerosa.

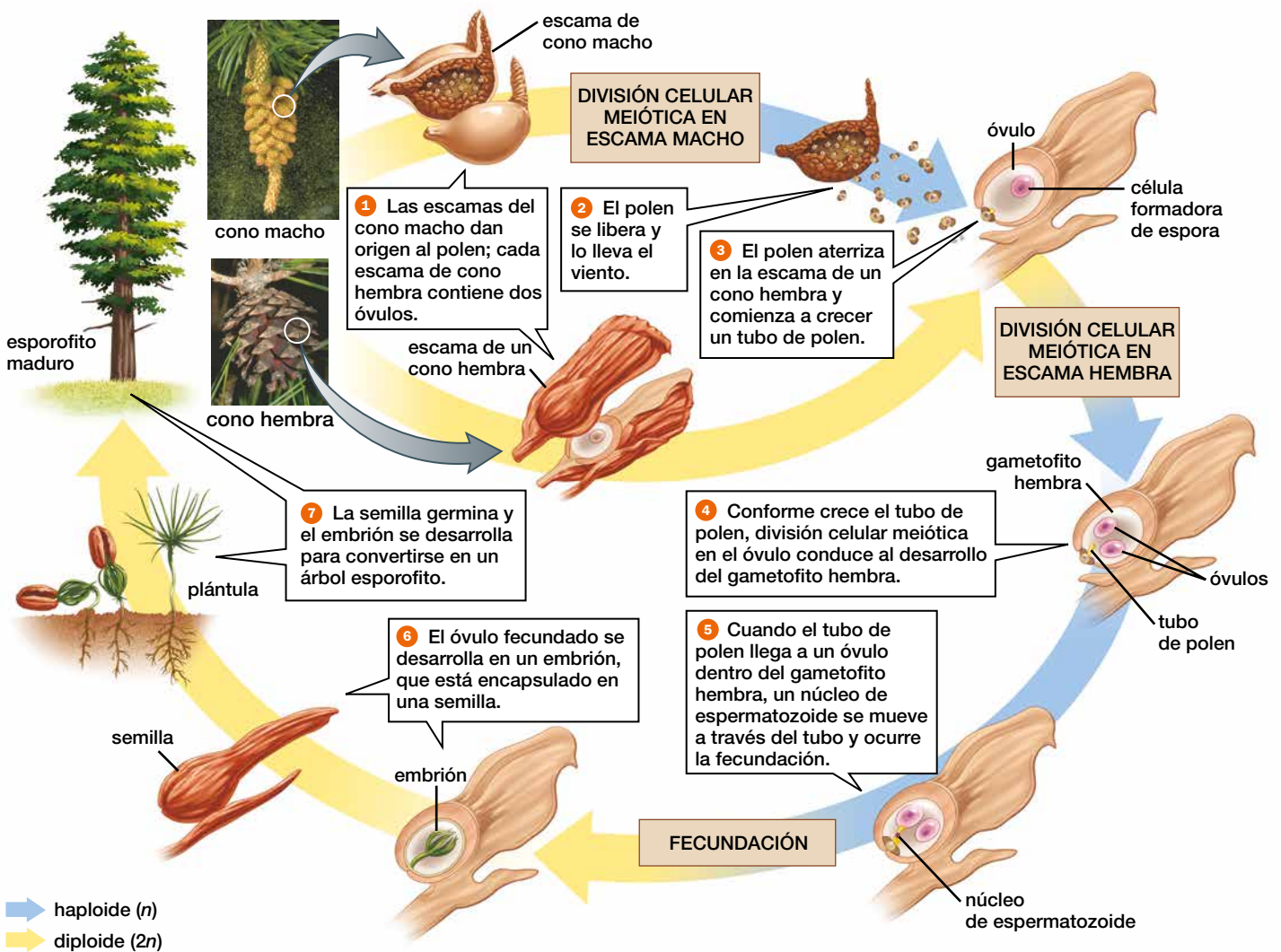
La gnetofita *Welwitschia mirabilis* está entre las plantas más distintivas de la Tierra (**FIG. 22-10c**). *Welwitschia*, que sólo se encuentra en los desiertos extremadamente secos del suroeste africano, tiene una raíz principal profunda que puede extenderse hasta 30 metros bajo el suelo. Sobre la superficie, la planta tiene un tallo fibroso. Sólo dos hojas crecen siempre del tallo. Las hojas nunca se marchitan y permanecen en la planta durante toda su vida, que puede ser muy larga. Una esperanza de vida típica es de alrededor de mil años, y las *Welwitschia* más viejas tienen más de 2 mil años de edad. Las hojas con forma de tiras siguen creciendo durante todo ese periodo, y se extienden sobre el suelo. Las porciones más viejas de las hojas, batidas por el viento durante siglos, pueden desprenderse o dividirse, lo que da a la planta su característica apariencia retorcida y jironada.

Las coníferas están adaptadas a climas fríos

Aunque otros grupos de gimnospermas, como ginkgos y cícadas, están drásticamente reducidos de su anterior prominencia, las **coníferas** todavía dominan grandes áreas del planeta. Las coníferas, cuyas 500 especies incluyen pinos, abetos, píceas, tsugas y cipreses, son más abundantes en el extremo norte y a grandes alturas, lugares donde los inviernos son largos y las condiciones son secas (porque el agua en el suelo permanece congelada y no está disponible durante el invierno).

Las coníferas están adaptadas a estas condiciones secas y frías en tres formas. Primera: la mayoría de las coníferas conservan hojas verdes a lo largo del año, lo que permite a estas plantas continuar con la fotosíntesis y crecer de manera lenta durante épocas cuando la mayoría de las otras plantas quedan latentes. Por esta razón, las coníferas con frecuencia se denominan perennes. Segunda: las hojas de las coníferas son delgadas agujas cubiertas con una gruesa superficie impermeable que minimiza la evaporación (**FIG. 22-10d**). Por último, las coníferas producen un “anticongelante” en su savia que les permite continuar con el transporte de nutrientes en temperaturas bajo cero y también les da su fragante esencia “de pino”.

La reproducción es similar en todas las coníferas, así que se examinará el ciclo reproductivo de un pino (**FIG. 22-11**). El árbol en sí es el esporofito diploide y produce conos tanto machos como hembras **1**. Los conos machos son relativamente pequeños (por lo general de unos dos centímetros de largo), estructuras delicadas que constan de escamas donde se desarrolla el polen (el gametofito macho). Cada cono hembra está formado por una serie de escamas leñosas ordenadas en una espiral alrededor de un eje central. En la base de cada escama hay dos **óvulos** (semillas sin fecundar), dentro de las cuales surgen células formadoras de esporas.



▲ **FIGURA 22-11** Ciclo de vida del pino

Los conos machos liberan polen durante la época de reproducción y luego se desintegran **(2)**. La cantidad de polen liberado es inmensa; de manera inevitable, algunos granos de polen aterrizan por casualidad sobre escamas de cono hembra **(3)**. Entonces el grano de polen proyecta un tubo de polen que con lentitud perfora hacia un óvulo. Conforme el tubo de polen crece, la célula diploide formadora de esporas en el óvulo experimenta meiosis para producir esporas haploides, una de las cuales dará lugar a un gametofito hembra haploide, dentro del cual se desarrollarán óvulos **(4)**. Después de casi 14 meses, el tubo de polen llega al óvulo y libera el espermatozoide que lo fecunda **(5)**. El cigoto resultante queda encerrado en una semilla conforme se desarrolla en un embrión, una pequeña planta esporofita embrionaria **(6)**. La semilla es liberada cuando el cono madura y sus escamas se

separan. Si aterriza en una porción de suelo adecuada, puede germinar y crecer para convertirse en un árbol esporofito **(7)**.

Las angiospermas son plantas con semillas con flores

Las plantas con flores, o **angiospermas**, han sido las plantas predominantes de la Tierra durante más de 100 millones de años. El grupo es increíblemente diverso, con más de 230 mil especies. Las angiospermas varían en tamaño desde la diminuta lenteja acuática (**FIG. 22-12a**) al imponente eucalipto (**FIG. 22-12b**). Desde los cactus del desierto a las orquídeas tropicales a los céspedes a las parásitas *Rafflesia arnoldii*, las angiospermas dominan el reino vegetal. Su enorme éxito se debe en parte a tres adaptaciones principales: flores, frutos y hojas anchas.



(a) Lenteja acuática



(c) Césped



(b) Eucalipto



(d) *Asclepia tuberosa*

◀ **FIGURA 22-12 Angiospermas** (a) La angiosperma más pequeña es la lenteja acuática, que se encuentra flotando en los estanques. Estos especímenes miden alrededor de tres milímetros de diámetro. (b) Las angiospermas más grandes son los eucaliptos, que pueden alcanzar 100 metros de alto. (c) Los céspedes (y muchos árboles) tienen flores discretas y dependen del viento para la polinización. Las flores más notorias, como estas de (d) *Asclepia tuberosa* y las de eucalipto (b, inserto), atraen insectos y otros animales que transportan el polen entre plantas individuales.

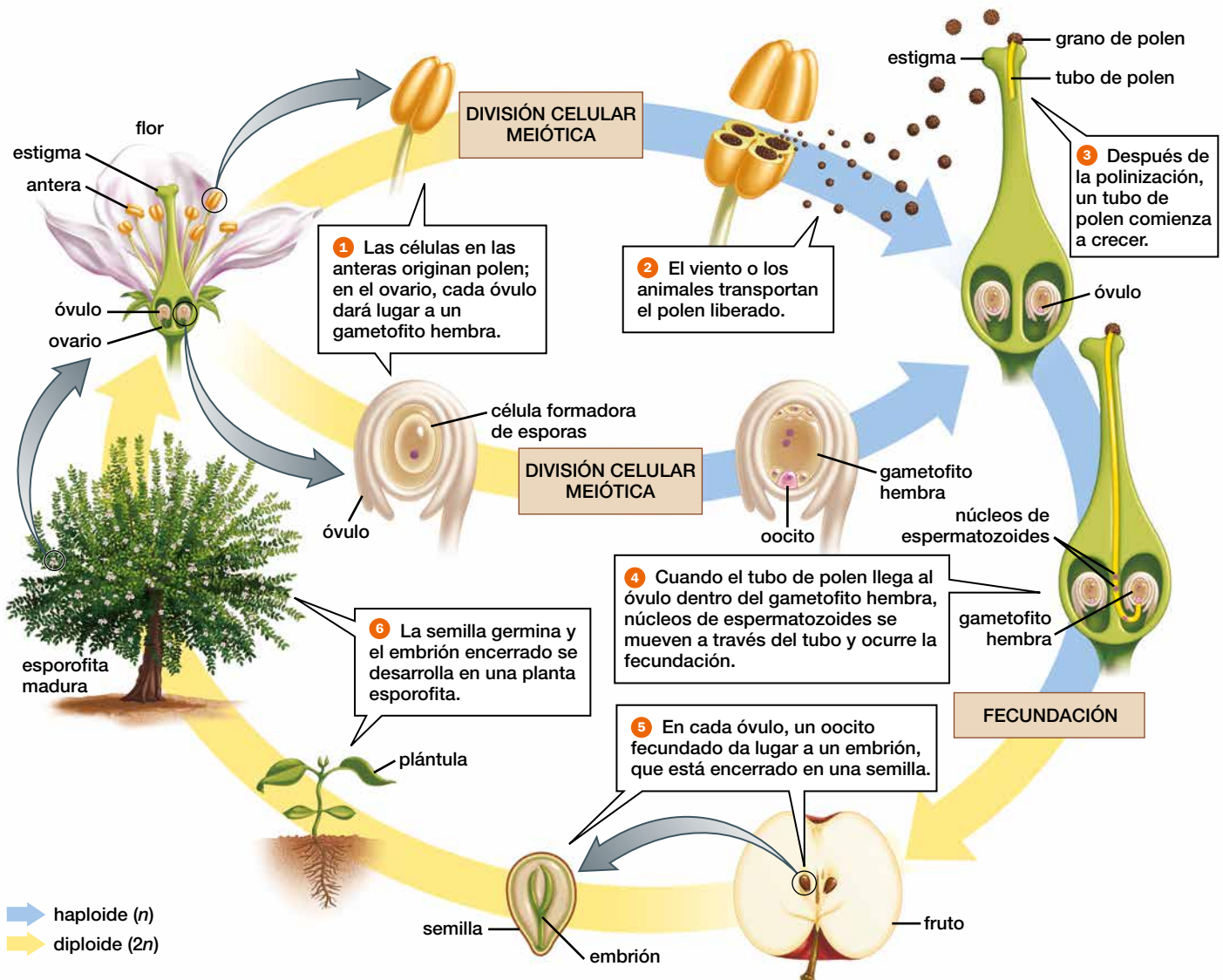
PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cuáles son las ventajas y desventajas de la polinización por el viento? ¿Cuáles son las ventajas y desventajas de la polinización por animales? ¿Por qué ambos tipos de polinización persisten entre las angiospermas?

Las flores atraen polinizadores

Las **flores**, las estructuras donde se forman los gametos macho y hembra, tal vez evolucionaron cuando los ancestros de las gimnospermas formaron una asociación con animales (muy probablemente insectos) que transportaban su polen de planta a planta. De acuerdo con este escenario, la relación entre estas antiguas gimnospermas y sus polinizadores animales fue tan ventajosa que la selección natural favoreció la evolución de flores vistosas que anunciaban la presencia de polen a los insectos y otros animales (**FIGS. 22-12b, d**). Los animales se beneficiaron al comer parte del polen rico en proteínas, mientras que las plantas se beneficiaron del transporte involuntario de los animales para llevar el polen de planta a planta. Con esta asistencia animal, muchas plantas con flores ya no necesitaron producir cantidades prodigiosas de polen y enviarlo a volar en los vientos veleidosos para asegurar la fecundación. No obstante, existen muchas angiospermas polinizadas por el viento (**FIG. 22-12c**). Tal vez estas evolucionaron a partir de ancestros polinizados por animales

cuando los cambios ambientales resultaron en el declive o la extinción de los polinizadores de las especies afectadas.

En el ciclo de vida angiosperma, las flores se desarrollan en la planta esporofita dominante (**FIG. 22-13**). En la flor, los gametofitos hembra se desarrollan a partir de óvulos dentro de una estructura llamada **ovario**; los gametofitos macho (polen) se forman dentro de una estructura llamada **antera** **1**. Durante la época de reproducción, el polen se libera de las anteras y es transportado por el viento o por animales polinizadores **2**. Si un grano de polen aterriza en un **estigma**, una estructura pegajosa de la flor que captura el polen, comienza a crecer un tubo de polen desde el grano de polen **3**. El tubo perfora a través del estigma y se extiende hacia el gametofito hembra, dentro del cual se desarrolló un óvulo. La fecundación ocurre cuando el tubo de polen llega al óvulo y libera espermatozoides **4**. El cigoto resultante se desarrolla en un embrión encerrado en una semilla formada a partir del óvulo **5**. Después de dispersarse, la semilla puede germinar y dar lugar a una planta esporofita **6**.



▲ **FIGURA 22-13** Ciclo de vida de una planta con flores

Los frutos alientan la dispersión de semillas

El ovario que rodea las semillas de una angiosperma madura en un **fruto**, la segunda adaptación que contribuyó al éxito de las angiospermas. Así como las flores alientan a los animales a transportar polen, lo mismo ocurre con muchos frutos que atraen animales para dispersar semillas. Si un animal come un fruto, muchas de las semillas encerradas pueden pasar sin daño a través del sistema digestivo del animal, acaso para caer en una ubicación adecuada para su germinación. Sin embargo, no todos los frutos dependen de la comestibilidad para su dispersión. Por ejemplo, los dueños de perros están muy conscientes de que algunos frutos (llamados abrojos, cardos o mozotes) se dispersan al colgarse al pelaje de los animales. Otros frutos, como los del arce, forman alas que transportan la semilla a través del aire. La variedad de mecanismos de dispersión de los frutos permitió que las angiospermas invadieran casi todos los hábitats terrestres.

Las hojas anchas capturan más luz solar

La tercera característica que dio a las angiospermas una ventaja en climas más cálidos y más húmedos son las hojas anchas. Éstas proporcionan una ventaja al recolectar más luz solar para la fotosíntesis que las delgadas agujas de las coníferas. Sin embargo, en regiones con variaciones estacionales en las condiciones de crecimiento, muchos árboles y arbustos sueltan sus hojas durante periodos cuando el agua es escasa, porque no tener hojas reduce la pérdida de agua por evaporación. En climas templados, tales periodos ocurren durante el otoño y el invierno. En los trópicos y subtropicos, las especies que habitan áreas donde los periodos de sequía son comunes pueden soltar sus hojas para conservar agua durante la estación seca.

Las hojas anchas tienen costos y beneficios. En particular, las hojas anchas y tiernas son mucho más atractivas para los herbívoros que las agujas duras y cerosas de las coníferas. Como resultado, las angiospermas evolucionaron varias defensas contra los mamíferos e insectos herbívoros. Estas adaptaciones incluyen defensas físicas como pinchos, espinas y hojas duras. La lucha evolutiva por la sobrevivencia también condujo a un cúmulo de defensas químicas, compuestos que hacen venenoso el tejido vegetal o desagradable para los potenciales depredadores. Muchos

de los compuestos responsables de la defensa química tienen propiedades que los seres humanos han explotado para usos medicinales y culinarios. Medicinas como la aspirina y la codeína, estimulantes como la nicotina y la cafeína, y especies como la mostaza y la pimienta son todas derivadas de plantas angiospermas.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo difieren las plantas vasculares de las plantas no vasculares?
- describir los principales grupos taxonómicos y miembros representativos de cada grupo?
- describir los pasos clave en los ciclos de vida de musgos, helechos, gimnospermas y plantas con flores?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Reina de los parásitos

¿Por qué la flor de una *Rafflesia arnoldii* huele como carne podrida? Aunque el olor es por completo repugnante para los seres humanos, es atractivo para las moscardas y otros insectos que en general se alimentan de y ponen sus huevos en carne en descomposición. Cuando dichos insectos visitan una *Rafflesia arnoldii* macho, pueden transportar polen que puede fecundar una flor hembra cercana.

En muchas especies de angiospermas, las flores contienen néctar que proporciona alimento a los polinizadores animales. Pero dicha recompensa de néctar no aguarda a una mosca que entra a la flor de una *Rafflesia arnoldii*. En vez de ello, una mosca que es atraída por la hediondez de la flor busca en vano carne putrefacta, y su movimiento es guiado, mediante surcos y pelos dentro de la flor, hacia el centro de la flor con polen pegajoso. Con el tiempo, la mosca se aleja, recubierta en polen. En esencia, la planta engaña a la mosca al proporcionarle un servicio sin recompensa. Por ende, la *Rafflesia arnoldii* es una maestra de la explotación: saca ventaja tanto de las parras huésped que le proporcionan su alimento, como de las moscas que facilitan su reproducción.

La *Rafflesia arnoldii* daña a las especies con las que interactúa, pero muchas plantas benefician a otras especies. ¿Cómo se benefician otras especies?

¿TE HAS PREGUNTADO...

pequeña proporción de ellas para su alimentación. De hecho, la mayor parte de alimento derivado de plantas consumido por los seres humanos proviene sólo de 20 especies. Los frutos (granos) de tres especies de césped (maíz, trigo y arroz) proporcionan casi la mitad de las calorías consumidas por las personas a nivel mundial. La persona promedio en Estados Unidos consume alrededor de 90 kg de estos granos cada año.

En términos de producción anual, los tres grandes son seguidos, en orden, por soja, cebada, sorgo, mijo y cacahuete. Al observar más abajo en la lista, los alimentos *no* granos o legumbres con producción más abundante en el mundo son patatas y mandioca (una raíz que es básica en partes de África y Sudamérica).

Aunque miles de especies de plantas tienen partes comestibles, las personas sólo explotan una

cuáles plantas proporcionan más alimento?

22.4 ¿CÓMO LAS PLANTAS AFECTAN A OTROS ORGANISMOS?

Conforme las plantas sobreviven, crecen y se reproducen, alteran e influyen el paisaje de la Tierra y la atmósfera en formas que son tremendamente benéficas para el resto de los habitantes del planeta, incluidos los seres humanos. Los seres humanos también cosechan beneficios adicionales al explotar de manera activa las plantas.

Las plantas tienen un papel ecológico vital

Los complejos ecosistemas que alojan vida terrestre podrían no mantenerse sin la ayuda de las plantas. Las plantas realizan aportaciones vitales al alimento, aire, suelo y agua que sostienen la vida sobre la tierra.

Guardián DE LA SALUD

Salvavidas verde

Muchos de los medicamentos que usan los doctores para tratar enfermedades contienen sustancias que se descubrieron en plantas. En la mayoría de los casos, una vez identificado y aislado el componente vegetal útil farmacéuticamente, los investigadores diseñan un método para sintetizar el medicamento sin usar alguna planta real. Una importante excepción, al menos hasta hace poco, es el medicamento antipalúdico artemisinina. La artemisinina es una medicina extremadamente importante, un componente clave del mejor tratamiento disponible para los millones de personas infectadas con *Plasmodium*, el parásito protista que causa paludismo. El parásito evolucionó resistencia a la mayoría de los otros medicamentos utilizados para tratar la enfermedad.

La artemisinina se encuentra en el ajeno dulce, *Artemisia annua* (FIG. E22-1). Su efectividad como antimalario la descubrió Youyou Tu y sus colaboradores, quienes pusieron a prueba cientos de diferentes hierbas usadas en la medicina tradicional china antes de descubrir que un extracto de ajeno es un tratamiento efectivo contra el paludismo. Con el tiempo, los investigadores identificaron la artemisinina como la molécula responsable de la capacidad antipalúdica del ajeno.

Hasta hace poco, la única forma de producir artemisinina era extraerla de las plantas de ajeno. Sin embargo, ahora investigadores que trabajan en los límites de la biología sintética descubrieron cómo insertar genes de *Artemisia* en células de levadura, y cómo incitar a las levaduras a excretar artemisinina mientras se alojan en cubas de fermentación de escala industrial. El medicamento sintético puede producirse en semanas, en lugar de los 14-18 meses que tardan en crecer y procesarse



▲ FIGURA E22-1 Ajeno dulce listo para su cosecha

las plantas de ajeno. Se espera que este cambio aumente de manera importante la disponibilidad de la artemisinina, aunque a costa de los granjeros pobres quienes antes cultivaban el ajeno necesario para producir el medicamento.

Aunque el descubrimiento de una forma de alta tecnología para acelerar la producción de artemisinina son buenas noticias para las víctimas de paludismo, llega en un momento en el que algunos parásitos *Plasmodium* desarrollaron resistencia al medicamento. ¿El siguiente gran antimalario provendrá de una planta? Las grandes compañías farmacéuticas básicamente han abandonado sus esfuerzos para tamizar de manera sistemática la diversidad vegetal de la Tierra en busca de nuevos medicamentos, pero los investigadores que trabajan en Mali pueden estar tras algo. En ensayos recientes, descubrieron que un extracto de la especie *Argemone mexicana* es muy efectiva contra el paludismo.

PENSAMIENTO CRÍTICO En los ensayos iniciales con *Argemone mexicana* en Mali, investigadores observaron pacientes tratados con diferentes medicinas herbales por parte de un sanador tradicional. Realizaron una prueba de sangre en cada paciente para determinar cuáles tenían paludismo y seguir a cada paciente para determinar si y cuán rápidamente se recuperaba. Si tú estuvieras a cargo del próximo estudio de seguimiento, ¿cómo lo diseñarías? ¿Usarías las preparaciones vegetales del sanador tradicional? ¿Harías que el sanador determine la dosis y la frecuencia del tratamiento?

Las plantas capturan energía que otros organismos usan

Las plantas proporcionan alimento, de manera directa o indirecta, a todos los animales, hongos y microbios no fotosintéticos sobre tierra. Las plantas usan fotosíntesis para capturar energía solar y convierten parte de la energía capturada en hojas, brotes, semillas y frutos que ingieren otros organismos. Muchos de estos consumidores de tejido vegetal son a su vez comidos por otros organismos. Las plantas son los principales proveedores de energía y nutrientes para los ecosistemas terrestres, y la vida sobre la tierra depende de la capacidad de las plantas para fabricar alimentos a partir de la luz solar.

Las plantas ayudan a mantener la atmósfera

Además de proporcionar alimento, las plantas producen oxígeno como subproducto de la fotosíntesis. Al hacerlo, reabastecen de

manera continua el oxígeno de la atmósfera. Sin la aportación de las plantas, el oxígeno atmosférico se agotaría con rapidez por la respiración consumidora de oxígeno de multitud de organismos de la Tierra. La fotosíntesis de las plantas también remueve dióxido de carbono de la atmósfera, y lo convierte en compuestos como almidón y celulosa, que se almacenan en los cuerpos de las plantas. Sin las plantas, el dióxido de carbono atmosférico se elevaría a niveles que serían mortales para casi todos los organismos.

Las plantas construyen y protegen el suelo

Las plantas también ayudan a crear y mantener el suelo. Cuando una planta muere, sus semillas, hojas y raíces se convierten en alimento para hongos, procariontes y otros descomponedores. La descomposición separa el tejido vegetal en pequeñas partículas de materia orgánica que se vuelve parte del suelo. La materia orgánica mejora la capacidad del suelo para retener agua y nutrientes, lo

que en consecuencia hace al suelo más fértil y más capaz de soportar el crecimiento de plantas vivas. Las raíces de las plantas ayudan a estabilizar el suelo y reducir la erosión producida por el viento y el agua.

Las plantas ayudan a mantener húmedos los ecosistemas

Las plantas toman agua del suelo y retienen parte de ella en sus tejidos. Al hacerlo, lentifican la tasa a la que el agua escapa de los ecosistemas terrestres y aumenta la cantidad de agua disponible para satisfacer las necesidades de los habitantes de los ecosistemas. Al reducir la cantidad de escorrentía, las plantas también reducen la posibilidad de inundaciones destructivas. Por ende, las inundaciones pueden ser más frecuentes en áreas donde bosques, pastizales o ciénagas han sido destruidos por actividades humanas.

Las plantas proporcionan a los seres humanos artículos de primera necesidad y lujos

Sería difícil exagerar el grado al cual las personas dependen de las plantas. Ni el explosivo crecimiento poblacional ni el rápido avance tecnológico habría sido posible sin las plantas.

Las plantas proporcionan cobijo, combustible y medicina

Las plantas proporcionan madera que se utiliza para construir casas para gran parte de la población humana de la Tierra. Además, la madera históricamente ha sido el principal combustible para calentar moradas y para cocinar, y lo sigue siendo en muchas partes del mundo. El carbón, otro importante combustible, está compuesto de los restos de plantas antiguas que se transformaron mediante procesos geológicos.

Las plantas también han suministrado muchas de las medicinas de las cuales depende la moderna atención a la salud.

Medicamentos importantes que al inicio se encontraron en y se extrajeron de plantas incluyen los analgésicos aspirina, codeína y morfina, el medicamento cardíaco digoxina, los tratamientos contra el cáncer Taxol® y vinblastina, y muchos más (véase el “Guardián de la salud: Salvavidas verde”).

Además de cosechar material útil de las plantas silvestres, los seres humanos han domesticado un cúmulo de especies vegetales útiles. A través de generaciones de crianza selectiva, las personas han modificado las semillas, tallos, raíces, flores y frutos de especies vegetales favorecidas para proporcionarse alimentos y fibras. Es difícil imaginar la vida sin maíz, arroz, patatas, manzanas, tomates, aceite de cocina, algodón y la miríada de otros básicos que ofrecen las plantas domésticas.

Las plantas proporcionan placer

Aunque se aprecia el valor práctico del trigo y la madera, las conexiones emocionales más poderosas con las plantas son sensoriales. Las personas se deleitan con la belleza y fragancia de las flores y las presentan a otros como símbolos de sus más sublimes e inexpresables emociones. Muchas personas pasan horas de ocio atendiendo jardines y céspedes, sin otra recompensa que el placer y la satisfacción derivados de observar los frutos de su trabajo. En las casas, se reserva espacio para las plantas domésticas. Las calles están bordeadas con árboles y uno busca refugio del estrés de la vida diaria en parques con abundante vida vegetal. Es claro que las plantas ayudan a satisfacer las necesidades emocionales.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir algunos de los efectos que las plantas tienen sobre otros organismos, incluidos los humanos?

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Reina de los parásitos

Las más o menos 17 especies de plantas parásitas del género *Rafflesia*, que incluyen *R. arnoldii*, se encuentran en los bosques húmedos del sureste asiático, un hábitat que está desapareciendo con rapidez porque los bosques se talan para agricultura y desarrollo. El rango geográfico de *Rafflesia arnoldii* está limitado a los bosques manguales de la península malaya y las islas indonesias de Borneo y Sumatra; la especie es rara y está en peligro de extinción. El gobierno de Indonesia estableció parques y reservas en un esfuerzo por ayudar a proteger la planta, pero, como ocurre con frecuencia en los países en desarrollo, un bosque que está protegido en el papel todavía puede ser vulnerable en la realidad.

Tal vez la mejor esperanza para la sobrevivencia de la *Rafflesia* más grande es la creciente concientización entre los residentes rurales de Sumatra y Borneo de que las espectaculares flores apestosas de *R. arnoldii* pueden atraer turistas interesados a sus países. Bajo un innovador programa de conservación, que busca sacar ventaja

de este potencial para el ecoturismo, las personas que viven en la vecindad de estas plantas pueden convertirse en cuidadores de las mismas. Estos cuidadores designados supervisan las plantas y, a cambio, pueden cobrar una pequeña tarifa a los visitantes curiosos. Los habitantes locales han recibido un incentivo económico para proteger esta rara planta parásita.

PENSAMIENTO CRÍTICO Tal vez te sorprenda saber que un estilo de vida parásito no es tan raro entre las plantas. Más de 4,400 especies de plantas son parásitas, y los sistemáticos estiman que el parasitismo ha evolucionado al menos 12 diferentes veces durante la historia evolutiva de las plantas. Dados los beneficios obvios de la fotosíntesis, ¿por qué el parasitismo (que con frecuencia está acompañado por pérdida de capacidad fotosintética) evolucionó de manera repetida en las plantas fotosintéticas?

RESUMEN DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

22.1 ¿Cuáles son las principales características de las plantas?

Las plantas son organismos multicelulares que presentan alternación de generaciones en las cuales una generación gametofita haploide alterna con una generación esporofita diploide. La mayoría de las plantas son fotosintéticas. A diferencia de sus parientes, las algas verdes, las plantas tienen embriones dependientes multicelulares.

22.2 ¿Cómo evolucionaron las plantas?

Los protistas fotosintéticos, tal vez algas verdes acuáticas, dieron origen a las primeras plantas. Es probable que las plantas ancestrales hayan sido similares a las modernas algas multicelulares como las caráceas, que son los parientes vivos más cercanos de las plantas.

Las plantas primitivas invadieron hábitats terrestres, y las plantas modernas muestran algunas de las adaptaciones clave para la existencia terrestre: estructuras parecidas a raíces para anclaje y para absorción de agua y nutrientes; una cutícula cerosa que lentifica la pérdida de agua a través de evaporación; estomas que pueden abrirse, lo que permite el intercambio de gases, o cerrarse, lo que evita la pérdida de agua; los tejidos conductores xilema y floema que transportan agua y nutrientes a lo largo de la planta, y una sustancia endurecedora, llamada lignina, que impregna las células conductoras y ayuda a dar soporte al cuerpo de la planta.

Las estructuras reproductoras de la planta adecuadas para la vida sobre tierra incluyen un gametofito macho más pequeño (polen) que permite al viento sustituir al agua para transportar los espermatozoides hasta los óvulos; semillas que nutren, protegen y ayudan a dispersar los embriones en desarrollo; flores que atraen animales, que portan polen de forma más precisa y eficiente que el viento, y frutos que atraen animales para dispersar semillas.

Ha habido una tendencia evolutiva general hacia una reducción en el tamaño del gametofito haploide, que es dominante en las plantas no vasculares pero microscópico en las plantas con semillas.

22.3 ¿Cuáles son los principales grupos de plantas?

Dos grupos principales de plantas, las no vasculares y las vasculares, surgieron a partir de sus ancestros algas antiguas. Las plantas no vasculares, que incluyen antoceros, hepáticas y musgos, son pequeñas plantas terrestres simples que carecen de células conductoras y viven sobre todo en hábitats húmedos. La reproducción de las plantas no vasculares requiere agua a través de la cual el espermatozoide nada hacia el óvulo.

En las plantas vasculares, un sistema de células conductoras, endurecidas mediante lignina, conduce agua y nutrientes absorbidos por las raíces hacia las porciones superiores de la planta y da soporte al cuerpo de la planta. Gracias a este sistema de soporte, las plantas vasculares sin semillas, incluidos licopodios, equisetos y helechos, pueden crecer más grandes que las plantas no vasculares. Los espermatozoides de las plantas vasculares con semillas deben nadar hacia el óvulo para que ocurra la reproducción sexual.

Gimnospermas y angiospermas son plantas vasculares con dos grandes características adaptativas adicionales para la vida en tierra seca: polen y semillas. Las gimnospermas, que incluyen ginkgos, cíca-

das, gnetofitas y coníferas, fueron las primeras verdaderas plantas terrestres en evolucionar.

Las angiospermas, las plantas con flores, dominan gran parte de la tierra en la actualidad. Además de polen y semillas, las angiospermas también producen flores y frutos.

22.4 ¿Cómo las plantas afectan a otros organismos?

Las plantas tienen un papel ecológico clave, capturan energía a través de fotosíntesis para que la usen los habitantes de los ecosistemas terrestres, reabastecen el oxígeno atmosférico, capturan dióxido de carbono, crean y estabilizan suelos, y lentifican la pérdida de agua de los ecosistemas. Los seres humanos también usan las plantas para proporcionarse alimento, combustible, materiales de construcción, medicinas y placer estético.

Términos clave

alternación de generaciones	384	fruto	397
angiosperma	395	gametofito	384
anteridio	389	gimnosperma	392
arquegonio	389	lignina	386
conífera	394	óvulo	394
cutícula	385	planta no vascular	387
esporofito	384	planta vascular	387
estoma	385	polen	392
floema	385	semilla	392
flor	396	xilema	385

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- En un ciclo de vida de alternación de generaciones, las esporas se desarrollan en _____, que produce gametos que se fusionan para dar lugar a _____.
 - gametofitos haploides; esporofitos diploides
 - gametofitos diploides; esporofitos haploides
 - esporofitos haploides; gametofitos diploides
 - esporofitos diploides; gametofitos haploides
- ¿Cuáles de los siguientes *no* son plantas no vasculares?
 - musgos
 - hepáticas
 - helechos
 - antoceros
- ¿Cuál de las siguientes estructuras está presente en angiospermas mas no en gimnospermas?
 - conos
 - frutos
 - semillas
 - xilema
- ¿En cuál de las siguientes la etapa gametofita es más grande y más prominente que la etapa esporofita?
 - plantas no vasculares
 - plantas con semillas
 - angiospermas
 - gimnospermas

5. ¿Cuál de los siguientes *no* es una adaptación que ayuda a las plantas a resistir la gravedad y/o condiciones secas sobre tierra?
- xilema
 - lignina
 - cutícula
 - fotosíntesis

Llena los espacios

- Los científicos hipotetizan que los ancestros de las plantas fueron _____. Existen dos tipos principales de plantas; las que carecen de células conductoras se llaman _____ y las que tienen células conductoras se llaman _____. Todas las plantas producen _____ multicelulares y presentan un ciclo de vida complejo llamado _____.
- Las adaptaciones vegetales a la vida sobre tierra incluyen _____, que reduce la evaporación del agua, y _____, que se abre para permitir el intercambio de gases pero se cierra cuando _____ es escasa. Además, los cuerpos de las plantas vasculares adquieren mayor soporte a partir de _____ y _____ impregnada con el polímero _____; estas estructuras también ayudan a que _____ y _____ se muevan dentro del cuerpo de la planta.
- Las plantas vasculares sin semillas deben reproducirse cuando las condiciones son húmedas porque sus espermatozoides deben _____. Dos adaptaciones que permiten a las plantas con semillas reproducirse de manera más eficiente sobre tierra seca son _____ y _____. Las plantas con semillas caen en dos categorías principales: las _____ sin flores y las _____ con flores. Las flores fueron favorecidas por la selección natural porque _____. Los frutos fueron favorecidos por la selección natural porque _____.
- Tres grupos de plantas no vasculares son _____, _____ y _____. Tres grupos de plantas vasculares con semillas son _____, _____ y _____. En la actualidad, el grupo más diverso de plantas es el de _____.
- Describe las tendencias evolutivas en los ciclos de vida de las plantas. Enfatiza los tamaños relativos del gametofito y el esporofito.
- ¿A partir de cuál grupo de algas tal vez surgieron las plantas verdes? Explica la evidencia que apoya esta hipótesis.
- Menciona las adaptaciones estructurales necesarias para que las plantas invadieran tierra seca. ¿Cuáles de estas adaptaciones poseen las plantas no vasculares? ¿Los helechos? ¿Las gimnospermas y angiospermas?
- El número de especies de plantas con flores es mayor que el número de especies en el resto del reino vegetal combinado. ¿Qué características son responsables para el enorme éxito de las angiospermas? Explica por qué.
- Menciona las adaptaciones de las gimnospermas que les ayudaron a convertirse en los árboles dominantes en climas secos y fríos.
- ¿Qué es un grano de polen? ¿Qué papel tuvieron los granos de polen para ayudar a las plantas a colonizar tierra seca?
- La mayoría de las plantas son plantas con semillas. ¿Cuál es la ventaja de una semilla? ¿Cómo las plantas que carecen de semillas satisfacen las necesidades que cubren las semillas?

Aplicación de conceptos

- Antes del desarrollo de los medicamentos sintéticos, más de 80% de todas las medicinas eran de origen vegetal. Incluso en la actualidad, tribus indígenas en los remotos bosques lluviosos amazónicos pueden proporcionar un producto vegetal para tratar casi cualquier malestar. La medicina herbolaria también se practica de manera amplia y exitosa en China. La mayor parte de estos medicamentos son desconocidos para el mundo occidental. Pero los bosques de donde se obtiene mucho de este material vegetal se están convirtiendo a la agricultura. La humanidad está en peligro de perder muchos de estos medicamentos potenciales antes de que pueda evaluarlos la medicina occidental. ¿Qué pasos puedes sugerir para preservar estos recursos naturales mientras al mismo tiempo se permita a las naciones dirigir su propio desarrollo económico?
- Sólo algunos cientos de las más de 200 mil especies de plantas se han domesticado para uso humano. Un ejemplo es la almendra. La almendra doméstica es nutritiva e inofensiva, pero su precursor silvestre puede causar envenenamiento por cianuro. El roble elabora semillas potencialmente nutritivas (bellotas) que contienen taninos de sabor muy amargo. Si se pudieran criar los taninos de las bellotas, podrían convertirse en una delicia. ¿Por qué supones que se ha fracasado para domesticar los robles?

Preguntas de repaso

- ¿Qué se entiende por “alternación de generaciones”? ¿Cuáles dos generaciones están involucradas? ¿Cómo se reproduce cada una?
- Explica los cambios evolutivos en la reproducción vegetal que adaptaron las plantas a ambientes cada vez más secos.

23

LA DIVERSIDAD DE HONGOS



Estos hongos de miel son parte de la porción visible del organismo más grande sobre la Tierra.

¿Cómo los investigadores pueden estar seguros de que el hongo de Oregón en realidad es un solo individuo y no muchos individuos entremezclados? La evidencia más fuerte es genética. Algunos investigadores recolectaron muestras de tejido de *Armillaria* a lo largo del área que se considera habita un solo individuo y compararon el ADN extraído de las muestras. Todas eran genéticamente idénticas, lo que demuestra que provienen del mismo individuo.

Las vidas de los hongos por lo general tienen lugar fuera de la vista, pero tienen un fascinante papel en los asuntos de los seres humanos. ¿Cómo los hongos afectan a los seres humanos y a otros organismos? ¿Cómo y dónde viven, crecen y se reproducen?

ESTUDIO DE CASO

Hongos enormes

¿CUÁL ES EL ORGANISMO más grande sobre la Tierra? Una suposición razonable puede ser el animal más grande del mundo, la ballena azul, que puede medir más de 30 metros de longitud y pesar más de 180 toneladas. Pero la ballena azul es empujada por el árbol General Sherman, una secuoya gigante que mide más de 80 metros de altura y cuyo peso se estima en 6200 toneladas. Sin embargo, incluso estos dos mastodontes no pueden igualar al verdadero poseedor del récord, el hongo *Armillaria solidipes*, también conocido como el hongo de la miel.

El *Armillaria* más grande conocido es un espécimen en Oregón que se extiende sobre más de 9.7 km² y pesa más de 7500 toneladas. A pesar de su enorme tamaño, en realidad nadie ha visto al hongo monstruoso, sobre todo porque es subterráneo. Sus únicas partes sobre tierra son hongos cafés que brotan de manera ocasional desde su cuerpo gigantesco. Sin embargo, justo bajo la superficie, el hongo se extiende a través del suelo mediante largas estructuras con forma de cuerdas que se dispersan hasta encontrar las raíces del árbol del cual subsiste el *Armillaria*.

DE UN VISTAZO

23.1 ¿Cuáles son las principales características de los hongos?

23.2 ¿Cuáles son los principales grupos de hongos?

23.3 ¿Cómo interactúan los hongos con otras especies?

23.4 ¿Cómo afectan los hongos a los seres humanos?

23.1 ¿CUÁLES SON LAS PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS DE LOS HONGOS?

Cuando piensas en un hongo, tal vez te imaginas una seta. Sin embargo, la mayor parte de los hongos no producen setas. E incluso en los que lo hacen, las setas son sólo estructuras reproductivas temporales. El cuerpo principal por lo general está oculto bajo el suelo o dentro de un trozo de madera en descomposición. De modo que, para apreciar por completo los hongos, debes mirar más allá de las estructuras visibles que encuentras en el suelo del bosque, en los bordes del césped o en la cubierta de una pizza. Un vistazo más cercano a los hongos revela un grupo de organismos eucariontes, sobre todo multicelulares, que tienen un papel clave en la red de vida y cuyos estilos de vida difieren en formas fascinantes de los de plantas o animales.

Los cuerpos de los hongos constan de filamentos delgados

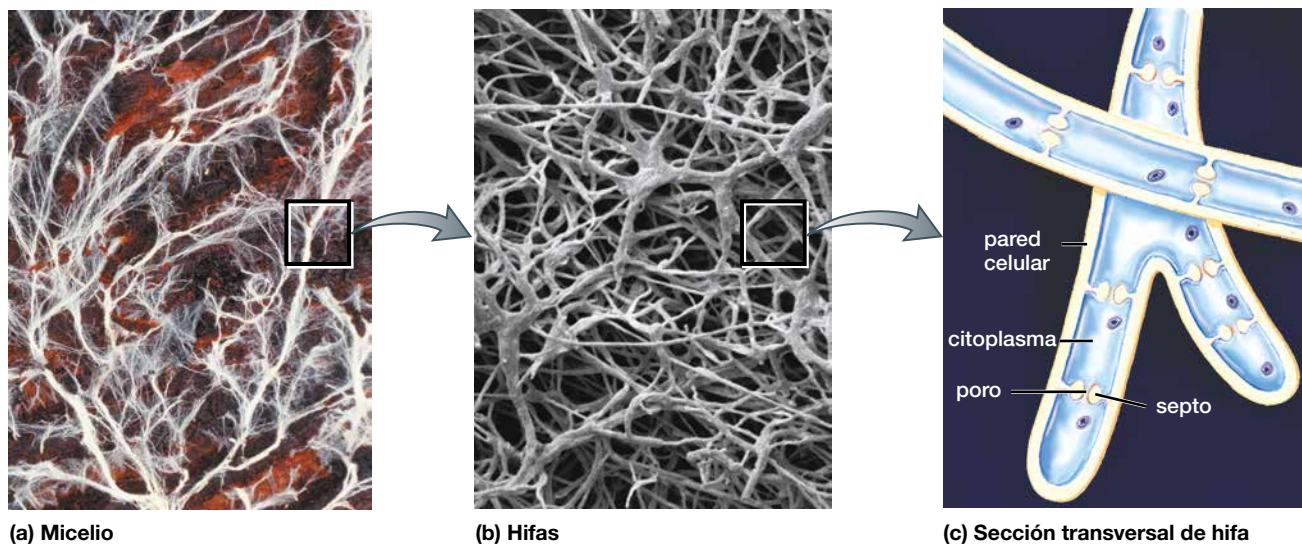
El cuerpo de casi todo hongo es un **micelio** (FIG. 23-1a) que es una masa entrelazada de filamentos con forma de hilo de una célula de ancho llamadas **hifas** (FIG. 23-1b). En algunas especies, las hifas constan de células individuales alargadas con numerosos núcleos; en otras especies, las hifas se subdividen, mediante particiones llamadas **septos**, en muchas células, y cada una contiene uno o más núcleos.

Los poros en los septos permiten al citoplasma fluir entre las células y distribuir los nutrimentos. Como las células vegetales, las de los hongos están rodeadas por paredes celulares. Sin embargo, a diferencia de las células vegetales, las paredes celulares fúngicas están endurecidas con **quitina**, la misma sustancia que se encuentra en la superficie exterior dura (exoesqueleto) de insectos, cangrejos y sus parientes.

La mayor parte de los hongos no pueden moverse. Compensan esta falta de movilidad con hifas que pueden crecer con rapidez en cualquier dirección dentro de un ambiente adecuado. De esta forma, el micelio fúngico puede dispersarse con rapidez en pan o queso viejos, bajo la corteza de los troncos en descomposición, o en el suelo. De manera periódica, las hifas se diferencian en estructuras reproductivas que se proyectan arriba de la superficie. Estas estructuras, incluidos setas, bejines y mohos polvosos en alimento descompuesto, representan sólo una fracción del cuerpo fúngico completo, pero por lo general son sólo una parte del hongo que puede verse con facilidad.

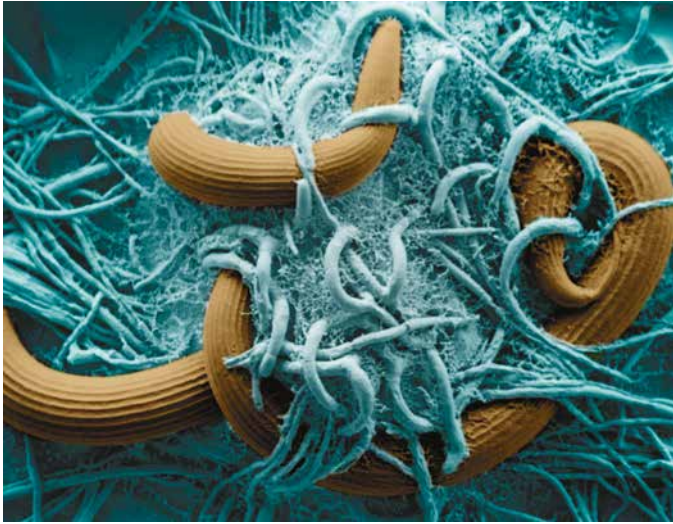
Los hongos obtienen sus nutrimentos de otros organismos

Como los animales, los hongos sobreviven al descomponer nutrimentos almacenados en los cuerpos o desechos de otros organismos. Algunos hongos digieren los cuerpos de organismos muertos. Otros son parásitos y se alimentan de organismos vivos y causan enfermedades. Algunos viven en relaciones estrechas mutuamente



▲ **FIGURA 23-1** El cuerpo filamentoso de un hongo (a) Un micelio fúngico se extiende sobre vegetación en descomposición. El micelio está compuesto por (b) una red de hifas microscópicas, de sólo una célula de grosor, representada en sección transversal (c) para mostrar su organización interna.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cuáles características de la estructura corporal de un hongo son adaptaciones relacionadas con su método de adquisición de nutrimentos?



▲ **FIGURA 23-2 Némesis de nemátodos** El hongo *Arthrobotrys*, también conocido como el estrangulador de nemátodos (gusanos redondos), atrapa a su presa en una hifa modificada con forma de nudo corredizo. Cuando un nemátodo entra al nudo, su presencia estimula las células del nudo para hincharse con agua. En una fracción de segundo, el nudo se cierra y atrapa al gusano. Entonces las hifas fúngicas penetran y se alimentan con su presa.

benéficas con otros organismos que proporcionan alimento. Incluso existen algunos hongos depredadores que atacan pequeños gusanos en el suelo (**FIG. 23-2**).

A diferencia de la mayor parte de los animales, los hongos no ingieren alimento. En vez de ello, secretan enzimas que digieren moléculas complejas afuera de sus cuerpos y descomponen las moléculas en subunidades más pequeñas que pueden absorberse. Las hifas fúngicas pueden penetrar muy profundo en una fuente de nutrimentos y, puesto que las hifas sólo tienen una célula de grosor, cada célula en un cuerpo fúngico está en posición de absorber nutrimentos directo del ambiente circundante.

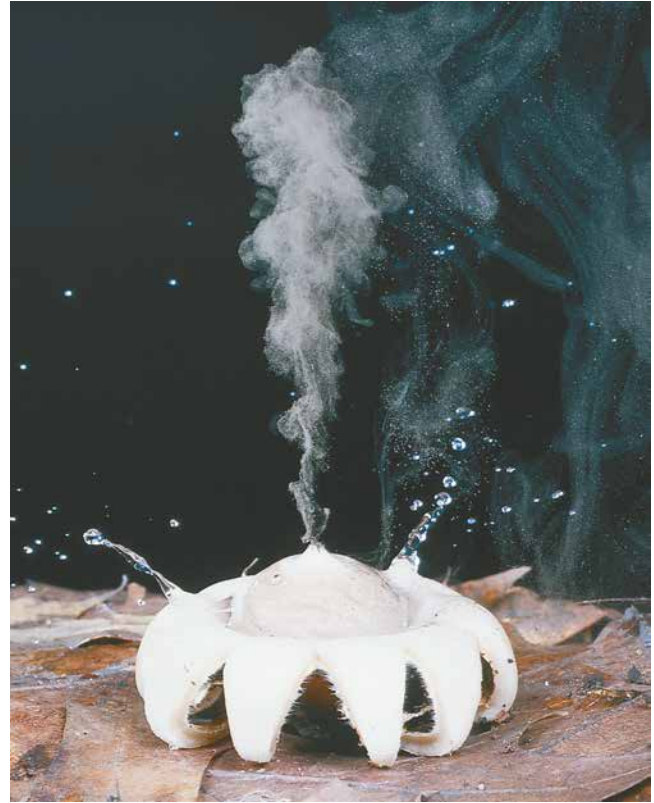
Los hongos pueden reproducirse tanto asexual como sexualmente

Los hongos se desarrollan a partir de **esporas**: células haploides que pueden dar lugar a un nuevo individuo. Las esporas fúngicas son pequeñas y extraordinariamente móviles, aun cuando la mayor parte, pero no todas, carecen de un medio de autopropulsión. Están distribuidas a lo largo y ancho como autoestopistas sobre el exterior de los cuerpos animales, como pasajeros dentro de los sistemas digestivos de los animales que los comen, o como vagabundos transportados por el aire, proyectados a la deriva por azar o disparados a la atmósfera mediante elaboradas estructuras reproductivas (**FIG. 23-3**). Con frecuencia, las esporas se producen en gran cantidad; un solo bejín gigante puede contener cinco billones de esporas.

En general, los hongos son capaces de reproducirse tanto de manera asexual como sexual (**FIG. 23-4**). La mayor parte del tiempo los hongos se reproducen asexualmente bajo condiciones estables, pero se reproducen sexualmente bajo condiciones de cambio ambiental o estrés.

La reproducción asexual produce esporas haploides mediante mitosis

Los micelios y las esporas de los hongos son haploides. Un micelio haploide produce esporas asexuales haploides mediante



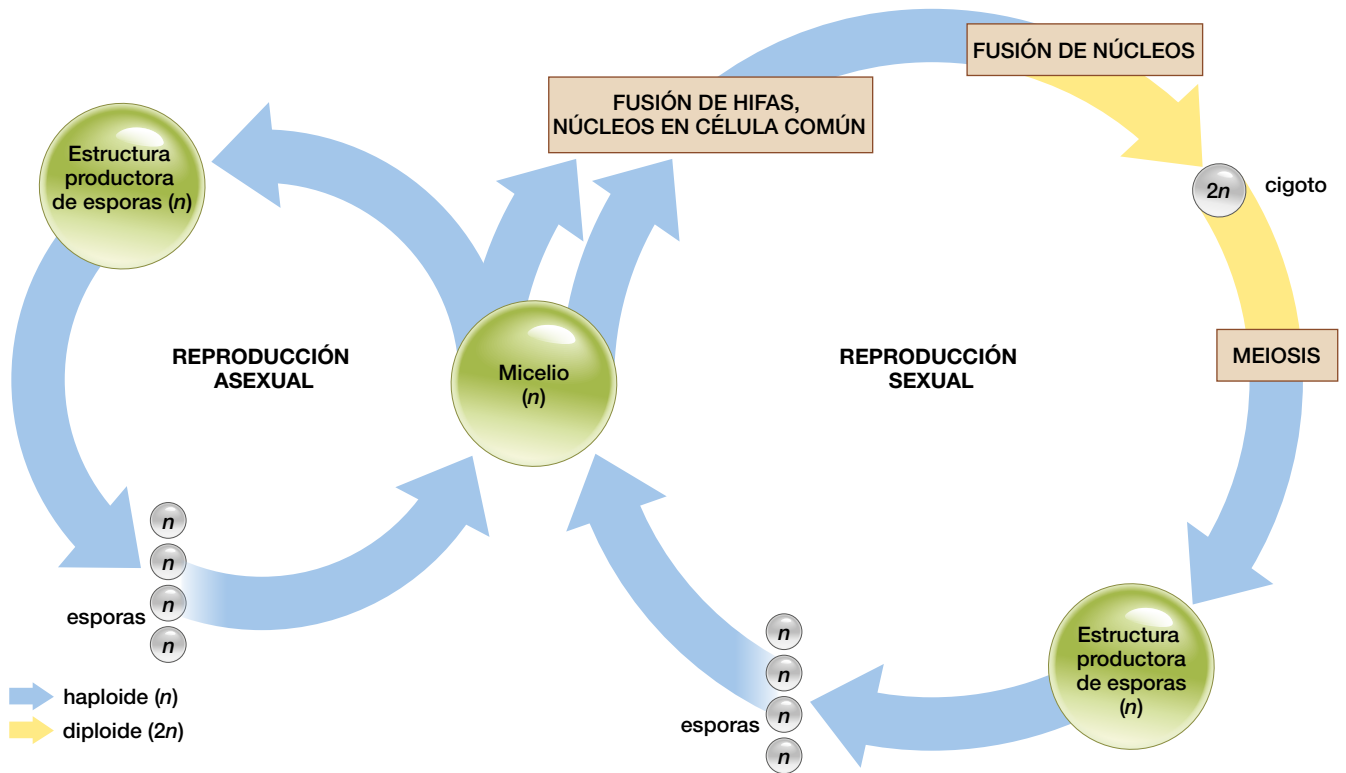
(a) Hongo estrella



(b) *Pilobolus*

▲ **FIGURA 23-3 Algunos hongos pueden expulsar esporas** (a) Un hongo estrella de tierra maduro, golpeado por una gota de agua, libera una nube de esporas que se dispersará por las corrientes de aire. (b) Las delicadas estructuras reproductivas traslúcidas de *Pilobolus*, que habitan el estiércol de caballo, literalmente escupen sus puntas cuando maduran, lo que dispersa las cubiertas negras que contienen esporas hasta a un metro de distancia. Las esporas que se adhieren al césped permanecen ahí hasta que las consume un herbívoro que padece, tal vez un caballo. Más tarde, es probable que a cierta distancia, un caballo depositará una pila fresca de estiércol que contiene esporas de *Pilobolus* que pasaron sin daño a través de su sistema digestivo.

mitosis. Si una espora asexual se deposita en una ubicación favorable, comenzará divisiones mitóticas y se desarrollará en un nuevo micelio. Este ciclo reproductivo simple resulta en la rápida producción de un clon genéticamente idéntico del micelio original.



▲ **FIGURA 23-4** Ciclo de vida generalizado de hongos En la reproducción asexual, hifas haploides en un micelio dan lugar a estructuras que producen esporas haploides mediante división celular mitótica. En la reproducción sexual, hifas haploides de diferentes tipos de apareamiento compatible se fusionan, lo que resulta en células que contienen núcleos de ambos padres. Estos núcleos después se fusionan y generan un cigoto diploide que experimenta meiosis para producir esporas haploides.

La reproducción sexual produce esporas haploides mediante meiosis

Las estructuras diploides sólo se forman durante un breve periodo de la etapa sexual del ciclo de vida fúngico. La reproducción sexual comienza cuando una hifa de un micelio entra en contacto con una hifa de un segundo micelio que es de un tipo de apareamiento diferente, pero compatible. (Los diferentes tipos de apareamiento de los hongos son comparables con los distintos sexos de los animales, excepto que en los hongos con frecuencia existen más de dos tipos de apareamiento.) Si las condiciones son adecuadas, las dos hifas pueden fusionarse, de modo que los núcleos de las dos hifas diferentes comparten una célula común. A la fusión de las hifas le sigue la fusión de núcleos haploides, uno de cada uno de los dos tipos de apareamiento, para formar un cigoto diploide. Entonces el cigoto experimenta meiosis para formar esporas sexuales haploides. Estas esporas se dispersan, germinan y dividen por mitosis para formar nuevos micelios haploides. A diferencia de la descendencia clonada producida por esporas asexuales, estos cuerpos fúngicos producidos de manera sexual son genéticamente distintos de cualquier progenitor.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

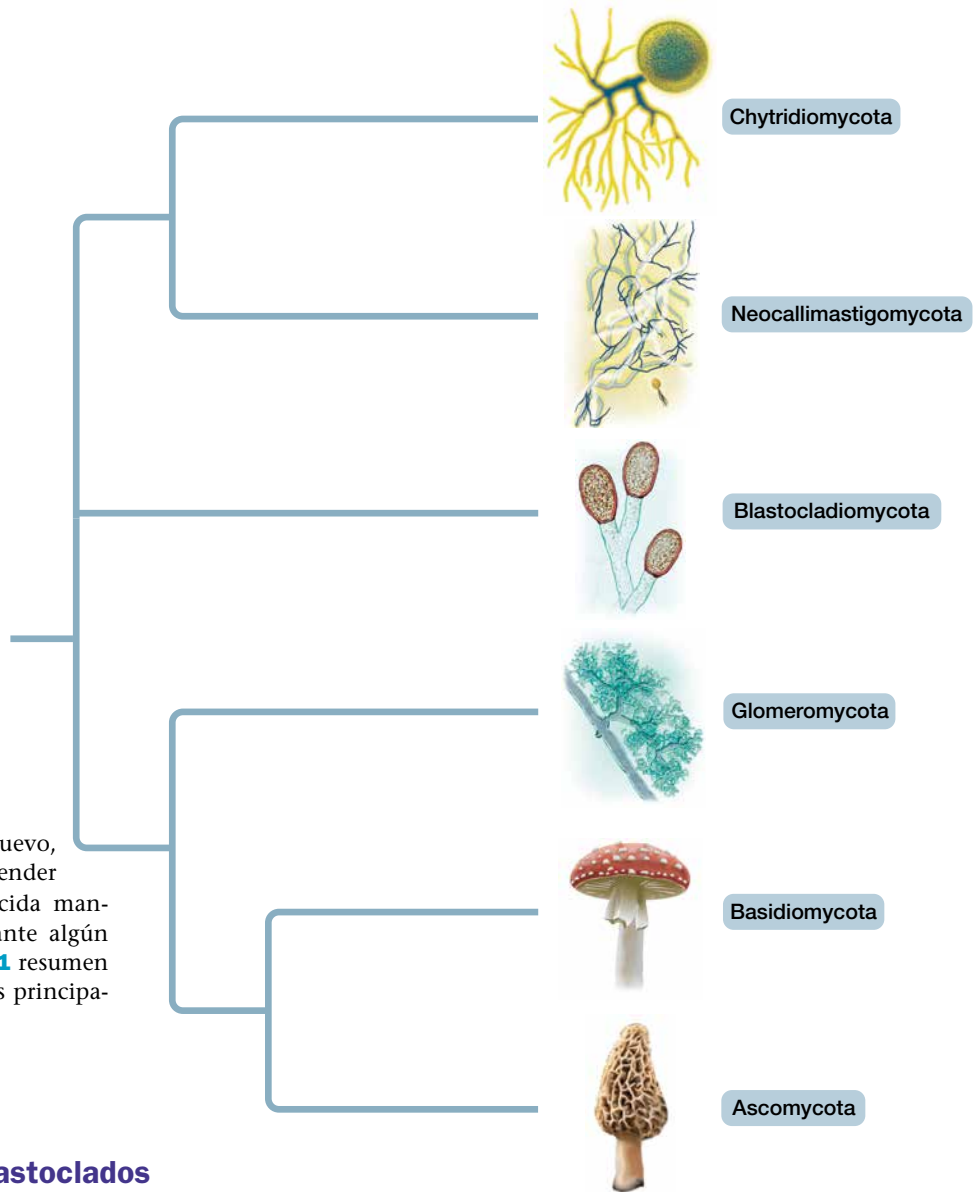
¿Puedes...

- describir la estructura de un hongo típico?
- explicar cómo los hongos obtienen energía y nutrientes y cómo se reproducen?

23.2 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPALES GRUPOS DE HONGOS?

Se han descrito casi 125 mil especies de hongos, pero este número representa sólo una fracción de la verdadera diversidad de estos organismos. Muchas nuevas especies se descubren y describen cada año, y los micólogos (científicos que estudian hongos) estiman que el número de especies de hongos no descubiertas es de al menos 1.5 millones. Los hongos se clasifican en seis grupos taxonómicos principales: Chytridiomycota (quitrídeos), Neocallimastigomycota (hongos rumen), Blastocladiomycota (blastoclados), Glomeromycota (glomeromicetos), Basidiomycota (basidiomicetos) y Ascomycota (ascomicetos). Sin embargo, algunos no son miembros de uno de estos seis grupos. La mayoría de estas especies fúngicas sin clasificación históricamente se colocaban en el grupo taxonómico Zygomycota (cigomicetos), pero análisis recientes de secuencias de ADN revelaron que los cigomicetos no constituyen un clado y por tanto no pueden formar un grupo taxonómico nombrado. (Un clado es un grupo formado por todos los descendientes de un ancestro común particular.) Los sistemáticos han recolectado datos adicionales acerca de la historia evolutiva de las especies antes clasificadas como cigomicetos, con la meta de clasificarlos en nuevos grupos nominados.

La secuenciación masiva de ADN extraído de muestras de suelo y agua también reveló un cúmulo de nuevas especies fúngicas, la mayor parte conocida sólo a partir de sus secuencias de ADN. Muchas de estas especies no están muy relacionadas con alguno de los grupos principales de hongos y tal vez



► **FIGURA 23-5** Árbol evolutivo de los principales grupos de hongos

constituyen un clado por completo nuevo, tal vez más de uno. Explorar y comprender esta diversidad fúngica antes desconocida mantendrá ocupados a los micólogos durante algún tiempo. La **FIGURA 23-5** y la **TABLA 23-1** resumen la filogenia y características clave de los principales grupos de hongos.

Quítridos, hongos rumen y blastoclados producen esporas natatorias

Los miembros de tres grupos taxonómicos de hongos (los quítridos, hongos rumen y blastoclados) se distinguen por sus esporas natatorias, que requieren agua para su dispersión. Muchos miembros de estos grupos viven en el agua, e incluso aquellos que viven en tierra requieren una película de agua para reproducirse. Las esporas se impulsan a través del agua mediante uno o más flagelos.

Los quítridos son básicamente acuáticos

La mayoría de los **quítridos** viven en agua dulce, pero algunas especies son marinas. Las esporas quítridas tienen un solo flagelo en un extremo. El fósil fúngico conocido más antiguo son quítridos que se encuentran en rocas con más de 600 millones de años de antigüedad. Los hongos ancestrales bien pudieron ser similares a los quítridos acuáticos y marinos de la actualidad, de modo que los hongos tal vez se originaron en ambientes acuáticos antes de colonizar la tierra.

La mayoría de las especies de quítridos se alimentan de plantas acuáticas muertas u otros detritos en ambientes acuáticos, pero algunas especies son parásitas de plantas o animales. Uno

de tales quítridos parásitos es una causa importante de la actual mortandad de ranas a nivel mundial, que amenaza a muchas especies y ya ha causado la extinción de varias. (Para más acerca del declive de las ranas, consulta el “Guardián de la Tierra: Ranas en peligro” en el Capítulo 25.)

Los hongos rumen viven en sistemas digestivos animales

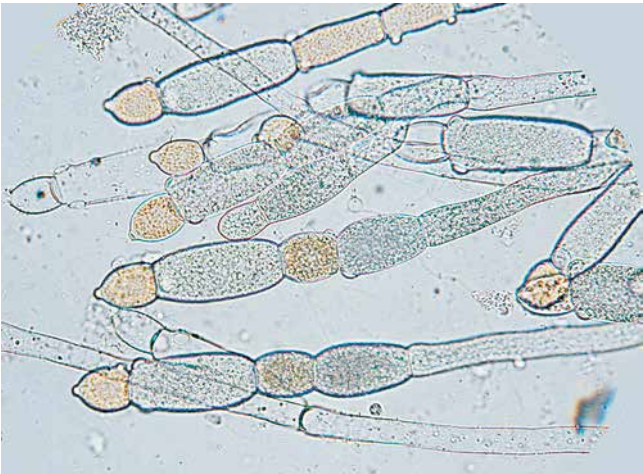
Los **hongos rumen** son anaerobios (no requieren oxígeno) y viven sobre todo en los sistemas digestivos de animales herbívoros como vacas, ovejas, canguros, elefantes e iguanas. Estos animales no son capaces de digerir celulosa (un componente principal del tejido vegetal) por sí mismos, y en vez de ello dependen de organismos simbióticos que habitan sus intestinos. Los hongos rumen están entre estos organismos; producen enzimas que digieren celulosa, y el producto resultante del rompimiento nutre tanto al hongo como a sus huéspedes animales. Las esporas de la mayoría de los hongos rumen tienen múltiples flagelos, que pueden formar una mata en un extremo de la espora.

TABLA 23-1 Los principales grupos taxonómicos de hongos

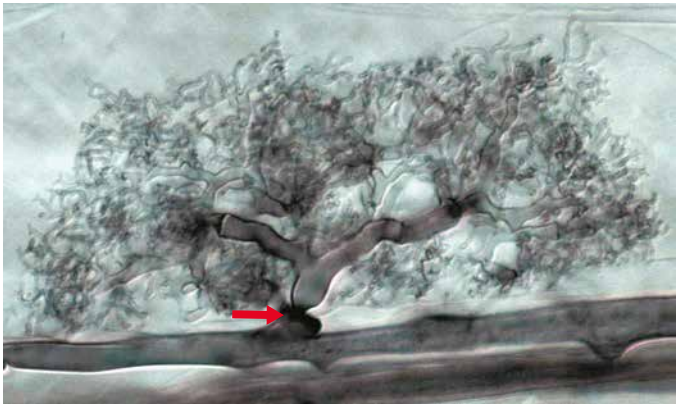
Nombre común (nombre latino)	Estructuras reproductivas	Características celulares	Impactos económicos y sanitarios	Géneros representativos
Quítridos (Chytridiomycota)	Forma esporas flageladas haploides o diploides	Ausencia de septos	Contribuye al declive de poblaciones de ranas	<i>Batrachochytrium</i> (patógeno de ranas)
Hongos rumen (Neocallimastigomycota)	Forma esporas flageladas haploides o diploides	Ausencia de septos	Ayuda a que ganado vacuno, caballos, ovejas subsistan de plantas	<i>Neocallimastix</i> (vive en sistemas digestivos herbívoros)
Blastoclados (Blastocladiomycota)	Forma esporas flageladas haploides o diploides	Ausencia de septos	Produce la enfermedad de manchas pardas del maíz y la verruga de la corona de la alfalfa	<i>Allomyces</i> (descomponedor acuático)
Glomeromicetos (Glomeromycota)	Forma esporas asexuales haploides, con frecuencia en cúmulos	Ausencia de septos	Forma mirorrizas (asociaciones simbióticas mutualistas con raíces vegetales)	<i>Glomus</i> (extendido socio micorrizo)
Basidiomicetos (Basidiomycota)	La reproducción sexual involucra la formación de basidiosporas haploides en basidios con forma de clava	Presencia de septos	Causa tizones y royas en los cultivos; incluye algunas setas comestibles	<i>Amanita</i> (hongo venenoso); <i>Polyporus</i> (hongo de repisa)
Ascomicetos (Ascomycota)	Forma ascosporas sexuales haploides en ascos con forma de saco	Presencia de septos	Causa mohos en los frutos; puede dañar textiles; causa enfermedad holandesa del olmo y chancro del castaño; incluye levaduras y colmenillas	<i>Saccharomyces</i> (levadura); <i>Ophiostoma</i> (produce enfermedad holandesa del olmo)
“Cigomicetos” (no es un grupo taxonómico designado de manera formal)	Forma cigosporas sexuales diploides	Ausencia de septos	Causa pudrición blanda de los frutos y moho negro del pan	<i>Rhizopus</i> (causa moho negro del pan); <i>Pilobolus</i> (hongo del estiércol)

Los blastoclados tienen un capuchón nuclear

Los **blastoclados** (FIG. 23-6) se distinguen por algunos rasgos característicos, como una estructura distintiva llamada *capuchón nuclear* que se encuentra cerca del núcleo de las esporas blastocladiales. El capuchón nuclear consta de ribosomas. Los blastoclados viven en agua dulce o en el suelo, y algunos son parásitos de plantas o invertebrados acuáticos como las pulgas de agua o las larvas de los mosquitos. Sus esporas tienen un solo flagelo.



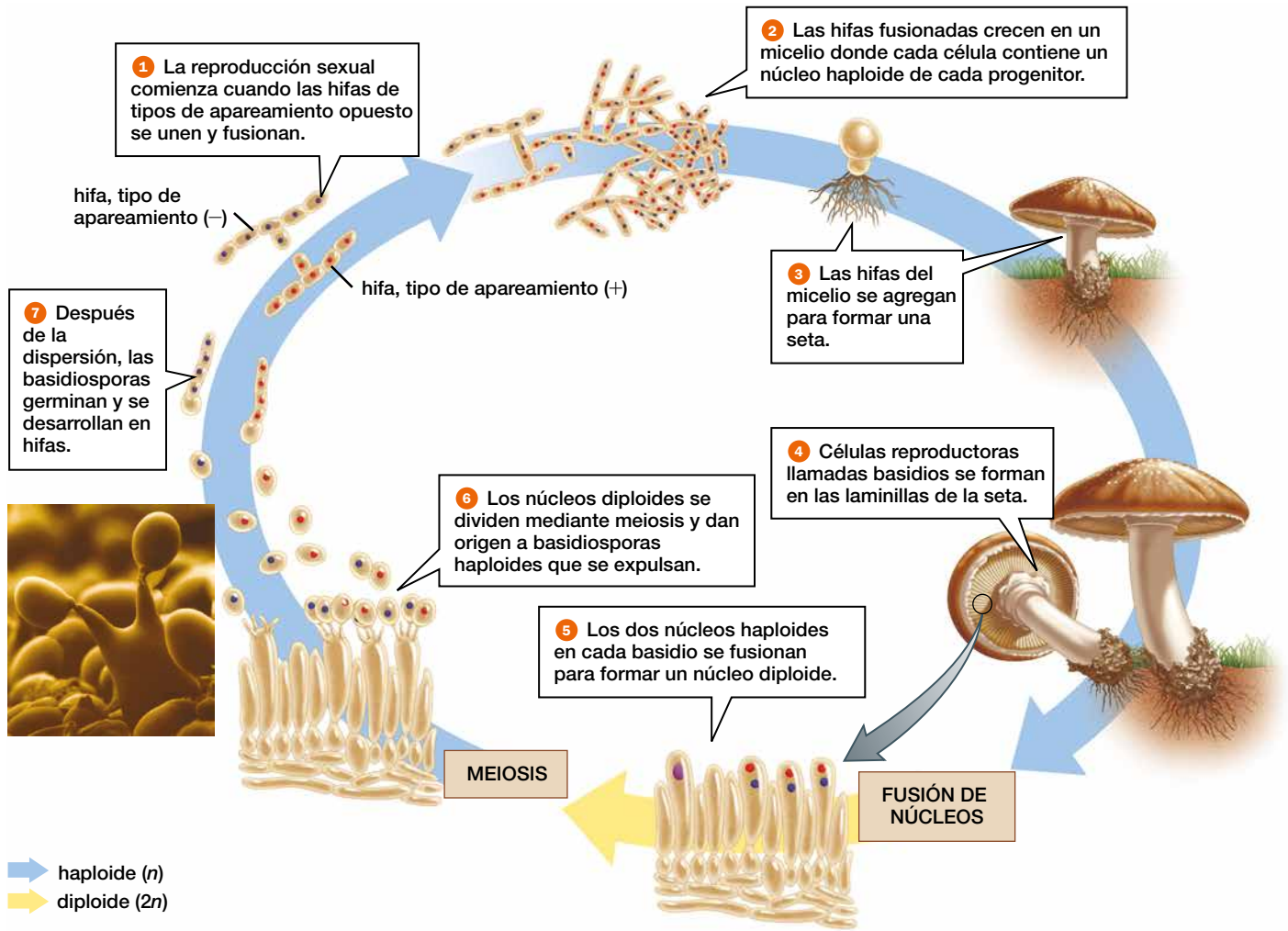
▲ **FIGURA 23-6 Filamentos blastocladiales** Estos filamentos del hongo blastoclado *Allomyces* están en medio de la reproducción sexual. Las estructuras anaranjadas visibles en muchos de los filamentos liberarán gametos masculinos; las estructuras hinchadas claras liberarán gametos femeninos. Los gametos de los blastoclados son flagelados, y estas estructuras reproductivas natatorias ayudan a la dispersión de los miembros de este grupo básicamente acuático.



▲ **FIGURA 23-7 Glomeromiceto en una célula vegetal** Hifas de glomeromiceto penetran las células de plantas con las cuales el hongo forma asociaciones mutuamente benéficas. En esta fotografía, una hifa “tronco” (flecha roja) se ramificó desde la hifa más grande en el fondo y se dividió en muchas hifas “de rama fina” más pequeñas dentro de una célula de raíz vegetal.

Los glomeromicetos se asocian con las raíces de las plantas

Casi todos los **glomeromicetos** viven en contacto íntimo con las raíces de plantas. De hecho, las hifas de los glomeromicetos en realidad penetran las células de las raíces y forman estructuras ramificadas microscópicas dentro de las células (FIG. 23-7). Esta invasión de las células vegetales no parece dañar a la planta. Por el contrario, los glomeromicetos proporcionan beneficios a las plantas que habitan. Este tipo de asociación benéfica entre hongos y raíces vegetales se conoce como *micorriza* y se describe con más detalle más adelante en este capítulo.



▲ **FIGURA 23-8** El ciclo de vida de un basidiomiceto típico La fotografía muestra dos basidiosporas unidas a un basidio.

La reproducción de glomeromicetos no está del todo entendida; todavía falta por observar la reproducción sexual de un miembro del grupo. Durante la reproducción sexual, los glomeromicetos producen cúmulos de esporas mediante división celular mitótica. Las esporas se forman en las puntas de las hifas que por lo común permanecen afuera de la célula vegetal huésped. Cuando las esporas germinan, las hifas crecen en el suelo circundante, pero el nuevo hongo sobrevive sólo si sus hifas en germinación llegan a una raíz vegetal.

Los basidiomicetos producen células reproductivas con forma de bastón

Por lo general, los **basidiomicetos** se reproducen sexualmente (FIG. 23-8). Hifas de diferentes tipos de apareamiento (designadas “+” y “-”) se fusionan 1 para formar hifas donde cada célula contiene dos núcleos, uno de cada uno de los progenitores 2. Estas hifas crecen en un micelio subterráneo que, en respuesta a condiciones ambientales adecuadas, origina un cuerpo fructífero sobre tierra que consta de hifas densamente agregadas 3.

Algunas de las hifas en el cuerpo fructífero se desarrollan en células reproductoras con forma de clava llamadas **basidios**, que contienen dos núcleos haploides 4. En cada basidio, los dos núcleos se fusionan para producir un núcleo diploide 5. El núcleo diploide se divide por meiosis y origina cuatro *basidiosporas* haploides 6. Si una basidiospora cae en terreno fértil, puede germinar y formar hifas haploides 7.

Los cuerpos fructíferos de basidiomicetos son familiares para la mayoría de las personas como setas, bejines, hongos de repisa y falos hediondos (FIG. 23-9). En muchos basidiomicetos, los basidios se producen en laminillas con forma de hoja sobre la parte inferior de las setas. En los bejines, los basidios están encerrados dentro del cuerpo fructífero. Las basidiosporas se liberan por miles de millones a través de aberturas en la parte superior de los bejines o desde las laminillas de las setas y se dispersan por el viento y el agua. En muchos casos, las esporas dan lugar a hifas que crecen hacia afuera desde la espora original en un patrón más o menos circular conforme mueren las hifas más viejas en el centro. El cuerpo subterráneo de manera periódica envía numerosas setas, que emergen en un patrón con forma de anillo conocido como anillo de hada (FIG. 23-10).



(a) Bejín



(b) Hongo de repisa



(c) Falo hediondo

▲ **FIGURA 23-9** **Diversos basidiomicetos** (a) El bejín gigante *Lycoperdon giganteum* puede producir hasta cinco billones de esporas. (b) Los hongos de repisa, algunos del tamaño de platos de ensalada, son notorios en los árboles. (c) Las esporas de los falos hediondos se transportan en el exterior de un capuchón baboso que huele terrible para los seres humanos, pero que atrae a las moscas. Las moscas ponen sus huevecillos sobre el falo hediondo y de manera inadvertida dispersan las esporas que se pegan a sus cuerpos.

ESTUDIO DE CASO

CONTINUACIÓN

Hongo enorme

Puesto que los cuerpos subterráneos de los basidiomicetos como *Armillaria* crecen a una tasa relativamente estable, la edad de un micelio puede estimarse al medir el área sobre tierra donde se extienden sus estructuras reproductoras. Sobre la base de tales mediciones, parece que los basidiomicetos pueden vivir por cientos de años. Algunos incluso son más viejos que eso. Por ejemplo, los investigadores que descubrieron al gigantesco *Armillaria* en Oregón estiman que tardó al menos 2400 años en crecer hasta su tamaño actual. ¿Los ciclos de vida y hábitats de otros grupos fúngicos les permiten crecer tan grandes y tan viejos como algunos basidiomicetos?

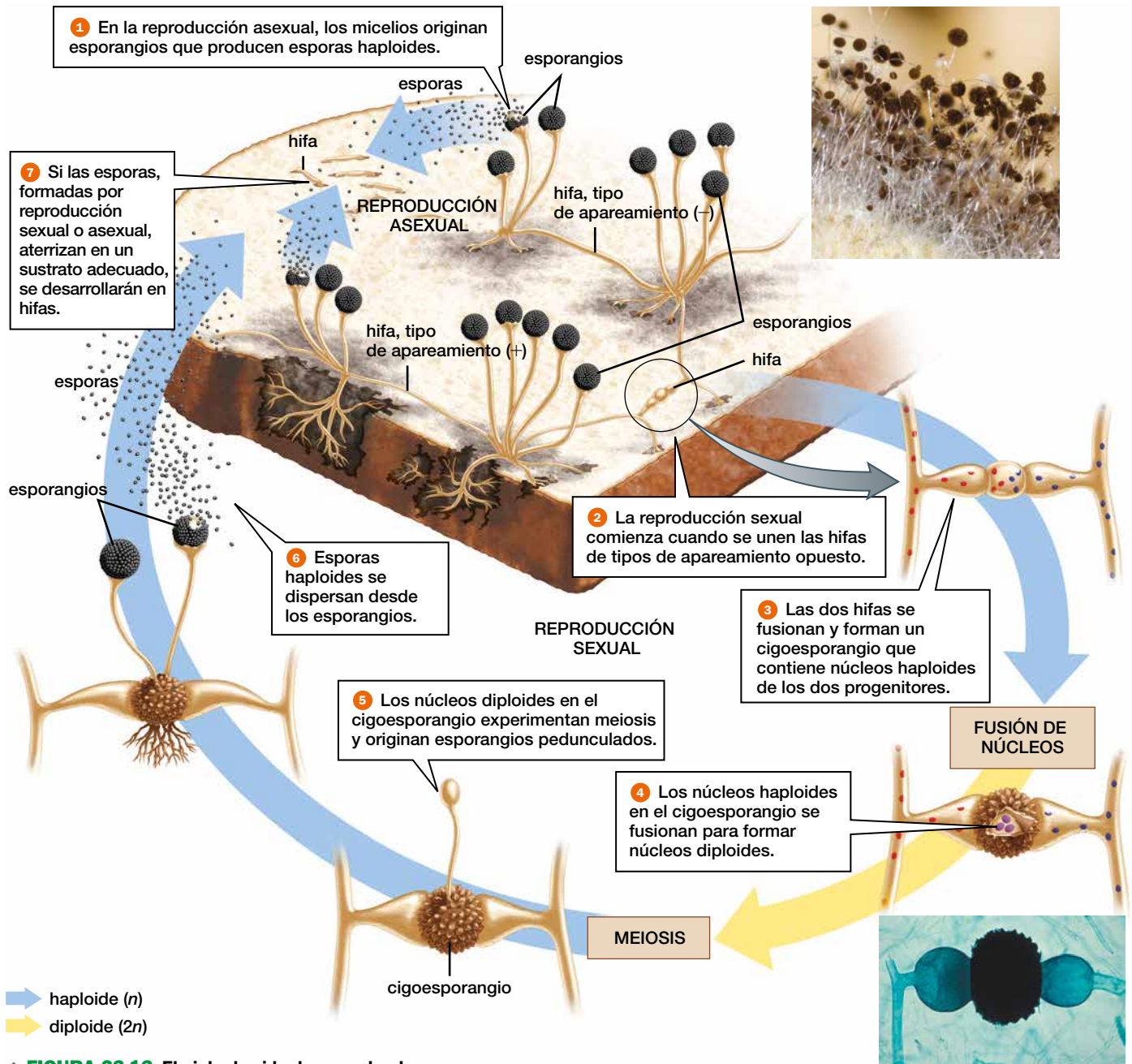


▲ **FIGURA 23-10** **Un anillo de hada fúngico** Las setas emergen en un anillo de hada a partir de un micelio fúngico subterráneo, que crece hacia afuera desde un punto central donde germinó una sola espора, acaso hace siglos.

Los ascomicetos forman esporas en una estructura con forma de saco

Los **ascomicetos**, u **hongos de saco**, se reproducen tanto asexual como sexualmente (**FIG. 23-11**). En la reproducción asexual, las esporas se producen en las puntas de hifas especializadas y, después de su dispersión, se desarrollan en nuevas hifas **1**. Durante la reproducción sexual, se producen esporas mediante una secuencia más compleja de eventos que comienza cuando hifas de diferentes tipos de apareamiento (+ y -) entran en contacto **2**. Las dos hifas forman estructuras reproductoras que se vinculan mediante un puente conector. Núcleos haploides se mueven a través del puente desde la estructura reproductora (-) hacia la (+), de modo que la estructura (+) contiene múltiples núcleos de ambos progenitores **3**. Las estructuras (+) que ahora contienen los núcleos en poza se desarrollan en hifas que se incorporan en un cuerpo fructífero **4**. En las puntas de algunas de estas hifas, se forma una envoltura parecida a saco llamada **asco** **5**. En esta etapa, cada asco contiene dos núcleos haploides. Estos núcleos se fusionan para producir un solo núcleo diploide **6**, que luego se divide por meiosis para producir un solo núcleo diploide **7**. Estos cuatro núcleos se dividen por mitosis y se desarrollan en ocho esporas haploides conocidas como **ascosporas** **8**. Con el tiempo, el asco se rompe y libera sus ascorporas. Si las esporas aterrizan en una ubicación apropiada, pueden germinar y desarrollarse en hifas **9**.

Algunos ascomicetos viven en vegetación boscosa en descomposición y forman o hermosas estructuras reproductoras con forma de taza (**FIG. 23-12a**) o corrugados cuerpos fructíferos con forma de seta llamados **colmenillas** (**FIG. 23-12b**). Los ascomicetos también incluyen las especies que producen penicilina, el primer antibiótico, así como muchos de los mohos coloridos que atacan los alimentos almacenados y destruyen frutos y granos y otras plantas. Los ascomicetos también pueden dañar animales (por ejemplo, véase el “Guardián de la Tierra: Asesino en las cuevas” en la página 414). Los hongos unicelulares conocidos como levaduras también son ascomicetos. (Cuando las levaduras se reproducen sexualmente, su única célula se convierte en asco.)



▲ **FIGURA 23-13** El ciclo de vida de un moho de pan

Los mohos de pan están entre los hongos que pueden reproducirse mediante la formación de esporas diploides

Muchas de las especies antes asignadas a los cigomicetos viven en el suelo o en material vegetal o animal en descomposición. Estas especies incluyen las que pertenecen al género *Rhizopus*, que producen los familiares enfados de la frutas blandas podridas y del moho negro del pan. En el moho del pan, la reproducción puede ser asexual o sexual (FIG. 23-13). La reproducción asexual inicia con la formación de esporas haploides en cápsulas de spora negra llamadas **esporangios** 1. Estas esporas se dispersan en el aire y, si aterrizan sobre un sustrato adecuado (como un trozo de pan), germinan para formar nuevas hifas haploides.

Si dos hifas de diferentes tipos de apareamiento (+ y -) entran en contacto, puede suceder reproducción sexual 2. Las dos hifas se fusionan para formar un *cigoesporangio* que contiene múltiples núcleos haploides de los dos progenitores 3. Conforme se desarrolla el cigoesporangio, se vuelve duro y resistente, y puede permanecer latente durante largos periodos hasta que las condiciones ambientales son favorables para el crecimiento. Dentro del cigoesporangio se fusionan núcleos haploides para producir núcleos diploides 4. Cuando las condiciones son favorables, los núcleos diploides experimentan meiosis y originan esporangios pedunculados 5. Los esporangios producen esporas haploides que se dispersan 6, germinan y se desarrollan para ser nuevas hifas haploides 7.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los seis principales grupos taxonómicos de los hongos y explicar por qué ciertas especies de hongos no se asignan a alguno de estos grupos?
- describir los ciclos de vida de un basidiomiceto, ascomiceto y moho de pan típicos?

23.3 ¿CÓMO INTERACTÚAN LOS HONGOS CON OTRAS ESPECIES?

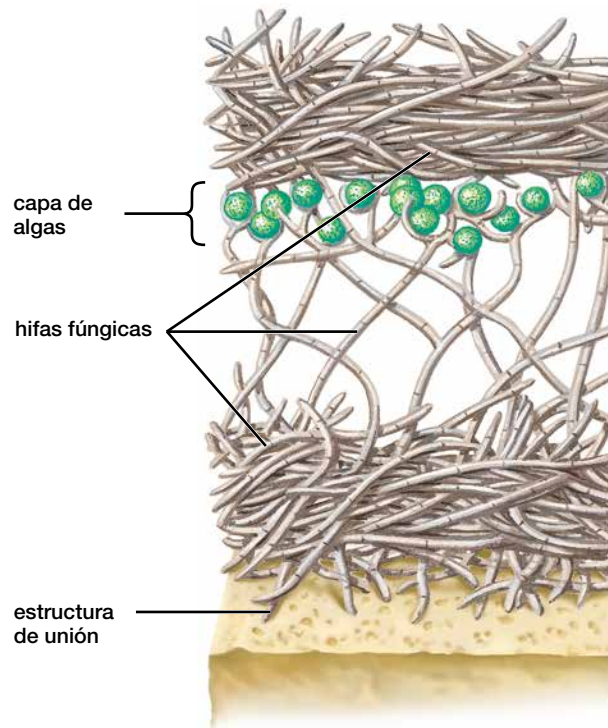
Muchos hongos viven en contacto directo con otras especies durante un periodo prolongado. Dichas relaciones íntimas de largo plazo se conocen como relaciones *simbióticas*. En muchos casos, el miembro fúngico de una relación simbiótica es parásito y daña a su huésped. Pero algunas relaciones simbióticas son mutuamente benéficas.

Los líquenes se forman a partir de hongos que viven con algas fotosintéticas o bacterias

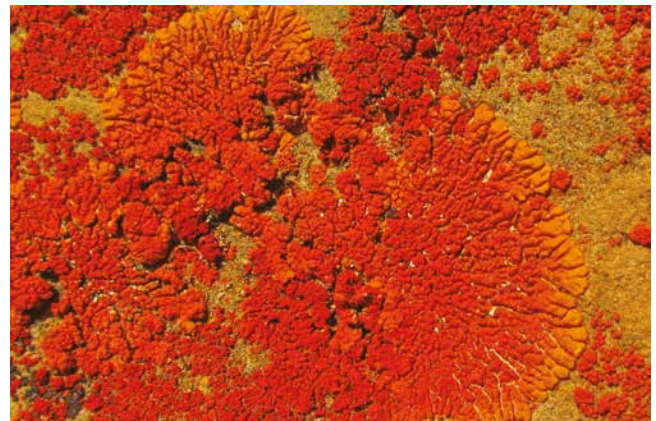
Los **líquenes** son asociaciones simbióticas entre hongos y algas verdes unicelulares o cianobacterias (**FIG. 23-14a**). En ocasiones, a los líquenes se les describe como hongos que aprendieron jardinería, porque el miembro fúngico de la asociación “cuida” al compañero alga o bacteria fotosintética al proporcionarle refugio y protección ante condiciones duras. En este ambiente protegido, los miembros fotosintéticos de la asociación usan luz solar para elaborar azúcares simples y producir alimento para ellos mismos pero también cierto alimento en exceso que consume el hongo. De hecho, con frecuencia el hongo consume la parte del león del producto fotosintético (hasta 90% en algunas especies), lo que conduce a algunos investigadores a concluir que la relación simbiótica en los líquenes en realidad es mucho más unilateral de lo que en general se le representa.

Miles de diferentes especies fúngicas (sobre todo ascomicetos) forman líquenes (**FIGS. 23-14b, c**), que se combinan con una de algunas especies de algas o bacterias mucho más pequeñas. En conjunto, estos organismos forman una unidad tan resistente y autosuficiente que los líquenes están entre las primeras cosas vivientes en colonizar islas volcánicas de reciente formación, porque muchos de ellos pueden crecer sobre roca desnuda. Los líquenes de brillantes colores también invaden otros hábitats inhóspitos, que van desde los desiertos hasta el Ártico. De manera comprensible, los líquenes en ambientes extremos crecen muy despacio; las colonias árticas, por ejemplo, pueden expandirse tan lento como dos a cinco centímetros por mil años. A pesar de

► **FIGURA 23-14 El líquen: una asociación simbiótica (a)** La mayoría de los líquenes tienen una estructura en capas acotada en las partes superior e inferior por una capa exterior formada a partir de hifas fúngicas. Éstas emergen desde la capa inferior y forman uniones que anclan el líquen a una superficie, como una roca o un árbol. Una capa de algas, donde alga y hongo crecen en estrecha asociación, yace bajo la capa superior de hifas. **(b)** Una colorida corteza de líquenes, que crece sobre roca seca, ilustra la dura independencia de esta combinación simbiótica de hongo y alga. Los pigmentos producidos por el socio fúngico son responsables del brillante color anaranjado. **(c)** Un líquen frondoso crece sobre una roca.



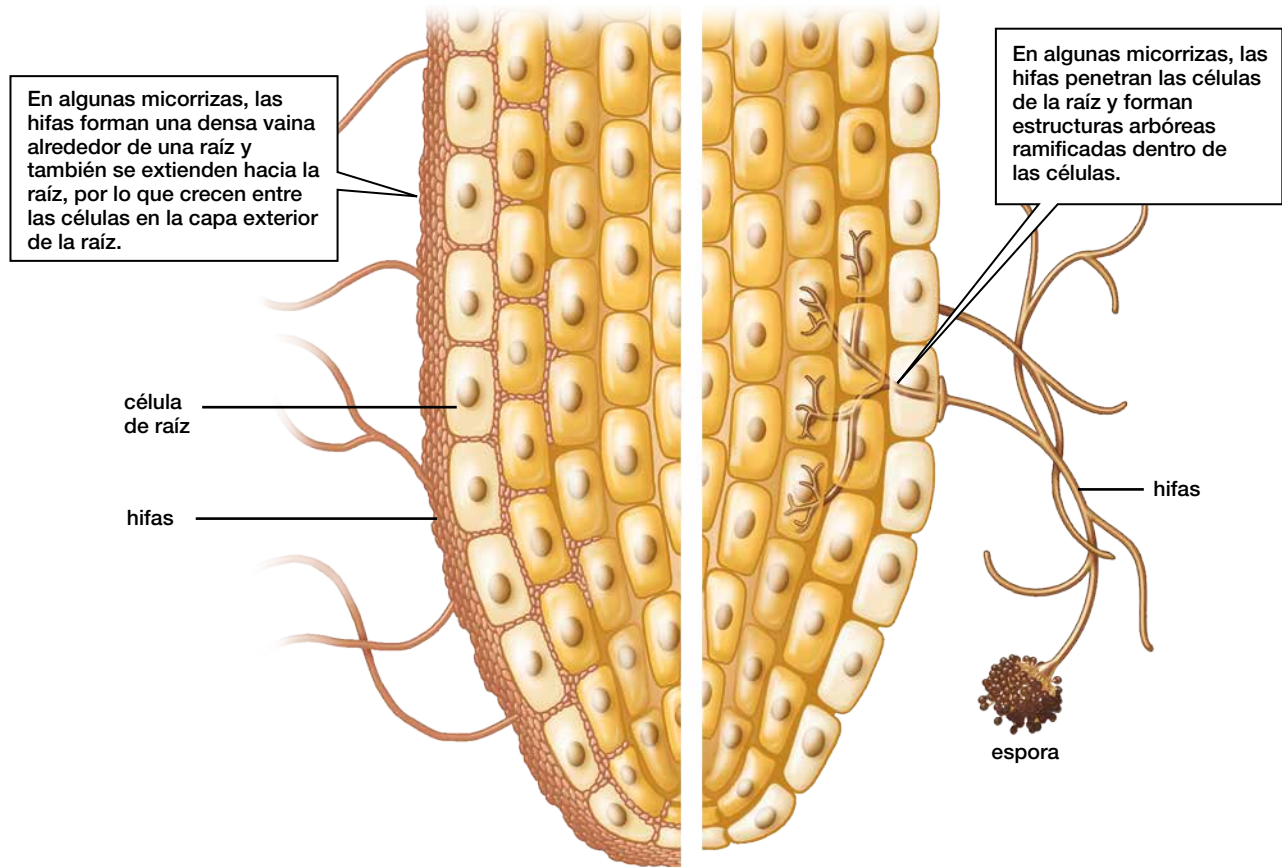
(a) Estructura de líquen



(b) Líquen incrustado



(c) Líquen frondoso



▲ **FIGURA 23-15 Las micorrizas mejoran el crecimiento de las plantas** Las asociaciones micorrizales entre hongos y raíces vegetales caen en dos tipos generales, que se muestran en las partes izquierda y derecha de esta ilustración (véase también la Fig. 23-7).

PENSAMIENTO CRÍTICO Evidencia fósil sugiere un importante vínculo entre micorrizas y la invasión exitosa de tierra por las plantas. ¿Por qué las micorrizas pudieron ser importantes en la colonización de hábitats terrestres por parte de las plantas?

este crecimiento lento, los líquenes pueden persistir durante largos periodos; algunos líquenes árticos tienen más de 4 mil años de antigüedad.

Las micorrizas son asociaciones entre las raíces de las plantas y hongos

Las **micorrizas** son importantes asociaciones simbióticas entre hongos y raíces de plantas. Más de 5 mil especies de hongos micorrizas crecen en asociación íntima con raíces de plantas vasculares, incluidas las de la mayoría de especies de árboles. Las hifas de los hongos micorrizas rodean e invaden las raíces (**FIG. 23-15**).

La asociación entre plantas y hongos micorrizas benefician tanto a los hongos como a sus socios vegetales. Los hongos micorrizas reciben moléculas de azúcar ricas en energía que producen las plantas mediante fotosíntesis y pasan desde sus raíces hacia los hongos. A cambio, los hongos absorben nutrimentos minerales del suelo y pasan algunos de ellos directo a las células de las raíces. Los hongos micorrizas también absorben agua y la pasan a la planta, una ventaja para las plantas en suelos secos y arenosos.

La asociación entre micorrizas y plantas tiene una aportación vital a la salud de las plantas de la Tierra. Las plantas sin hongos micorrizas tienden a ser más pequeñas y menos vigorosas que las plantas con socios micorrizas. Por ende, la presencia de micorrizas aumenta la productividad global de las comunidades vegetales de la Tierra, lo que aumenta su capacidad para sostener a los animales y otros organismos que dependen de ellas.

Las endofitas son hongos que viven dentro de los tallos y las hojas de las plantas

La asociación íntima entre hongos y plantas no está limitada a las raíces micorrizas. También se han encontrado hongos viviendo dentro de los tejidos subterráneos de casi toda especie de planta que se ha puesto a prueba para su presencia. Algunas de estas endofitas (organismos que viven dentro de plantas) son parásitos que causan enfermedades a las plantas, pero muchas, tal vez la mayoría, son benéficas para la planta huésped. Los ejemplos mejor estudiados de endofitas fúngicas benéficas son las especies de ascomicetos que viven dentro de las células de hojas de muchas especies de césped. Estos hongos producen sustancias que son desagradables o



Asesino en las cuevas

El castaño americano y el olmo americano han desaparecido de los paisajes estadounidenses como resultado de enfermedades fúngicas importadas de otros continentes, y ahora los murciélagos están amenazados con el mismo destino. Una especie de ascomiceto que llegó a Estados Unidos desde Europa causa el síndrome de nariz blanca, una enfermedad infecciosa que ha matado a un estimado de 7 millones de murciélagos de 11 especies desde su descubrimiento en 2006. La enfermedad se llama así por el crecimiento fúngico blanco que aparece en la piel desnuda, en especial en la nariz, de los murciélagos afectados (**FIG. E23-1**).

Las especies de murciélagos que son más vulnerables al síndrome de nariz blanca son las que hibernan durante el invierno. El hongo que causa la enfermedad está adaptado a temperaturas frías; las infecciones ocurren sobre todo durante el invierno y se difunden a través de grupos de murciélagos que hibernan juntos en cuevas y minas. El síndrome de nariz blanca hasta el momento está confinado a murciélagos en la mitad oriental de Estados Unidos, pero se ha dispersado con rapidez en años recientes.

La enfermedad ha reducido de manera importante poblaciones de las especies afectadas. Este abrupto declive de murciélagos tiene serias implicaciones para la salud de los ecosistemas. Todas las especies que han sido devastadas por el síndrome de nariz blanca son insectívoras que tienen un importante papel en la regulación de poblaciones de insectos, pues ayudan a asegurar que las comunidades de plantas no sean abrumadas por insectos herbívoros. Un estudio reciente estimó que el consumo de insectos en la región oriental de Estados Unidos declinó en 2300 toneladas al año como resultado del surgimiento del síndrome de nariz blanca. Esta pérdida ecológica también tiene efectos económicos; el consumo de insectos por parte de los murciélagos ahorra a los granjeros estadounidenses miles de millones de dólares al reducir la cantidad de pesticida que deben aplicar. Por desgracia, no es nada seguro que se seguirá gozando de los beneficios ecológicos de los murciélagos; hasta el momento no hay tratamiento o cura para el síndrome de nariz blanca.



▲ **FIGURA E23-1 Síndrome de nariz blanca** El hongo que produce la enfermedad infecta la piel de los rostros, alas y orejas de los murciélagos, y descompone la piel y los tejidos conectivos. Además, la irritación de la infección hace que los murciélagos se vuelvan activos cuando deberían hibernar, lo que puede conducir a muerte por hambre.

PENSAMIENTO CRÍTICO El ascomiceto que produce síndrome de nariz blanca puede permanecer viable en el suelo de una cueva durante al menos cinco años sin infectar un huésped murciélago. Como resultado, incluso una cueva donde todos los murciélagos residentes se hayan infectado y mueran contiene esporas infecciosas que pueden transportarse hacia otras cuevas. Dadas estas circunstancias, ¿qué pasos podrían tomar los gobiernos para lentificar la dispersión del síndrome de nariz blanca hacia áreas antes no afectadas?

tóxicas para los insectos y para el pastoreo de los mamíferos y por tanto ayudan a proteger los céspedes de dichos depredadores.

La protección antidepredador proporcionada por las endofitas fúngicas es suficientemente efectiva como para que los científicos agrícolas trabajen duro para descubrir una forma de crecer céspedes libres de endofitas y en consecuencia más degustables para los animales que pastan. Caballos, vacas y otros animales que pacen y tienen importancia agrícola tienden a evitar comer céspedes que contienen endofitas. Cuando el único alimento disponible es césped que contiene endofitas, los animales que lo comen experimentan salud pobre y crecimiento lento.

Algunos hongos son descomponedores importantes

Algunos hongos, que actúan como micorrizas y endofitas, tienen un papel importante en el crecimiento y la conservación del tejido vegetal. Sin embargo, otros hongos tienen un papel igual de importante en su destrucción al actuar como descomponedores. Muchas especies fúngicas pueden digerir lignina o celulosa, las moléculas que constituyen la madera; algunas especies pueden digerir ambas moléculas. Por tanto, cuando un árbol u otra

planta leñosa muere, los hongos pueden descomponer por completo sus restos.

La descomposición fúngica no está limitada a la madera; los hongos digieren organismos muertos de todo tipo. Los hongos que son *saprophytes* (se alimentan de organismos muertos) regresan las sustancias componentes de los tejidos muertos al ecosistema de donde provienen. Las actividades digestivas extracelulares de los hongos saprophytes liberan nutrientes que pueden usar las plantas. Si hongos y procariontes desaparecieran de manera súbita, las consecuencias serían desastrosas. Los nutrientes permanecerían encerrados en los cuerpos de las plantas y los animales muertos, el reciclamiento de nutrientes se detendría, la fertilidad del suelo declinaría con rapidez, y la basura y los detritus orgánicos se acumularían. En resumen: los ecosistemas colapsarían.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir y explicar el significado de algunas asociaciones simbióticas que involucran hongos, incluidos líquenes, micorrizas y endofitas?
- explicar cómo los hongos ayudan a reciclar nutrientes?

23.4 ¿CÓMO AFECTAN LOS HONGOS A LOS SERES HUMANOS?

La mayoría de las personas piensan poco en los hongos, pero ellos afectan sus vidas en más formas de las que pudieran imaginar.

Los hongos atacan plantas que son importantes para las personas

Los hongos producen la mayoría de las enfermedades vegetales, y algunas de las plantas que infectan son importantes para los seres humanos. Por ejemplo, los patógenos fúngicos tienen un efecto devastador sobre el suministro alimenticio del mundo. En especial dañinas son las plagas vegetales basidiomicetos que de manera descriptiva se conocen como *tiñas* y *royas*, que causan miles de millones de dólares en pérdidas por cultivos dañados cada año (FIG. 23-16). Por ejemplo, Ug99, una cepa en especial virulenta de la enfermedad del trigo llamada roya del trigo, hoy es una gran amenaza para el suministro de trigo del mundo. (El trigo es uno de los cultivos más importantes del mundo en términos de calorías totales aportadas.) Ninguna de las variedades de trigo que alimentan



(a) Tiña del maíz



(b) Roya del trigo

▲ **FIGURA 23-16 Tiñas y royas** (a) La tiña del maíz es un patógeno basidiomiceto que destruye millones de dólares de maíz cada año. Sin embargo, incluso una plaga como la tiña del maíz tiene sus admiradores. En México, este hongo es conocido como huitlacoche y se considera una delicia gourmet. (b) Otro basidiomiceto, la roya del trigo, en la actualidad amenaza millones de kilómetros cuadrados de trigo en África, Asia central y el Medio Oriente.



▲ **FIGURA 23-17 Hongo que mata plagas** Los granjeros usan hongos como el *Cordyceps* para controlar las plagas de insectos. Las púas blancas que salen del cuerpo de esta polilla son cuerpos fructíferos de *Cordyceps*.

a gran parte de la población mundial es resistente al Ug99, cuyas esporas pueden viajar largas distancias con el viento. Como resultado, los cultivos de trigo han sido diezmos sobre una gran y creciente área de África, Asia central y el Medio Oriente. Si Ug99 se dispersa hacia los masivos cultivos de trigo de China e India, puede ocurrir una severa escasez de alimentos.

Las enfermedades fúngicas también afectan la apariencia del paisaje. El olmo americano y el castaño americano (dos especies de árboles que alguna vez fueron prominentes en muchos parques, jardines y bosques estadounidenses) fueron destruidos a escala masiva por el ascomiceto que causa la enfermedad holandesa del olmo y el chancro del castaño. En la actualidad, algunas personas pueden recordar las gráciles formas de los grandes olmos y castaños, que ahora están casi por completo ausentes del paisaje. Sin embargo, todavía hay esperanza para el resurgimiento del castaño. Investigadores sometieron a ingeniería árboles que se modificaron genéticamente para contener un gen que confiere resistencia al chancro del castaño y han comprobado que los árboles modificados transmiten el gen de resistencia a sus descendientes. Los investigadores buscan la aprobación de los reguladores para plantar los árboles transgénicos en terrenos silvestres.

El impacto fúngico para la agricultura y la silvicultura no es del todo negativo. Parásitos fúngicos que atacan insectos y otras plagas de artrópodos pueden ser un importante aliado en el control de plagas (FIG. 23-17). Los granjeros que quieren reducir su dependencia a los pesticidas químicos tóxicos y costosos voltean cada vez más hacia métodos biológicos para el control de plagas, incluida la aplicación de “pesticidas fúngicos”. Los patógenos fúngicos se usan hoy día para controlar termitas, gorgojas del arroz, *Malacosoma*, áfidos, ácaros de los cítricos y otras plagas.

ESTUDIO DE CASO

CONTINUACIÓN

Hongos enormes

El hongo *Armillaria* que crece a un tamaño masivo en Oregón daña árboles en los bosques que habita. Como el hongo se alimenta de raíces, causa “pudrimiento de raíz” que debilita o mata árboles. Esta pudrición de raíz proporciona evidencia sobre tierra de la existencia de *Armillaria*; el espécimen gigante de Oregón se identificó primero al examinar fotografías aéreas para encontrar áreas boscosas con muchos árboles muertos. ¿Las personas, como las plantas, pueden ser víctimas de ataques fúngicos?

Los hongos causan enfermedades humanas

Los hongos incluyen especies parásitas que atacan en forma directa a los seres humanos. Algunas de las enfermedades fúngicas más familiares son las causadas por ascomicetos como la levadura *Candida albicans*, que produce infecciones vaginales, y los que atacan la piel, que resultan en tiñas (podal, crural y corporal). Estas enfermedades, aunque desagradables, no amenazan la vida y por lo general pueden tratarse con ungüentos antimicóticos.

Los hongos pueden infectar los pulmones si las víctimas inhalan esporas de especies fúngicas causantes de enfermedades como los ascomicetos que producen fiebre del valle e histoplasmosis. En Estados Unidos, la fiebre del valle se encuentra sobre todo en el suroeste, mientras que la histoplasmosis es más prevalente en las regiones central y oriental. Como otras infecciones fúngicas, estas enfermedades, si se diagnostican de manera oportuna, pueden controlarse con medicamentos antimicóticos. Sin embargo, si no se tratan, pueden desarrollar serias infecciones sistémicas.

Enfermedades serias también pueden resultar por la inhalación de esporas de *Cryptococcus gattii*, un basidiomiceto que por lo general se encuentra en los trópicos pero que en años recientes apareció en el Pacífico noroccidental. En todos los ambientes, el hongo ha demostrado ser peligroso; la tasa de mortalidad de los infectados varía de 13 a 33%, dependiendo de la ubicación. Por fortuna, hasta el momento las infecciones son más o menos raras: alrededor de 30 casos por año en Estados Unidos, por ejemplo, en comparación con más de 20 mil anuales para fiebre del valle. Sin embargo, el área afectada por *C. gattii* ha crecido de forma sostenida, de modo que es probable que aumente la incidencia de infecciones.

Además de producir enfermedades humanas, los hongos también pueden ayudar a combatirlas. Los biólogos han descubierto que ciertos hongos atacan y matan la especie de mosquito que transmite paludismo (FIG. 23-18). Ya hay planes para reclutar a estos hongos en el combate contra la paludismo, una de las enfermedades más mortales del mundo.



▲ **FIGURA 23-18 Hongos que combaten enfermedades** Un mosquito sano portador de paludismo (arriba) infectado por *Beauveria* se transforma en un cadáver incrustado con hongos en menos de 2 semanas.

Los hongos pueden producir toxinas

Además de su papel como agentes de enfermedades infecciosas, algunos hongos producen toxinas que son peligrosas para los seres humanos. De particular preocupación son las toxinas producidas por los hongos que crecen sobre granos y otros alimentos que se almacenan en condiciones húmedas. Por ejemplo, los mohos del género *Aspergillus* producen compuestos carcinogénicos muy tóxicos conocidos como aflatoxinas. Algunos alimentos, como los cacahuets, parecen en especial susceptibles al ataque de *Aspergillus*. Dado que las aflatoxinas se descubrieron en la década de 1960, los productores y procesadores de alimentos han desarrollado métodos para reducir el crecimiento de *Aspergillus* en cultivos almacenados, de modo que las aflatoxinas básicamente se han eliminado del suministro de mantequilla de cacahuete de la nación.

Un infame hongo productor de toxinas es el ascomiceto *Claviceps purpurea*, que infecta plantas de centeno y produce una enfermedad conocida como cornezuelo. Este hongo produce varias toxinas, que pueden afectar a los seres humanos si el centeno infectado se convierte en harina y se consume. Esto ocurrió con frecuencia en el norte de Europa durante la Edad Media, con efectos devastadores. En aquella época, el envenenamiento por cornezuelo casi siempre era mortal, y las víctimas experimentaban síntomas terribles antes de morir. Una toxina de cornezuelo constriñe los vasos sanguíneos y reduce el flujo sanguíneo. El efecto puede ser tan extremo que se desarrolla gangrena y las extremidades se marchitan y caen. Otras toxinas de cornezuelo causan síntomas que incluyen una sensación de ardor, vómitos, sacudidas convulsivas y vívidas alucinaciones. En la actualidad, nuevas técnicas agrícolas han eliminado de manera efectiva el envenenamiento por cornezuelo, pero la droga alucinógena LSD, que se deriva de un componente de las toxinas de cornezuelo, sigue siendo un legado de esta enfermedad.

Algunos de los venenos más mortales conocidos por la humanidad se encuentran en setas. En especial notables por sus venenos son ciertas especies del género *Amanita*, que tienen nombres comunes sugerentes como sombrero mortal y ángel destructor (FIG. 23-19). Estos nombres son adecuados, porque incluso una sola mordida de una de estas setas puede ser mortal. El daño producido por las toxinas de *Amanita* es más severo en el hígado, donde las toxinas tienden a acumularse. Con frecuencia, una víctima



▲ **FIGURA 23-19 El ángel destructor** Las setas producidas por el basidiomiceto *Amanita virosa* pueden ser mortales.

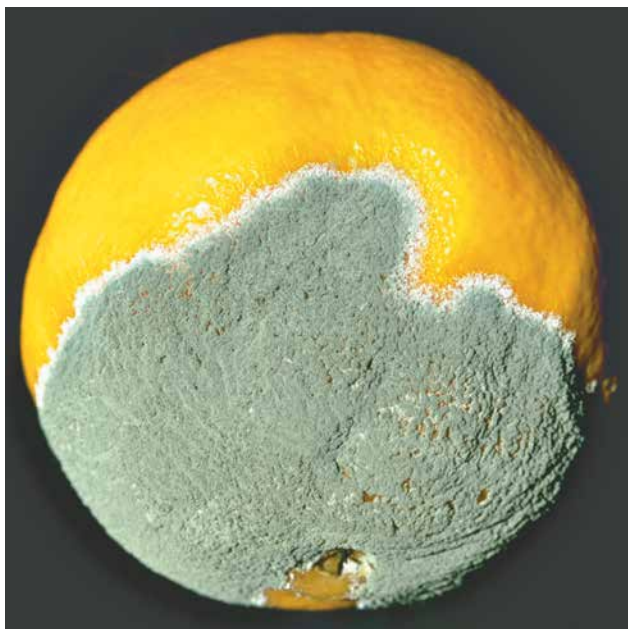
de envenenamiento por *Amanita* puede salvarse sólo si se somete a trasplante de hígado. Cada año, varios niños pequeños, recolectores inexpertos y desafortunados invitados a comidas gourmet hacen viajes inesperados al hospital después de comer setas silvestres venenosas. De modo que, si decides recolectar algunas setas silvestres para comer, ten cuidado. Protege tu salud invitando un experto para unirse a tus expediciones de recolección de setas.

Muchos antibióticos son derivados de hongos

Los hongos también tienen impactos positivos sobre la salud humana. La era moderna de medicinas antibióticas salvadoras comenzó con el descubrimiento de la penicilina, que se produce por un moho ascomiceto (FIG. 23-20; véase también la Fig. 1-12). La penicilina todavía se usa, junto con otros antibióticos derivados de hongos, como oleandomicina y cefalosporina, para combatir enfermedades bacterianas. Otros medicamentos importantes también se derivan de hongos, incluida la ciclosporina, que se utiliza para suprimir la respuesta inmunológica después de un trasplante de órgano, de modo que el cuerpo tiene menos probabilidad de rechazar los órganos trasplantados.

Los hongos hacen importantes aportaciones a la gastronomía

Los hongos hacen importantes aportaciones a la dieta humana. Las personas consumen algunos hongos directamente, incluidos setas basidiomicetos silvestres y cultivadas, como colmenillas y la rara y valorada trufa. El papel de los hongos en la cocina también tiene manifestaciones menos visibles. Por ejemplo, algunos de los quesos más famosos del mundo, incluidos roquefort, camembert, stilton y



▲ **FIGURA 23-20** *Penicillium* crece sobre una naranja. Las estructuras reproductoras, que recubren la superficie del fruto, son visibles, mientras que las hifas, debajo, extraen nutrientes del interior. El antibiótico penicilina se aisló por primera vez a partir de este hongo.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué algunos hongos producen químicos antibióticos? ¿Cómo y dónde buscarías nuevos antibióticos producidos por hongos?

¿TE HAS PREGUNTADO ...

Aunque muchos hongos se valoran como alimento, ninguno es buscado con tanta avidez como

las trufas. Las más finas trufas italianas pueden venderse hasta por 3 400 dólares la libra, y especímenes excepcionalmente grandes pueden alcanzar precios espectaculares (FIG. 23-21). En una ocasión, una trufa blanca italiana de 1.5 kg se vendió en una subasta ¡por 330 mil dólares!

por qué las trufas son tan costosas?

¿Por qué esos precios tan altos?

Las trufas se desarrollan bajo tierra, y cuesta algo de trabajo encontrar una.

De hecho, los seres humanos no pueden hacerlo solos y necesitan ayuda de otras especies. Algunos animales, en especial cerdos, son atraídos por el aroma de una trufa madura. Si un cerdo sigue el olor hacia una trufa, sacará el hongo y lo devorará. Es por eso por lo que, de manera tradicional, los recolectores de trufas han usado cerdos amordazados para cazar su presa.

En la actualidad, perros entrenados son los ayudantes más comunes para los cazadores de trufas. Los perros son necesarios incluso en las granjas donde mucho del cultivo de trufas actual se realiza de forma laboriosa. La dificultad de cultivar y cosechar trufas explica en parte su precio alto. Y nadie ha descifrado cómo cultivar la preciada trufa blanca. La única forma de adquirir una es seguir la nariz de un perro o cerdo cazador de trufas.



▲ **FIGURA 23-21** La trufa Las trufas son las estructuras subterráneas que contienen esporas de un ascomiceto que forma una asociación micorriza con las raíces de robles. Los especímenes en particular finos con frecuencia se venden en subastas.

gorgonzola, obtienen sus sabores distintivos de mohos ascomicetos que crecen en ellos conforme maduran. Sin embargo, acaso los más importantes y ubicuos contribuyentes fúngicos al suministro alimenticio de los seres humanos sean los ascomicetos unicelulares (y algunas especies de basidiomicetos) conocidos como levaduras.

El vino y la cerveza se elaboran usando levaduras

El descubrimiento de que las levaduras podrían aprovecharse para dar vida a la experiencia culinaria seguro es un evento clave en la historia humana. Entre los muchos alimentos y bebidas que dependen de las levaduras para su producción están el pan, el vino y la cerveza, que se han consumido de manera tan extensa durante tanto tiempo que es difícil imaginar un mundo sin ellos. Todos derivan sus cualidades especiales por la fermentación de levaduras. La fermentación ocurre cuando las levaduras extraen energía del azúcar y, como subproductos del proceso metabólico, emiten dióxido de carbono y alcohol etílico.

Conforme las levaduras consumen los azúcares frutales del jugo de uva, los azúcares se convierten en alcohol, y el resultado es vino. Con el tiempo, la creciente concentración de alcohol

mata las levaduras, con lo termina la fermentación. Si las levaduras en el vino en fermentación mueren antes de haber consumido toda el azúcar de uva disponible, el vino será dulce; si las levaduras agotan el suministro de azúcar, el vino será seco.

La cerveza se produce a partir de grano (por lo general cebada), pero las levaduras no pueden consumir de manera efectiva los carbohidratos en el grano. Para que las levaduras hagan su trabajo, los granos de cebada deben germinar (recuerda que los granos en realidad son semillas). La germinación convierte los carbohidratos de los granos en azúcar, de modo que la cebada germinada proporciona una excelente fuente de alimento para las levaduras. Como con el vino, la fermentación convierte los azúcares en alcohol, pero los productores de cerveza capturan el dióxido de carbono también como subproducto, lo que da a la cerveza su característica carbonación burbujeante.

Las levaduras hacen que suba el pan

En la elaboración de pan, el dióxido de carbono es el producto de fermentación crucial. Las levaduras agregadas a la masa de pan

producen alcohol así como dióxido de carbono, pero el alcohol se evapora durante el horneado. En contraste, el dióxido de carbono queda atrapado en la masa, donde forma las burbujas que dan al pan su ligera textura aireada (y lo salva a uno de una vida de comer emparedados hechos con galletas saladas).

De manera que la próxima vez que disfrutes una rebanada de pan francés con queso camembert y un buen vaso de chardonnay, o una rebanada de pizza y una botella fría de tu cerveza favorita, tal vez quieras agradecer en silencio a las levaduras. Las dietas humanas serían mucho más sosas sin la ayuda que se obtiene de los asistentes fúngicos.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo los hongos afectan la agricultura?
- describir ejemplos de cómo los hongos afectan la salud humana?
- describir el papel de los hongos en la producción de queso, vino, cerveza y pan?

ESTUDIO DE CASO

OTRO VISTAZO

Hongos enormes

¿Por qué los hongos *Armillaria* crecen tan grandes? Su tamaño se debe en parte a su capacidad para formar estructuras llamadas rizomorfos, formados por hifas unidas dentro de una cáscara protectora. Los rizomorfos pueden extenderse grandes distancias a través de áreas pobres en nutrientes para llegar a nuevas fuentes de alimento. En consecuencia, el hongo *Armillaria* puede crecer más allá de las fronteras de una área particular rica en alimento.

Otro factor que puede contribuir al gigantesco tamaño del *Armillaria* de Oregón es el clima en el cual se encuentra. En el clima seco del este de Oregón, los cuerpos fructíferos fúngicos se forman sólo rara vez, de modo que el colosal *Armillaria* pocas veces produce esporas. En ausencia de esporas que puedan crecer para convertirse en nuevos individuos, el individuo existente enfrenta poca competencia por recursos y tiene libertad de crecer y llenar una área cada vez más grande.

El descubrimiento del espécimen de Oregón es el último capítulo en una afectuosa “guerra de hongos” de larga duración que comenzó

con el descubrimiento del primer hongo enorme, un *Armillaria* gallica de casi 15 hectáreas que crece en Michigan. Desde ese emblemático descubrimiento inicial, grupos de investigadores en Michigan, Oregón y otras partes se han involucrado en una amistosa competencia para descubrir el hongo más grande. ¿El récord actual caerá alguna vez? Sigue en sintonía.

CONSIDERA ESTO Puesto que todo el *Armillaria* de Oregón creció a partir de una sola espora, todas sus células son genéticamente idénticas. Sin embargo, es improbable que alguna sustancia se transporte a todo lo largo del micelio de más de 970 hectáreas. Y no hay piel o corteza o membrana continua que cubra todo el micelio y lo separe del ambiente como unidad. ¿La unidad genética del hongo es evidencia suficiente para que se le considere un solo individuo, o necesitas evidencia adicional? ¿Crees que la afirmación de “el organismo más grande el mundo” es válida?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

23.1 ¿Cuáles son las principales características de los hongos?

Los cuerpos fúngicos por lo general constan de hifas filamentosas, que son o multicelulares o multinucleadas, y forman grandes redes entrelazadas llamadas *micelios*. Por lo general los núcleos fúngicos son haploides. Una pared celular de quitina rodea las células fúngicas. Todos los hongos se alimentan al secretar enzimas digestivas fuera de sus cuerpos y absorber los nutrientes liberados.

La reproducción fúngica es variada y compleja. La reproducción asexual puede ocurrir a través de producción mitótica de esporas haploides. La reproducción sexual ocurre cuando núcleos haploides compatibles se fusionan para formar un cigoto diploide, que experimenta meiosis para formar esporas haploides. Tanto las esporas asexuales como las sexuales producen micelios haploides mediante mitosis.

23.2 ¿Cuáles son los principales grupos de hongos?

Los principales grupos taxonómicos de hongos son Chytridiomycota (quítridos), Neocallimastigomycota (hongos rumen), Blastocladiomycota (blastoclados), Glomeromycota (glomeromicetos), Basidiomycota (basidiomicetos) y Ascomycota (ascomicetos).

23.3 ¿Cómo interactúan los hongos con otras especies?

Un líquen es una asociación simbiótica entre un hongo y algas o cianobacterias. El compañero fúngico proporciona cobijo para las algas o cianobacterias, que convierten luz solar en moléculas ricas en energía que nutren al hongo. Las micorrizas son asociaciones entre hongos y las raíces de la mayoría de las plantas vasculares. El hongo deriva nutrientes fotosintéticos de las raíces de la planta y, a cambio, transporta agua y nutrientes hacia la raíz desde el suelo que la rodea. Las endofitas son hongos que crecen dentro de las hojas o tallos de plantas y pueden ayudar a proteger las plantas que los alojan. Los hongos saprofitos son descomponedores en extremo importantes en los ecosistemas. Sus cuerpos filamentosos penetran el suelo y en el material orgánico en descomposición, lo que libera nutrientes a través de digestión extracelular.

23.4 ¿Cómo afectan los hongos a los seres humanos?

Muchas enfermedades vegetales son producidas por hongos parásitos. Algunos de ellos pueden ayudar a controlar insectos que son plagas de cultivos. Otros pueden producir enfermedades humanas, incluidos tiñas corporales y podales, e infecciones vaginales comunes. Algunos hongos producen toxinas que pueden dañar a los humanos. No obstante, los hongos agregan variedad al suministro alimenticio humano, y la fermentación por hongos ayuda a elaborar vino, cerveza y pan. Los hongos también son la fuente de muchos antibióticos.

Términos clave

asco 409	hifa 403
ascomiceto 409	hongo rumen 406
basidio 408	hongo saco 409
basidiomiceto 408	líquen 412
blastoclado 407	micelio 403
espora 404	micorriza 413
esporangio 411	quítrido 496
glomeromiceto 407	septo 403

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- Los hongos tienen paredes celulares compuestas sobre todo por
 - lignina.
 - celulosa.
 - quitina.
 - glucosa.
- ¿Cuál de las siguientes enfermedades *no* es causada por un hongo?
 - fiebre del valle
 - enfermedad holandesa del olmo
 - histoplasmosis
 - paludismo
- Una asociación simbiótica de raíces de planta y hongos se conoce como
 - líquen.
 - micorriza.
 - esporangio.
 - quítrido.
- El alcohol en la cerveza y el vino es un subproducto de _____ y _____.
 - infección; *Candida albicans*
 - respiración; hongos rumen
 - fermentación; levadura
 - descomposición; saprofitas
- La _____ es una función de los hongos con importancia ecológica.
 - fotosíntesis
 - descomposición
 - producción de alcohol
 - producción de antibióticos

Llena los espacios

- Las porciones de un hongo que son visibles a simple vista con frecuencia son estructuras especializadas para _____. Estas estructuras liberan pequeñas _____, que se dispersan para producir nuevos hongos.
- El cuerpo fúngico es _____ y está compuesto de hilos microscópicos llamados _____ que pueden subdividirse en muchas células mediante _____. Las paredes celulares de los hongos se endurecen mediante _____.
- En los hongos, las esporas asexuales se producen por división celular _____ y tienen conjuntos de cromosomas _____. Las esporas sexuales se producen mediante división celular _____ en _____ y tienen conjuntos de cromosomas _____.
- Llena los espacios de las siguientes oraciones con los nombres comunes de los grupos taxonómicos fúngicos. Casi todos _____ viven en íntima asociación con raíces vegetales. Esporas flageladas natatorias se producen por _____. Las setas y los bejines son estructuras reproductoras de _____.
- _____ son asociaciones simbióticas de hongos y algas verdes. _____ son asociaciones simbióticas mutuamente benéficas de hongos y raíces de plantas. Algunos hongos son _____ que viven dentro de los tejidos subterráneos de las plantas.
- Los hongos son los únicos descomponedores que pueden digerir _____. Los hongos que hacen que suba el pan y que los vinos fermenten son _____. Los males de los seres humanos causados por los hongos incluyen _____ y _____.

Preguntas de repaso

- Describe la estructura del cuerpo fúngico. ¿Cómo difieren las células fúngicas de la mayoría de las células vegetales y animales?
- ¿Qué porción del cuerpo fúngico está representada por setas, bejines y estructuras similares? ¿Por qué estas estructuras están elevadas sobre el suelo?
- ¿Cuáles dos enfermedades vegetales, causadas por hongos parásitos, han tenido un enorme impacto sobre los bosques en Estados Unidos? ¿En cuál grupo taxonómico se encuentran estos hongos?
- Menciona algunos hongos que ataquen cultivos. ¿A cuál grupo taxonómico pertenecen?
- Describe la reproducción asexual en los hongos.
- Menciona los principales grupos taxonómicos de los hongos, describe algunas características clave de cada grupo y ofrece un ejemplo de un hongo de cada grupo.
- Describe cómo se produce un anillo de hadas de setas. ¿Por qué su diámetro se relaciona con su edad?
- Describe dos relaciones simbióticas entre un hongo y otro organismo. En cada caso, explica cómo es afectado cada uno de los participantes en estas asociaciones.

Aplicación de conceptos

- La enfermedad holandesa del olmo en Estados Unidos es causada por un *exótico*, esto es: un organismo (en este caso, un hongo) introducido de otra parte del mundo. ¿Qué daño ha provocado esta introducción? ¿Qué otras plagas fúngicas caen en esta categoría? ¿Por qué es en particular probable que los hongos parásitos se transporten fuera de su hábitat natural? ¿Qué pueden hacer los gobiernos para limitar esta importación?
- ¿Qué consecuencias ecológicas habría si los seres humanos, usando un nuevo y mortal fungicida, destruyeran todos los hongos sobre la Tierra?

24

DIVERSIDAD ANIMAL I: INVERTEBRADOS

ESTUDIO DE CASO

Asistentes de los médicos

LA MEDICINA MODERNA es una empresa de alta tecnología que depende de máquinas multimillonarias, complicados dispositivos médicos y medicamentos desarrollados mediante química y biotecnología de vanguardia. Pero, a pesar de la prevalencia de la tecnología avanzada en la medicina, los médicos también tienen asistentes de “baja tecnología” de una fuente improbable: los *invertebrados* (animales sin columna vertebral). Por ejemplo, considera a la sanguijuela medicinal. Durante más de 2 mil años, los sanadores han utilizado a estos gusanos segmentados parásitos para el tratamiento de un amplio rango de malestares. Durante gran parte de la historia médica humana, el tratamiento con sanguijuelas se basó en la esperanza de que las criaturas succionarían la sangre “contaminada” que se creía era la principal causa de la enfermedad. Sin embargo, conforme se descubrían las causas reales de las enfermedades, el uso médico de las sanguijuelas declinó. Hacia comienzos del siglo XX, las sanguijuelas ya no tenían un lugar en el maletín de la medicina moderna y se convirtieron en símbolo de la ignorancia de una etapa anterior. No obstante, en la actualidad, las sanguijuelas medicinales están haciendo un sorprendente regreso.

En la actualidad, las sanguijuelas se usan para tratar una complicación quirúrgica conocida como insuficiencia venosa, la cual es en especial común en la cirugía reconstructiva, como la cirugía que vuelve a unir dedos cercenados o la que repara un rostro desfigurado. En tales casos, los cirujanos con frecuencia son incapaces de

La sanguijuela medicinal, durante mucho tiempo un símbolo de la ignorancia médica premoderna, ahora es parte de las herramientas de la medicina moderna.

reconstruir todas las venas que usualmente quitarían sangre de los tejidos. Con el tiempo, crecerán venas nuevas, pero mientras tanto la sangre puede acumularse en el tejido reparado. A menos que se remueva el exceso de sangre, se coagulará y producirá coágulos que pueden privar al tejido del oxígeno y los nutrimentos que necesita para vivir. Por fortuna, las sanguijuelas pueden ayudar. Aplicadas al área afectada, las sanguijuelas se ponen a trabajar, realizan pequeñas incisiones indoloras y succionan la sangre hacia sus estómagos. Para ayudarlas en su tarea de remoción de sangre, la saliva de las sanguijuelas contiene una mezcla de químicos que dilatan los vasos sanguíneos y evitan que la sangre coagule. Aunque la preparación química en la saliva es una adaptación que ayuda a las sanguijuelas a consumir sangre de manera más eficiente, también ayuda al paciente a promover el flujo sanguíneo en el tejido dañado. De esta forma, las sanguijuelas proporcionan un tratamiento efectivo indoloro para la insuficiencia venosa.

Aunque relativamente pocos animales invertebrados tienen usos médicos, los invertebrados representan una gran parte de la biodiversidad conocida de la Tierra. ¿Qué han aprendido los científicos acerca de estos diversos y abundantes organismos?



DE UN VISTAZO

24.1 ¿Cuáles son las principales características de los animales?

24.2 ¿Qué características anatómicas marcan los puntos de ramificación en el árbol evolutivo animal?

24.3 ¿Cuáles son los principales fila animales?

24.1 ¿CUÁLES SON LAS PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS DE LOS ANIMALES?

Es difícil formular una definición concisa del término “animal”. No hay un rasgo individual que defina de manera exclusiva a los animales, así que el grupo se define con base en una lista de características. Ninguna de dichas características es exclusiva de los animales pero, en conjunto, distinguen a los animales de los miembros de otros grupos taxonómicos:

- Los animales son eucariontes.
- Los animales son multicelulares.
- Las células animales carecen de pared celular.
- Los animales obtienen su energía consumiendo otros organismos.
- Por lo general, los animales se reproducen sexualmente.
- Los animales son móviles (pueden desplazarse) durante alguna etapa de su vida.
- La mayoría de los animales pueden responder con rapidez a los estímulos externos.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- mencionar las características que de manera colectiva distinguen a los animales de otros tipos de organismos?

24.2 ¿QUÉ CARACTERÍSTICAS ANATÓMICAS MARCAN LOS PUNTOS DE RAMIFICACIÓN EN EL ÁRBOL EVOLUTIVO ANIMAL?

Hacia el periodo Cámbrico, que comenzó hace 541 millones de años, ya estaban presentes la mayor parte de los fila de animales que hoy pueblan la Tierra. Por desgracia, el registro fósil del Precámbrico es escaso y no revela mucho acerca de la historia evolutiva temprana de los animales. Por consiguiente, los sistemáticos han buscado pistas acerca de la historia animal en sus características anatómicas, su desarrollo embriológico y en secuencias de ADN. Estas investigaciones han demostrado que ciertas características marcan los principales puntos de ramificación en el árbol evolutivo de los animales y representan las piedras angulares en la evolución de las diferentes estructuras corporales de los animales modernos (FIG. 24-1). En las siguientes secciones estudiarás estos hitos evolutivos y su legado en los cuerpos de los animales modernos.

La falta de tejidos separa a las esponjas de todos los otros animales

Una de las grandes innovaciones tempranas de la evolución animal fue la aparición de **tejidos**: grupos de células similares inte-

gradadas en una unidad funcional, como el tejido muscular o el tejido nervioso. En la actualidad, los cuerpos de casi todos los animales incluyen tejidos; los únicos animales que han conservado la primitiva carencia de tejidos son las esponjas. En ellas, células individuales con frecuencia tienen funciones especializadas, pero actúan de manera más o menos independiente y no están organizadas en tejidos. Esta característica única de las esponjas sugiere que la división entre las esponjas y la rama evolutiva que condujo hacia todos los demás fila de animales debió ocurrir muy temprano en la historia de los animales.

Los animales con tejidos muestran simetría o radial o bilateral

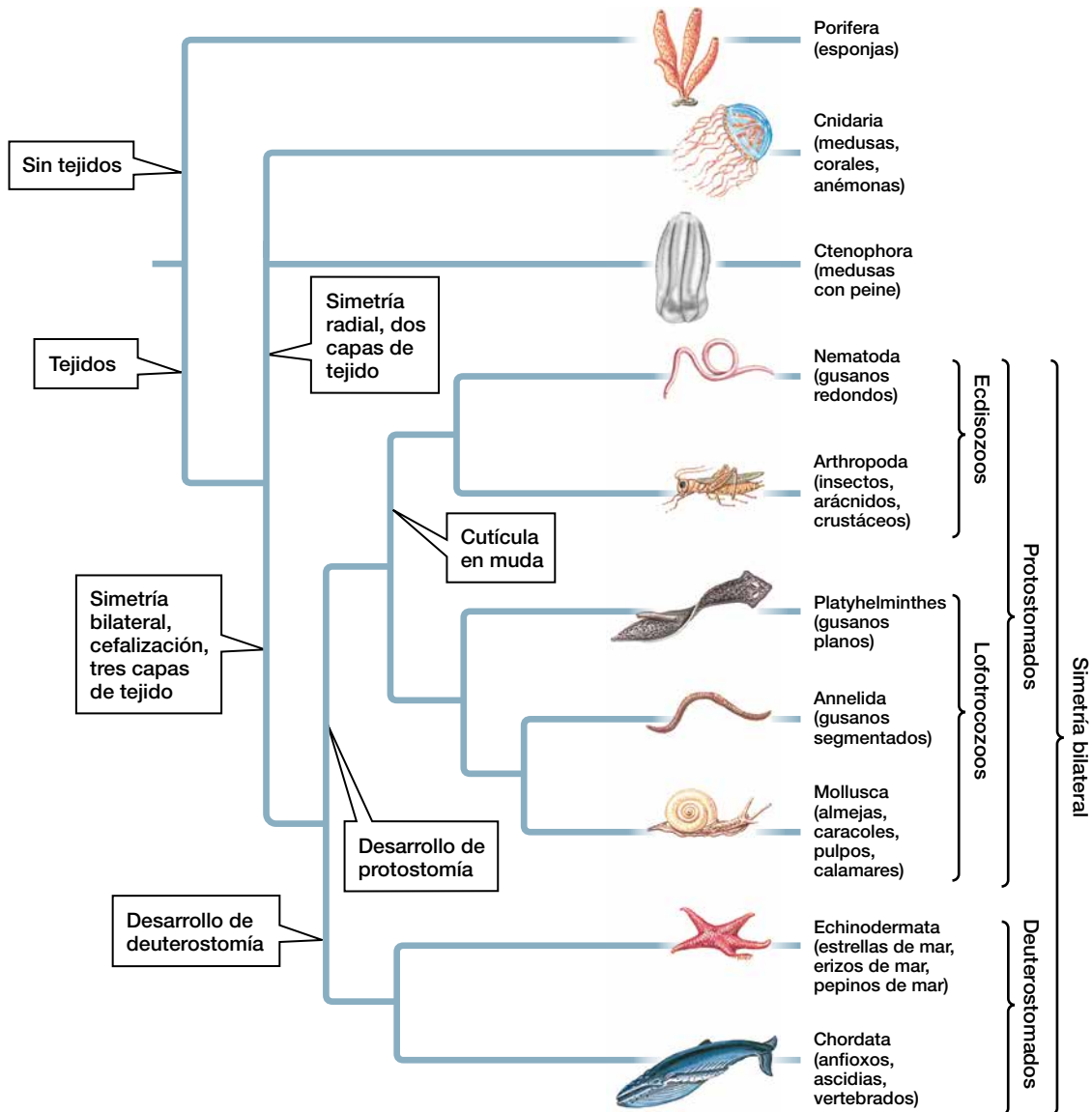
La primera aparición de tejidos coincidió con la de la simetría corporal; todos los animales con tejidos verdaderos también tienen cuerpos simétricos. Se dice que un animal es simétrico si se puede bisecar a lo largo de al menos un plano, de tal manera que las mitades resultantes sean imágenes especulares una de la otra.

Los animales simétricos con tejidos se clasifican en dos grupos, uno que contiene a los animales que presentan **simetría radial** (FIG. 24-2a) y otro que incluye a los animales que muestran **simetría bilateral** (FIG. 24-2b). En la simetría radial, cualquier plano que pase por un eje central divide el objeto en mitades más o menos iguales. En contraste, un animal con simetría bilateral puede dividirse en mitades aproximadamente especulares sólo a lo largo de un plano particular que pase por el eje central.

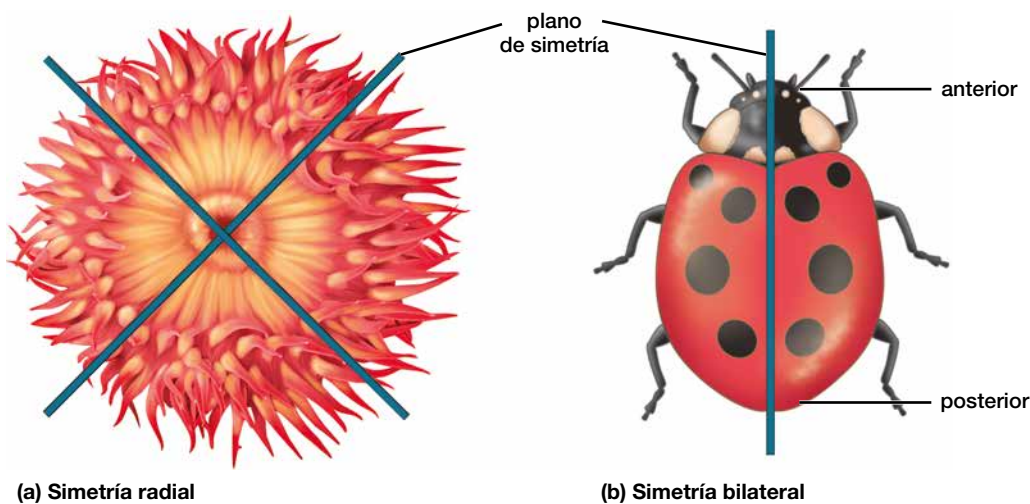
La diferencia entre los animales con simetría radial y bilateral refleja otro importante punto de ramificación en el árbol evolutivo animal. Esta división separó a los ancestros de los cnidarios con simetría radial (medusas, corales y anémonas) y los ctenóforos (medusas con peines), de los ancestros de los demás fila de animales, todos los cuales tienen simetría bilateral.

Los animales con simetría radial tienen dos capas de tejido embrionario; los animales con simetría bilateral tienen tres

La distinción entre la simetría radial y la bilateral en los animales está muy vinculada con una diferencia correspondiente en el número de capas de tejido, llamadas *capas germinales*, que se forman durante el desarrollo embrionario. Los embriones de animales con simetría radial tienen dos capas germinales: una capa interior de **endodermo** (que da lugar a los tejidos que recubren la cavidad intestinal) y una capa exterior de **ectodermo** (que origina los tejidos que cubren el exterior del cuerpo). Los embriones de los animales con simetría bilateral tienen una tercera capa germinal, el **mesodermo**, que se encuentra entre el endodermo y el ectodermo.



▲ **FIGURA 24-1** Un árbol evolutivo de algunos de los principales filas de animales Con base en Dunn et al. 2008, Nature 452: 745-749.



◀ **FIGURA 24-2** **Simetría corporal y cefalización** (a) Los animales con simetría radial, como esta anémona marina, carecen de una cabeza bien definida. Cualquier plano que pasa a través del eje central divide el cuerpo en mitades especulares. (b) Los animales con simetría bilateral, como este escarabajo, tienen un extremo de cabeza anterior y un extremo de cola posterior. El cuerpo se puede dividir en mitades especulares sólo a lo largo de un plano particular que pasa por la línea media.

En los animales con simetría bilateral, el endodermo se diferencia para formar los tejidos que recubren las superficies respiratorias, los intestinos y la mayoría de los órganos huecos. (Un **órgano** es una estructura discreta, como el corazón o el estómago, donde dos o más tipos de tejido funcionan en conjunto para realizar funciones.) El ectodermo forma tejido nervioso y los tejidos en la superficie exterior del cuerpo. El mesodermo forma músculo y, cuando está presente, los sistemas circulatorio y esquelético.

La conexión entre tipo de simetría y el número de capas germinales ayuda a entender el caso potencialmente enigmático de los equinodermos (estrellas de mar, erizos de mar y pepinos de mar). Los equinodermos adultos tienen simetría radial; sin embargo, el árbol evolutivo los sitúa por completo en el grupo con simetría bilateral. ¿Por qué? Los equinodermos tienen tres capas germinales, así como muchas otras características (algunas se describirán más adelante) que los une con los animales con simetría bilateral. De modo que los ancestros inmediatos de los equinodermos debieron tener simetría bilateral, y el grupo más tarde evolucionó simetría radial (un caso de evolución convergente). En la actualidad, los equinodermos larvarios conservan su simetría bilateral.

Los animales con simetría bilateral tienen cabeza

Los animales con simetría radial tienden a ser *sésiles* (fijos en un punto, como las anémonas de mar) o a vagar a la deriva arrastrados por las corrientes (como las medusas). Puesto que dichos animales no se impulsan de manera activa por ellos mismos en una dirección particular, todas las partes de sus cuerpos tienen más o menos la misma probabilidad de encontrar alimento. En contraste, la mayoría de los animales con simetría bilateral son *móviles* (se mueven por medios propios), y tienen más probabilidad de encontrar los recursos como el alimento mediante la parte del animal que esté más cerca de la dirección del movimiento. Por consiguiente, la evolución de la simetría bilateral estuvo acompañada de **cefalización**, la concentración de órganos sensoriales y un cerebro en una región definida de la cabeza. La cefalización produce un extremo *anterior* (cabeza), donde se concentran células y órganos sensoriales, grupos de células nerviosas y órganos para digerir los alimentos. El otro

extremo de un animal cefalizado se designa como *posterior* y puede presentar una cola (véase la Fig. 24-2b).

La mayoría de los animales bilaterales tienen cavidades corporales

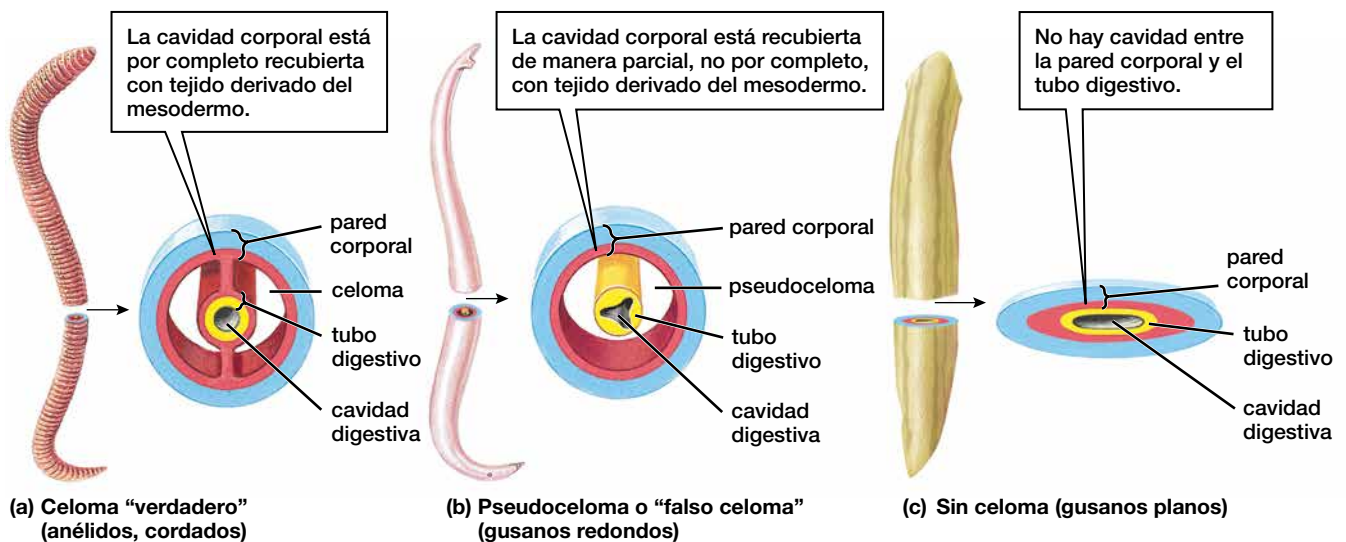
Los miembros de muchos fila de animales bilaterales tienen una cavidad llena con fluido entre el tubo digestivo (o intestino, donde se digiere y absorbe el alimento) y la pared corporal externa. En un animal con una cavidad corporal, el intestino y la pared corporal están separados por medio de un espacio lleno con fluido, lo que crea un plano corporal de “tubo dentro de un tubo”. Ningún animal con simetría radial tiene una cavidad corporal, de modo que es probable que esta característica surgiera en algún momento después de la división entre los animales con simetría radial y los de simetría bilateral.

Una cavidad corporal llena con fluido puede servir para varias funciones. En muchos animales invertebrados actúa como un tipo de esqueleto, que proporciona sostén al cuerpo y un armazón sobre el cual pueden actuar los músculos. En otros animales, los órganos internos están suspendidos dentro de una cavidad llena con fluido, la cual sirve como amortiguador de protección entre los órganos y el mundo exterior.

La estructura de la cavidad corporal varía entre los fila

El tipo más diseminado de cavidad corporal es un **celoma**, una cavidad llena con fluido que está por completo recubierta con una delgada capa de tejido que se desarrolla a partir del mesodermo (**FIG. 24-3a**). Los fila cuyos miembros tienen celoma se llaman *celomados*. Los anélidos (gusanos segmentados), artrópodos (insectos, arañas, crustáceos), moluscos (almejas y caracoles), equinodermos y cordados (que incluye a los seres humanos) son celomados.

Algunos animales tienen una cavidad corporal que *no* está del todo rodeada por tejido derivado del mesodermo. Este tipo de cavidad se conoce como **pseudoceloma**. Los fila cuyos miembros tienen pseudoceloma se conocen de manera colectiva como *pseudocelomados* (**FIG. 24-3b**). Los gusanos redondos (nematodos) son el grupo más grande de pseudocelomados.



▲ **FIGURA 24-3 Cavidades corporales** (a) Los anélidos tienen un celoma verdadero. (b) Los gusanos redondos son pseudocelomados. (c) Los gusanos planos no tienen cavidad entre la pared corporal y el tubo digestivo. (Los tejidos que se muestran en azul se derivan del ectodermo; los rojos, del mesodermo, y los amarillos, del endodermo.)

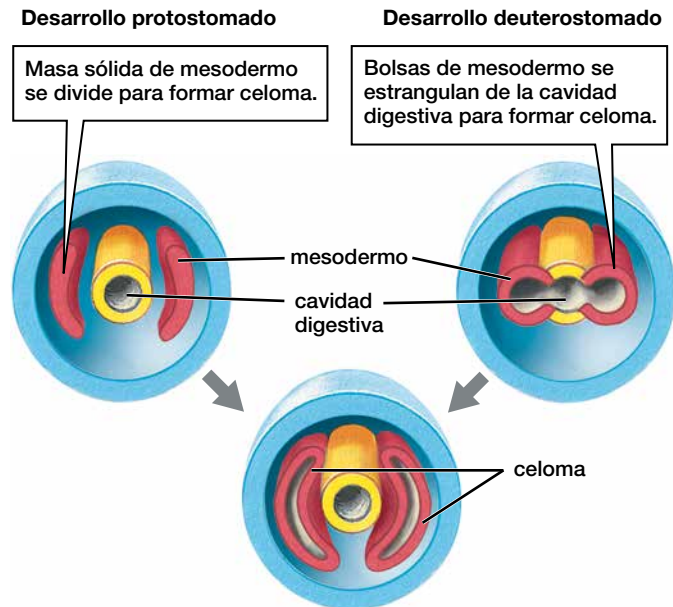
Algunos fila de animales bilaterales no tienen cavidad corporal y se les conoce como *acelomados*. Por ejemplo, los gusanos planos no tienen cavidad entre su intestino y la pared corporal; en vez de ello, el espacio está lleno con tejido sólido (**FIG. 24-3c**).

Los organismos bilaterales se desarrollan en una de dos formas

Entre los fila de animales bilaterales, el desarrollo embriológico sigue una variedad de caminos. Sin embargo, estas diversas vías de desarrollo pueden agruparse en dos categorías conocidas como desarrollo de **protostomía** y **deuterostomía** (**FIG. 24-4**). En el desarrollo de protostomía (o simplemente protostomía), el celoma (cuando está presente) se forma dentro del espacio que hay entre la pared corporal y la cavidad digestiva. En el desarrollo de deuterostomía (o simplemente deuterostomía), el celoma se forma como una excrecencia de la cavidad digestiva. Los dos tipos de desarrollo también difieren en el patrón de división celular que inicia justo después de la fecundación y en el método por medio del cual se forman la boca y el ano. Protostomados y deuterostomados representan distintas ramas evolutivas dentro de los animales bilaterales. Los anélidos, artrópodos, gusanos planos, gusanos redondos y moluscos presentan protostomía; equinodermos y cordados son deuterostomados.

Los protostomados incluyen dos líneas evolutivas distintas

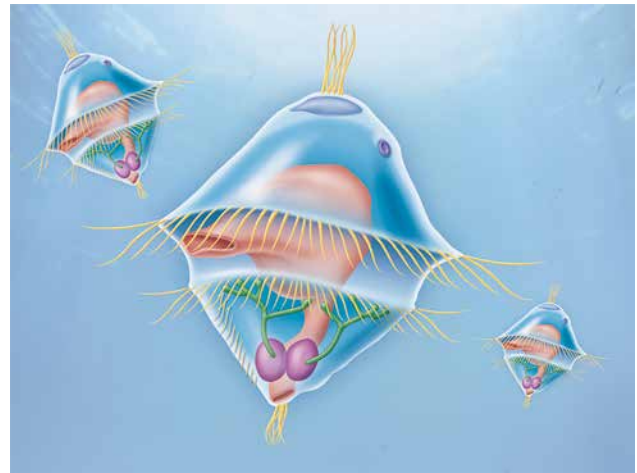
Los fila animales protostomados se dividen en dos grupos, que corresponden a dos linajes diferentes que divergieron temprano en la historia evolutiva de los protostomados. Un grupo, los *ecdisozoos*, incluye fila como los artrópodos y los gusanos redondos, cuyos miembros tienen el cuerpo cubierto por una capa exterior que se desprende de manera periódica. El otro grupo se conoce



▲ **FIGURA 24-4** Formación del celoma en protostomados y deuterostomados La que se representa aquí es una de varias diferencias que se presentan en el desarrollo embriológico de protostomados y deuterostomados. (Los tejidos mostrados en azul se derivan del ectodermo; los que están en rojo, del mesodermo; y los que están en amarillo, del endodermo.)



(a) Lofóforo



(b) Larva trocófora

▲ **FIGURA 24-5** Características de los lofotrocozoos Los miembros del filo lofotrocozoos, que incluye gusanos planos, gusanos segmentados y moluscos, presentan o (a) una estructura alimentaria conocida como lofóforo o (b) una forma larvaria natatoria distintiva llamada trocóforo.

como el de los *lofotrocozoos* e incluye fila cuyos miembros tienen una estructura alimentaria especial llamada lofóforo (**FIG. 24-5a**), así como fila cuyos miembros pasan por un tipo particular de etapa de desarrollo llamada larva trocófora (**FIG. 24-5b**). Los gusanos planos, anélidos y moluscos son fila lofotrocozoos.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir cómo la organización corporal de las esponjas difiere de la de otros animales?
- describir los diferentes tipos de simetría corporal, disposiciones de capas de tejido embrionario, cavidades corporales y desarrollo embrionario presentes entre los animales que tienen tejidos?
- proporcionar ejemplos de grupos animales con cada tipo de simetría corporal, disposición de capa de tejido, cavidad corporal y desarrollo embrionario?
- mencionar y describir los dos linajes principales dentro de los animales protostomados?

24.3 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPALES FILA DE ANIMALES?

Por conveniencia, los biólogos con frecuencia clasifican a los animales en una de dos categorías principales: **vertebrados**, los que tienen espina dorsal (o columna vertebral), e **invertebrados**, aquellos que carecen de espina dorsal. Los vertebrados (peces, anfibios, reptiles y mamíferos (véase el Capítulo 25) son quizá los animales más llamativos desde el punto de vista del ser humano, pero menos de 3% de todas las especies animales conocidas son vertebrados. La gran mayoría de los animales son invertebrados; en la **TABLA 24-1** se resumen algunos fila invertebrados clave.

Las esponjas son animales simples sésiles

Las *esponjas* (Porifera) se encuentran en la mayoría de los ambientes acuáticos. La mayor parte de las 8500 especies conocidas de esponjas de la Tierra habitan aguas oceánicas, pero algunas viven en hábitats de agua dulce como lagos y ríos. Las esponjas adultas viven adheridas a las rocas u otras superficies submarinas. Por lo general son sésiles, los investigadores han demostrado que algunas especies son capaces de desplazarse (muy lento, unos cuantos milímetros al día). Las esponjas se presentan en varias formas y tamaños. Algunas especies tienen una forma bien definida, pero otras crecen en una forma libre sobre las rocas submarinas (**FIG. 24-6**). Las esponjas más grandes pueden llegar a medir más de un metro de altura.

La mayoría de las esponjas son **hermafroditas**: poseen órganos sexuales tanto masculinos como femeninos. Por lo general, las esponjas se reproducen sexualmente, un proceso que comienza cuando se liberan espermatozoides en el agua. Los espermatozoides pueden entrar al cuerpo de otra esponja y transportarse hacia

los óvulos, que se retienen en el cuerpo de la esponja. Los óvulos fecundados se desarrollan dentro del adulto en forma de larvas activas que escapan a través de las aberturas en el cuerpo de la esponja. Las corrientes acuáticas dispersan las larvas hacia nuevas áreas, donde se asientan y desarrollan hasta ser esponjas adultas.

Las esponjas carecen de tejidos

Los cuerpos de las esponjas no contienen tejidos; en cierto sentido, una esponja se asemeja a una colonia de organismos unicelulares. Las propiedades de las esponjas que se asemejan a las colonias fueron reveladas en un experimento que realizó el embriólogo H. V. Wilson en 1907. Wilson machacó una esponja y la hizo pasar a través de un trozo de seda, con lo cual la desintegró en células individuales y en grupos de células. Después colocó esos diminutos fragmentos de esponja en agua de mar y esperó durante tres semanas. Al término del experimento, las células se habían reagrupado en una esponja funcional, con lo que demostró que las células individuales de la esponja pudieron sobrevivir y moverse de manera independiente.

El cuerpo de una esponja tiene muchos poros diminutos por los que entra el agua y, en menor número, aberturas grandes a través de las cuales expulsa agua (**FIG. 24-7**). Dentro de la esponja, el agua viaja a través de canales. Conforme el agua pasa a través de la esponja, extrae oxígeno, filtra los microorganismos que contiene y los lleva hacia células individuales donde son digeridos, y expulsa desechos.

Las células de las esponjas están especializadas para diferentes funciones

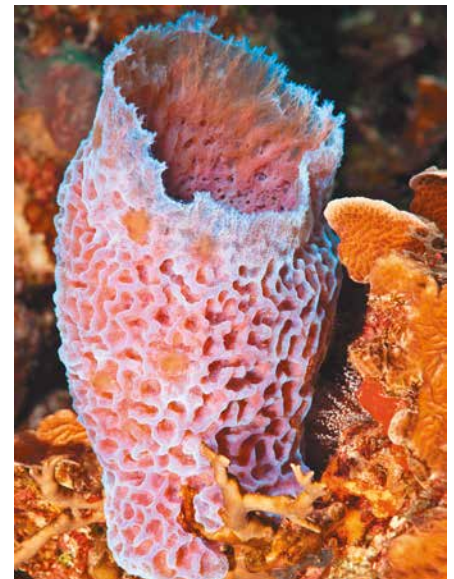
Las esponjas tienen tres tipos principales de células, cada uno con un papel especializado (véase la Fig. 24-7). Las *células epiteliales*



(a) Esponja de fuego



(b) Esponja tubular



(c) Esponja acampanada

▲ **FIGURA 24-6 La diversidad de las esponjas** Las esponjas se presentan en gran variedad de tamaños, formas y colores. Algunas como (a) esta esponja de fuego, crecen en una distribución de forma libre sobre las rocas submarinas. Otras pueden tener forma de (b) tubo o (c) de vaso.

PENSAMIENTO CRÍTICO Con frecuencia, las esponjas se describen como los más “primitivos” de los animales. ¿Cómo un organismo tan primitivo llegó a ser tan diverso y abundante?

TABLA 24-1 Comparación de los principales fila de animales invertebrados

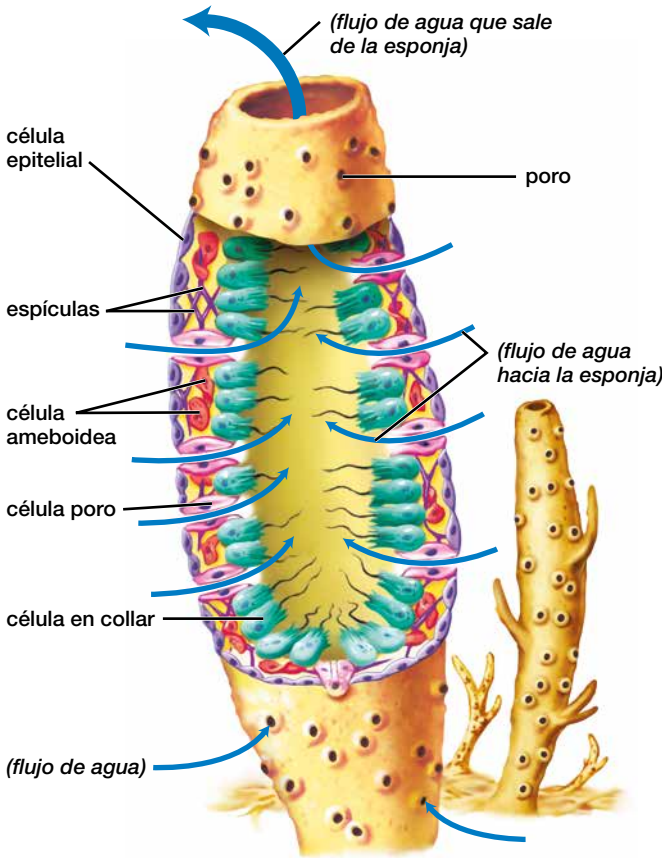
Nombre común (filo)		Esponjas (Porifera)	Medusas, corales, anémonas (Cnidaria)	Gusanos planos (Plathelminthes)
Plan corporal	Nivel de organización	Celulares; carecen de tejidos y órganos	Tejidos; carecen de órganos	Sistema de órganos
	Capas germinales	Ausente	Dos	Tres
	Simetría	Ausente	Radial	Bilateral
	Cefalización	Ausente	Ausente	Presente
	Cavidad corporal	Ausente	Ausente	Ausente
	Segmentación	Ausente	Ausente	Ausente
Sistemas internos	Sistema digestivo	Intracelular	Cavidad gastrovascular; algunos intracelular	Cavidad gastrovascular
	Sistema circulatorio	Ausente	Ausente	Ausente
	Sistema respiratorio	Ausente	Ausente	Ausente
	Sistema excretor (regulación de fluidos)	Ausente	Ausente	Canales con células ciliadas
	Sistema nervioso	Ausente	Red nerviosa	Ganglios en la cabeza con cordones nerviosos longitudinales
	Reproducción	Sexual; asexual (gemación)	Sexual; asexual (gemación)	Sexual (algunos hermafroditas); asexual (división del cuerpo)
	Sostén	Endoesqueleto de espículas	Esqueleto hidrostático	Esqueleto hidrostático
	Número de especies conocidas	8500	10000	10000

aplanadas cubren las superficies corporales exteriores del animal. Algunas células epiteliales están modificadas en *células de poro*, que rodean los poros en la pared corporal, que controlan su tamaño y por tanto regulan la entrada de agua. Las *células en collar* tienen flagelos que se extienden hacia la cavidad interior. El batimiento de los flagelos mantiene un flujo de agua a través de la esponja. Los collares que rodean los flagelos actúan como un tamiz fino que filtra los microorganismos que luego serán ingeridos por la célula. Parte del alimento pasa a las *células ameboideas*. Estas células vagan de manera libre entre las células epiteliales y en collar, digieren y distribuyen los nutrientes, producen células reproductoras y secretan pequeñas protuberancias esqueléticas llamadas *espículas*. Las espículas, que pueden estar compuestas por carbonato de calcio (tiza), sílice (vidrio) o proteína, forman un esqueleto interior que brinda sostén al cuerpo de la esponja (véase la Fig. 24-7).

Los cnidarios son depredadores bien armados

Los *cnidarios* (Cnidaria) incluyen medusas, corales, anémonas de mar e hidrozoo (FIG. 24-8). Las alrededor de 10 mil especies conocidas de cnidarios están confinadas a hábitats acuáticos; la mayoría son marinas. El mayor número de las especies son pequeñas, y miden desde pocos milímetros hasta algunos centímetros de diámetro, pero la medusa más grande puede tener hasta 2.4 metros de ancho y tentáculos de más de 45 metros de largo. Todos los cnidarios son depredadores.

► **FIGURA 24-7** Plano corporal de esponja El agua entra a través de numerosos poros diminutos en el cuerpo de la esponja y sale por una abertura más grande. Partículas de alimento microscópicas son filtradas del agua.



Gusanos segmentados (Annelida)	Almejas, caracoles, calamares (Mollusca)	Insectos, arácnidos, crustáceos (Arthropoda)	Gusanos redondos (Nematoda)	Estrellas de mar, erizos de mar, pepinos de mar (Echinodermata)
Sistema de órganos	Sistema de órganos	Sistema de órganos	Sistema de órganos	Sistema de órganos
Tres	Tres	Tres	Tres	Tres
Bilateral	Bilateral	Bilateral	Bilateral	Larvas bilaterales, adultos radiales
Presente	Presente	Presente	Presente	Ausente
Celoma	Celoma	Celoma	Pseudoceloma	Celoma
Presente	Ausente	Presente	Ausente	Ausente
Boca y ano separados	Boca y ano separados	Boca y ano separados	Boca y ano separados	Boca y ano separados (normalmente)
Cerrado	Abierto	Abierto	Ausente	Ausente
Ausente	Branquias, pulmones	Tráqueas, agallas o pulmones	Ausente	Pies tubulares, branquias cutáneas
Nefridios	Nefridios	Glándulas excretoras semejantes a nefridios	Glándulas excretoras	Ausente
Ganglios en la cabeza con cordones ventrales pareados; ganglios en cada segmento	Cerebro bien desarrollado en algunos cefalópodos; varios ganglios pareados, sobre todo en la cabeza; red nerviosa en la pared corporal	Ganglios en la cabeza con cordones nerviosos ventrales pareados; ganglios en segmentos, algunos fusionados	Ganglios en la cabeza con cordones nerviosos dorsales y ventrales	Sin ganglios en la cabeza; anillo nervioso y nervios radiales; red nerviosa en la piel
Sexual (algunos hermafroditas)	Sexual (algunos hermafroditas)	Normalmente sexual	Sexual (algunos hermafroditas)	Sexual (algunos hermafroditas); asexual por regeneración (rara)
Esqueleto hidrostático	Esqueleto hidrostático	Exoesqueleto	Esqueleto hidrostático	Endoesqueleto de placas debajo de la piel externa
13 000	50 000	1 000 000	12 000	6 800



(a) Anémona



(b) Medusa

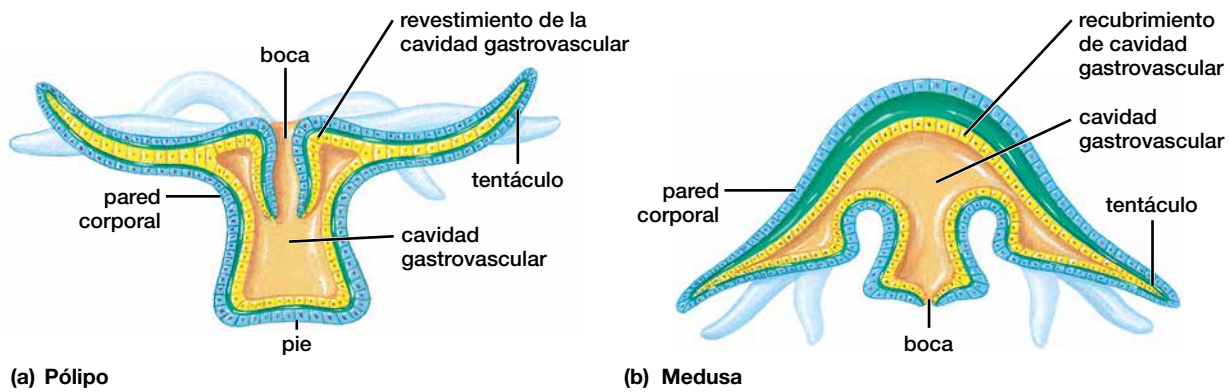


(c) Coral



(d) Avispa de mar

◀ **FIGURA 24-8 Diversidad de cnidarios** (a) Una anémona con manchas rojas extiende sus tentáculos para capturar presas. (b) Una medusa vaga en el océano, con los tentáculos colgantes. (c) Este acercamiento de un coral revela los tentáculos extendidos de los pólipos. (d) La avispa de mar es un tipo de medusa cuyas células urticantes contienen uno de los venenos más tóxicos que se conocen. El veneno mata con rapidez a la presa, como el camarón que se muestra aquí, que roza contra los tentáculos de la avispa de mar.



▲ **FIGURA 24-9 Pólipo y medusa** (a) La forma del pólipo se observa en las anémonas de mar y en los pólipos individuales dentro de un coral. (b) La forma de medusa, que se observa en la medusa, parece un pólipo invertido. (Los tejidos que se muestran en azul se derivan del ectodermo, y los de color amarillo, del endodermo.)

Los cnidarios tienen tejidos y dos tipos de cuerpo

Las células de los cnidarios están organizadas en distintos tejidos, incluido el tejido contráctil que actúa como músculo. Las células nerviosas de los cnidarios están organizadas en un tejido llamado *red nerviosa*, que se ramifica por todo el cuerpo y estimula el tejido contráctil, lo que permite al cuerpo moverse y capturar presas. Sin embargo, la mayoría de los cnidarios carecen de órganos y no tienen cerebro.

Los cnidarios tienen gran variedad de formas, todas ellas variaciones de dos planos corporales básicos: el *pólipo* (FIG. 24-9a) y la *medusa* (FIG. 24-9b). El pólipo tubular está adaptado a una vida tranquila adherido a las rocas; tiene tentáculos que se dirigen hacia arriba para atrapar e inmovilizar a la presa. La medusa flota en el agua y se deja llevar por las corrientes, y su cuerpo acampanado arrastra tentáculos como si fueran múltiples cañas de pescar.

Muchos ciclos de vida cnidarios incluyen etapas de pólipo y medusa, aunque algunas especies viven sólo como pólipos y otras sólo como medusas. Tanto pólipos como medusas se desarrollan a partir de dos capas germinales: el endodermo interior y el ectodermo exterior; entre estas capas hay una sustancia gelatinosa. Los pólipos y las medusas tienen simetría radial, y las partes del cuerpo forman un círculo alrededor de la boca y la cavidad digestiva (véase la Fig. 24-2a).

La reproducción varía de manera considerable entre diferentes tipos de cnidarios, pero un patrón es bastante común en las especies con etapas de pólipo y medusa. En tales especies, los pólipos por lo general se reproducen por **gemación** asexual en la que el pólipo produce versiones miniatura de sí mismo que se desprenden y asumen existencia independiente. Sin embargo, bajo ciertas condiciones, la gemación origina medusas. Una vez que una medusa alcanza la madurez, puede liberar gametos (espermatozoides u óvulos) en el agua. Si un espermatozoide se encuentra con un óvulo, pueden fusionarse para formar un cigoto que se desarrolla en una larva ciliada que nada de manera libre. Con el tiempo, la larva se establece sobre una superficie dura, donde se desarrolla en pólipo.

Los cnidarios tienen células punzantes

Los tentáculos de los cnidarios están armados con *cnidocitos*, células con estructuras que, cuando se tocan, inyectan en forma

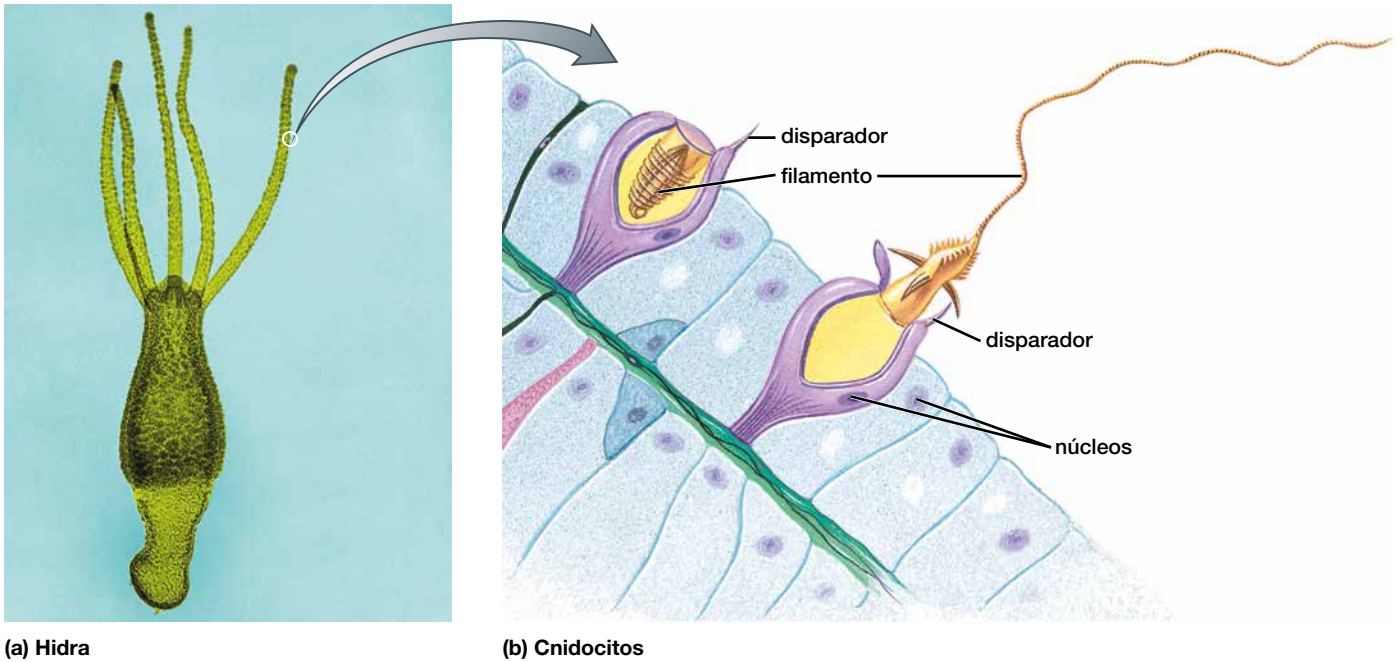
explosiva sus filamentos venenosos o pegajosos a la presa (FIG. 24-10). Estas células punzantes, que sólo se encuentran en los cnidarios, sirven para capturar presas. Los cnidarios no son cazadores activos. En vez de ello, esperan a que aparezca la presa, por casualidad, al alcance de sus largos tentáculos. Inyectada y asida con firmeza, la presa es forzada a través de una boca expansible hacia una bolsa digestiva, la *cavidad gastrovascular* (véase la Fig. 24-9). Las enzimas digestivas secretadas en el interior de esta cavidad desintegran parte del alimento, y después tiene lugar una mayor digestión dentro del revestimiento celular de la cavidad. Puesto que la cavidad gastrovascular tiene una sola abertura, el material sin digerir se expulsa a través de la boca cuando se completa la digestión. Aunque este tráfico de dos sentidos evita la alimentación continua, es adecuada para satisfacer los requerimientos de poca energía de estos animales.

El veneno de algunos cnidarios puede causar dolorosas picaduras en las personas; las picaduras de algunas especies de medusas incluso llegan a poner en peligro la vida. La más mortífera de estas especies es la “avispa de mar”, *Chironex fleckeri* (véase la Fig. 24-8d), que habita en las aguas del norte de Australia y del sudeste asiático, y puede crecer hasta 30 cm de diámetro. La cantidad de veneno en una sola avispa de mar podría matar hasta a 60 personas, y la víctima de esta picadura puede morir en cuestión de minutos.

Muchos corales secretan esqueletos duros

Un grupo de cnidarios, los corales, es de particular importancia ecológica (véase la Fig. 24-8c). En muchas especies de coral, los pólipos forman colonias, y cada miembro de la colonia secreta un esqueleto duro de carbonato de calcio. Los esqueletos persisten mucho tiempo después de que muere el organismo, y sirven como base para que otros individuos se adhieran a ellos. El ciclo continúa hasta que, después de miles de años, se forman arrecifes de coral masivos. Muchos de estos arrecifes están amenazados por el cambio climático, como se describe en el “Guardián de la Tierra: Cuando los arrecifes se ponen muy calientes”, en la página 432.

Los arrecifes de coral se encuentran en océanos tanto fríos como templados. Los arrecifes de agua fría se forman en aguas profundas y, aunque están ampliamente distribuidos, hasta hace poco han llamado la atención de los investigadores, pero todavía no están bien estudiados. Los más familiares arrecifes de coral de



(a) Hidra

(b) Cnidocitos

▲ **FIGURA 24-10 Armamento de los cnidarios: el cnidocito (a)** Los tentáculos de los cnidarios, como estos de la hidra, contienen cnidocitos. **(b)** Al más leve contacto con el disparador, una estructura dentro del cnidocito expulsa de manera violenta un filamento envenenado, que puede penetrar en la presa.

aguas templadas están restringidos a las claras aguas poco profundas de los trópicos. Aquí, los arrecifes de coral forman hábitats submarinos que son la base de un ecosistema de asombrosa diversidad y belleza incomparable.

Los ctenóforos usan cilios para moverse

Las aproximadamente 150 especies de *ctenóforos* (Ctenophora) con simetría radial tienen semejanzas superficiales en apariencia con algunos cnidarios, pero forman un linaje evolutivo distintivo. La mayoría de los ctenóforos (medusas con peine) miden menos de 2.5 cm de diámetro, pero algunas especies pueden crecer a más de un metro de diámetro. Los ctenóforos se mueven mediante cilios, que están ordenados en ocho hileras conocidas como peines. Aunque la mayoría de los ctenóforos no tienen color y son transparentes o traslúcidos, la luz que se dispersa por el movimiento de los cilios de los peines puede parecer como ocho coloridos arcos iris siempre cambiantes a lo largo del cuerpo del ctenóforo (**FIG. 24-11**).

Todos los ctenóforos son carnívoros. La mayoría de las especies habitan aguas costeras o de mar abierto y comen pequeños animales invertebrados (incluidos, en algunos casos, otros ctenóforos más pequeños), que capturan mediante tentáculos pegajosos. Casi todos los ctenóforos son hermafroditas. Cada individuo libera tanto espermatozoides como óvulos al agua circundante. Los óvulos fecundados flotan con libertad en el agua hasta que eclosionan las larvas que de manera gradual se desarrollan hasta llegar a ser ctenóforos adultos.

▲ **FIGURA 24-11 Un ctenóforo**

El cuerpo de este ctenóforo no tiene color, pero las hileras de cilios reflejan la luz para producir colores iridiscentes.

Los platelmintos pueden ser parásitos o tener vida independiente

Los *gusanos planos* (Platyhelminthes) tienen un nombre adecuado, porque tienen una apariencia de listón aplanado. Poseen simetría bilateral (véase la Fig. 24-2b). Muchas de las aproximadamente 10 mil especies descritas de gusanos planos son parásitos (**FIG. 24-12a**). (Los **parásitos** son organismos que viven en o sobre el cuerpo de otro organismo, llamado *huésped*, el cual resulta dañado por esa relación.) Los gusanos planos no parásitos de vida independiente pueblan hábitats de agua dulce, marinos y terrestres húmedos. Tienden a ser pequeños y pasan desapercibidos (**FIG. 24-12b**), pero algunos residentes de los arrecifes de coral tropicales tienen brillantes colores y diseños espectaculares (**FIG. 24-12c**).

Todas las especies de gusanos planos pueden reproducirse sexualmente; la mayoría son hermafroditas. Esta característica permite que un gusano plano se reproduzca mediante autofecundación, una gran ventaja para un gusano parásito que puede ser el único de su clase presente en su huésped. Algunos gusanos planos también pueden reproducirse asexualmente. Por ejemplo, especies con vida independiente pueden reproducirse al estrangularse ellos mismos alrededor de la mitad de su cuerpo hasta que se separan en dos mitades, cada una de las cuales regenera sus partes faltantes.

Los gusanos planos tienen órganos pero carecen de sistemas respiratorio y circulatorio

A diferencia de los cnidarios, los gusanos planos tienen órganos. Por ejemplo, la mayoría de los gusanos planos de vida independiente tienen órganos



(a) Trematodo



(b) Gusano plano de agua dulce



(c) Gusano plano marino

▲ **FIGURA 24-12 Diversidad de gusanos planos** (a) Este trematodo es un ejemplo de gusano plano parásito. (b) Las manchas oculares se observan con claridad en la cabeza de este gusano plano que vive libremente en agua dulce. (c) Muchos de los gusanos planos que habitan en los arrecifes de coral tropicales tienen brillantes colores.

sensoriales, incluidas manchas oculares (véase la Fig. 24-12b) que detectan luz y oscuridad, y células que responden a los estímulos químicos y táctiles. Para procesar información, un gusano plano tiene en la cabeza grupos de células nerviosas llamadas **ganglios**, que forman un cerebro simple. Unas estructuras neuronales pareadas, llamadas **cordones nerviosos**, se extienden por el cuerpo y conducen señales nerviosas hacia y desde los ganglios.

Los gusanos planos carecen de sistemas respiratorio y circulatorio. Los gases se intercambian mediante difusión directa entre las células corporales y el ambiente. Este modo de respiración es posible porque el pequeño tamaño y la forma aplanada del cuerpo de estos gusanos garantizan que ninguna célula corporal quede muy lejos del ambiente que le rodea. En ausencia de un sistema circulatorio, los nutrientes deben moverse directo desde el tubo digestivo a las células corporales. La cavidad digestiva tiene una estructura ramificada que llega a todas las partes del cuerpo y permite que los nutrientes digeridos se difundan hacia las células cercanas. Como en los cnidarios y ctenóforos, la cavidad digestiva sólo tiene una abertura hacia el ambiente, de modo que los desechos salen a través de la boca.

Algunos gusanos planos son dañinos para los seres humanos

Algunos gusanos planos parásitos pueden infectar a los seres humanos. Por ejemplo, las tenias o solitarias pueden infectar a las personas que comen carne mal cocida de res, cerdo o pescado infectada por estos gusanos. Las larvas de tenia forman estructuras de latencia encapsuladas, llamadas *quistes*, en los músculos de vacas, cerdos o peces. Los quistes eclosionan en el sistema digestivo humano, donde las tenias juveniles se fijan al revestimiento intestinal. Ahí pueden crecer hasta alcanzar longitudes de más de siete metros, y absorben los nutrientes digeridos de manera directa a través de su superficie externa y con el tiempo liberan paquetes de huevecillos que son expulsados en las heces del huésped. Si un cerdo, vaca o pez ingiere un alimento contaminado con heces

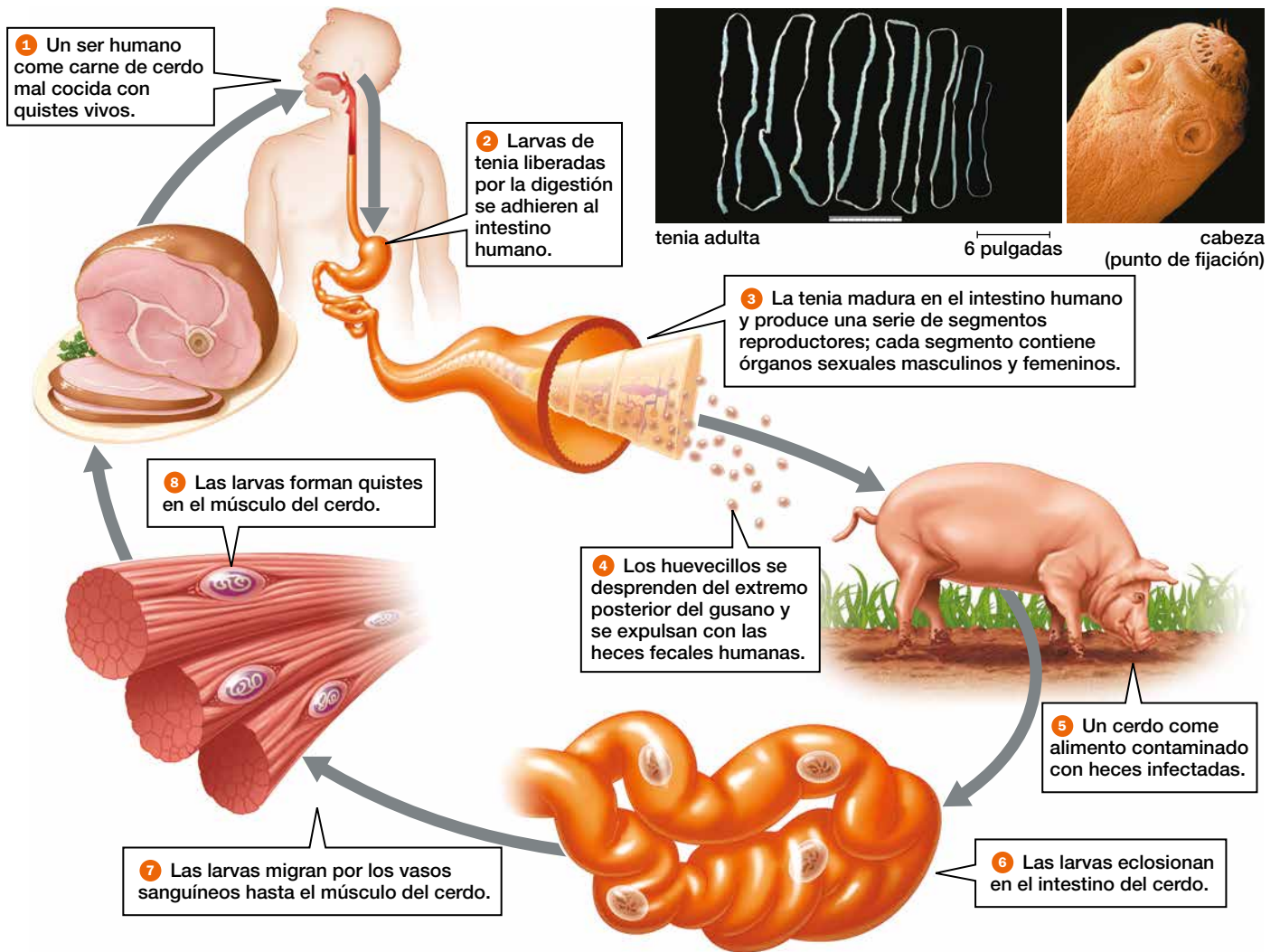
humanas infectadas, los huevecillos eclosionan en el sistema digestivo del animal y liberan larvas que horadan los músculos y forman quistes, con lo cual prosigue el ciclo infeccioso (**FIG. 24-13**).

Otro grupo de gusanos planos parásitos incluye a los *trematodos* (véase la Fig. 24-12a). De éstos, los más devastadores son los trematodos hepáticos (comunes en Asia) y los trematodos sanguíneos, como los del género *Schistosoma*, que causan la enfermedad llamada esquistosomiasis. Como la mayoría de los parásitos, los trematodos tienen un ciclo vital complejo que incluye un huésped intermedio (un caracol, en el caso del *Schistosoma*). Prevalente en África y partes de América del Sur, la esquistosomiasis afecta a un estimado de 200 millones de personas en todo el mundo. Sus síntomas incluyen diarrea, anemia y en ocasiones daño cerebral.

Los anélidos son gusanos segmentados

Los cuerpos de los *anélidos* (Annelida) se dividen en una serie de segmentos repetitivos similares. Por fuera, esta **segmentación** parece como una serie de depresiones anulares sobre la superficie. En su interior, la mayoría de los segmentos contienen copias idénticas de nervios, estructuras excretoras y músculos.

La reproducción sexual es común entre los anélidos. Algunas especies son hermafroditas; otras tienen sexos separados. La fecundación puede ser externa o interna. La fecundación externa, en la cual los espermatozoides y los óvulos se liberan al ambiente circundante, se encuentra sobre todo en las especies que viven en el agua. En la fecundación interna, dos individuos copulan y los espermatozoides se transfieren de manera directa de uno al otro. En las especies hermafroditas, la transferencia de espermatozoides puede ser mutua y cada individuo tanto dona como recibe espermatozoides al otro. Además, algunos anélidos pueden reproducirse asexualmente, por lo común mediante un proceso en el cual el cuerpo se divide en dos partes, cada una de las cuales regenera la parte faltante.



▲ **FIGURA 24-13** Ciclo vital de la tenia del cerdo que infecta a los seres humanos

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Qué ventajas favorecieron la evolución del largo cuerpo aplanado de las tenias?

Los anélidos son celomados y tienen sistemas de órganos

Los anélidos tienen un celoma verdadero lleno con fluido entre la pared corporal y el tubo digestivo (véase la Fig. 24-3a). El fluido no compresible en el celoma de muchos anélidos está confinado por las particiones entre los segmentos y funciona como un **esqueleto hidrostático**, una estructura de soporte sobre la cual pueden actuar los músculos. El esqueleto hidrostático permite a las lombrices de tierra horadar el suelo.

Los anélidos tienen sistemas de órganos bien desarrollados (grupos de órganos que actúan de forma coordinada). Por ejemplo, los anélidos tienen un **sistema circulatorio cerrado** que distribuye gases y nutrimentos por todo el cuerpo. En los sistemas circulatorios cerrados (incluido el tuyo), la sangre permanece confinada en el corazón y en los vasos sanguíneos. En las lombrices de tierra, por ejemplo, la sangre con hemoglobina portadora de oxígeno es bombeada a través de vasos bien desarrollados mediante

cinco pares de “corazones” (**FIG. 24-14**). Estos corazones en realidad son segmentos cortos de vasos sanguíneos especializados que se contraen de manera rítmica. La sangre se filtra y los desechos son eliminados mediante órganos excretores llamados *nefridios* y se expulsan al ambiente a través de pequeños poros. Los nefridios se asemejan a los túbulos individuales del riñón de los vertebrados. El sistema nervioso de los anélidos consta de un cerebro simple situado en la cabeza y una serie de ganglios segmentarios pareados unidos mediante un par de cordones nerviosos ventrales que recorren el cuerpo de manera longitudinal. El sistema digestivo de los anélidos incluye un intestino tubular que va desde la boca hasta el ano. Esta clase de tubo digestivo, con dos aberturas y una ruta digestiva de una sola dirección, es mucho más eficiente que los sistemas digestivos de una sola abertura de los cnidarios y de los gusanos planos. La digestión de los anélidos ocurre en una serie de compartimientos en el tubo digestivo, cada uno especializado en una fase diferente del procesamiento del alimento.



Cuando los arrecifes se ponen muy calientes

Los arrecifes de coral que se forman en océanos tropicales poco profundos están entre los ecosistemas más diversos, hermosos y económicamente importantes de la Tierra. Por desgracia, los ecosistemas coralinos declinan a nivel mundial, amenazados por la contaminación, las prácticas pesqueras destructivas, la sedimentación y la sobreexplotación. Una de las amenazas más extendidas para los arrecifes de coral es el calentamiento global de la Tierra, que produce **blanqueado**.

Los cnidarios que construyen arrecifes de coral lo hacen con la ayuda de protistas fotosintéticos llamados dinoflagelados. Los dinoflagelados viven dentro de las células de los animales coralinos y proporcionan a los animales los productos nutricios de la fotosíntesis a cambio de cobijo y protección. La relación simbiótica beneficia tanto a los dinoflagelados como a los animales coralinos. Sin embargo, cuando la temperatura del agua se vuelve muy caliente, los animales coralinos pueden expulsar a sus socios dinoflagelados. La temperatura del agua con sólo 1 °C mayor que el máximo anual normal puede resultar en la expulsión de dinoflagelados. Puesto que los dinoflagelados son responsables de los brillantes colores de muchos corales, los arrecifes de donde se expulsaron los dinoflagelados tienen una apariencia blanquecina (**FIG. E24-1**).

Los científicos todavía no entienden con exactitud por qué las temperaturas calientes producen el blanqueamiento de los corales; una hipótesis es que las temperaturas calientes estresan a los dinoflagelados, lo que los hace liberar moléculas que son dañinas para los corales, que los expulsan como autodefensa. En cualquier caso, el blanqueado es malo para los corales; si permanecen sin dinoflagelados durante mucho tiempo, mueren. Incluso si la temperatura del agua disminuye a tiempo para que los corales blanqueados de nuevo tomen dinoflagelados, los corales pueden debilitarse y ser susceptibles a enfermedades que aumentan la mortalidad.

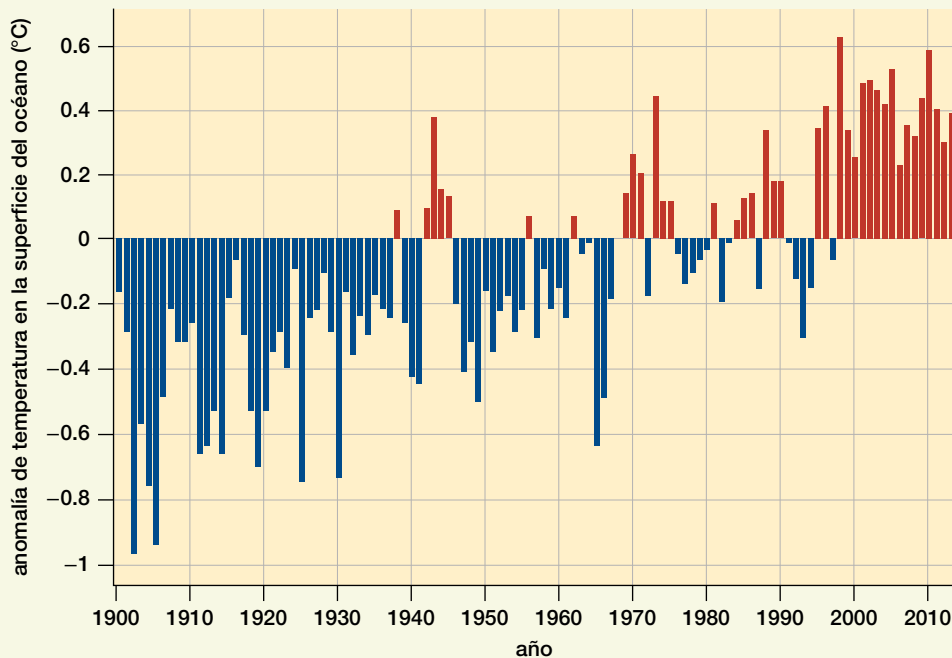
Durante los años calurosos, el blanqueamiento de corales puede extenderse, lo que afecta enormes áreas a través de la Tierra. Conforme el planeta se calienta debido al cambio climático



▲ **FIGURA E24-1** Coral blanqueado

provocado por los seres humanos, se espera que los eventos masivos de blanqueamiento de corales se vuelvan más frecuentes (**FIG. E24-2**). Las extendidas muertes de corales que tal vez resultarán serán malas noticias para los miles de especies que habitan los corales (y millones de personas) que de manera directa o indirecta dependen de los corales sanos para su supervivencia.

PENSAMIENTO CRÍTICO Otra amenaza para los arrecifes de coral son los sedimentos que se descargan en el mar por la escorrentía de los campos agrícolas y otras fuentes de erosión del suelo. ¿Por qué dichos sedimentos pueden ser dañinos para los corales? En tu respuesta, considera lo que has aprendido acerca de la relación simbiótica entre dinoflagelados y corales.



◀ **FIGURA E24-2** Temperaturas superficiales del océano en la Gran Barrera de Coral, 1910-2013

Las temperaturas suficientemente calientes como para provocar el blanqueado de los corales se han vuelto cada vez más frecuentes, como se ilustra con estas mediciones de las aguas alrededor del sistema de coral más grande de la Tierra, la Gran Barrera de Coral de Australia. El eje vertical representa “anomalía de temperatura”, que mide la cantidad en la que difiere la temperatura promedio en un año dado, del promedio a largo plazo.

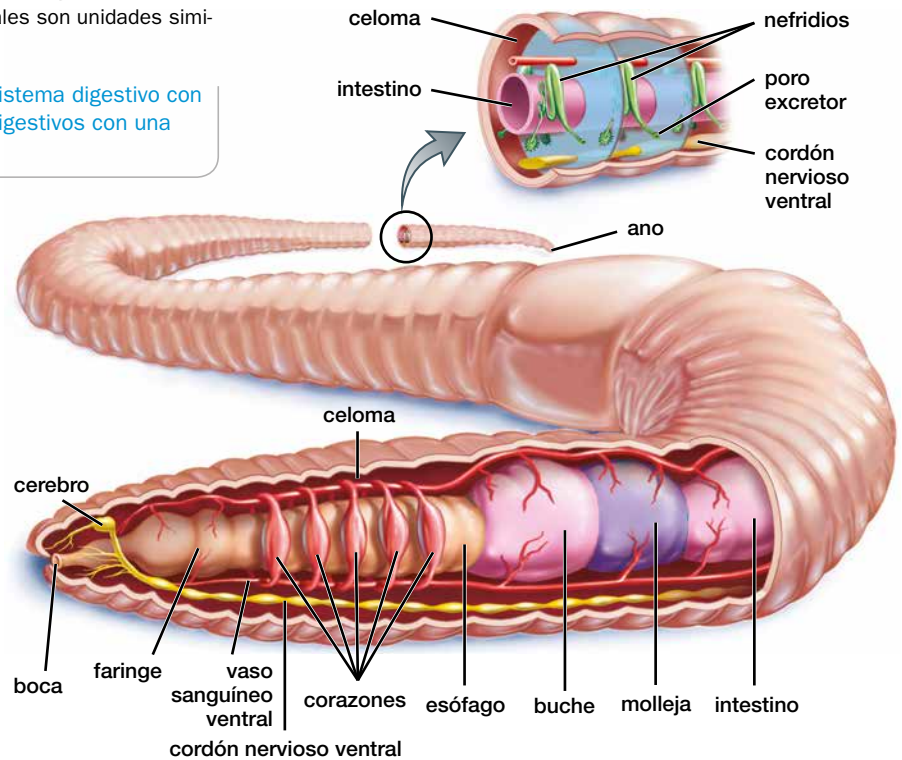
► **FIGURA 24-14** Un anélido, la lombriz de tierra Este diagrama muestra una ampliación de los segmentos, muchos de los cuales son unidades similares repetidas, separadas por particiones.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Qué ventaja tiene un sistema digestivo con dos aberturas en comparación con los sistemas digestivos con una sola abertura (como la de los gusanos planos)?

Los anélidos incluyen oligoquetos, poliquetos y sanguijuelas

Las 13 mil especies conocidas de anélidos caen en tres subgrupos principales: los *oligoquetos*, los *poliquetos* y las *sanguijuelas*. Los oligoquetos incluyen las familiares lombrices de tierra y sus parientes. Charles Darwin dedicó mucho tiempo al estudio de las lombrices de tierra y estaba muy impresionado por su papel en el mejoramiento de la fertilidad del suelo. Más de un millón de lombrices pueden vivir en una hectárea de tierra, donde hacen túneles a través del suelo, y consumen y excretan partículas de suelo y materia orgánica. Estas acciones ayudan a garantizar que el aire y el agua puedan moverse con facilidad a través del suelo y que la materia orgánica se mezcle de manera continua con éste, lo que crea condiciones favorables para el crecimiento de las plantas. Sin embargo, el impacto de las lombrices de tierra también puede ser negativo. En algunas áreas de Estados Unidos, lombrices de tierra invasoras no nativas perturbaban la estructura normal de los suelos forestales, lo que dañó las plantas forestales nativas.

Los poliquetos viven sobre todo en el océano. En algunos poliquetos, la mayoría de los segmentos corporales tienen pares



de remos carnosos que usan en la locomoción. Otros poliquetos viven en tubos desde los cuales proyectan branquias plumosas tanto para intercambiar gases como para filtrar el agua y obtener alimentos microscópicos (**FIG. 24-15a, b**)

Las sanguijuelas (**FIG. 24-15c**) viven en hábitats de agua dulce o terrestres húmedos. Muchas de ellas depredan invertebrados pequeños; algunas succionan la sangre de animales más grandes.



(a) Branquias de poliqueto



(b) Poliqueto de mar profundo



(c) Sanguijuela

► **FIGURA 24-15** Diversos anélidos (a) Las brillantes branquias coloridas de un anélido poliqueto. El resto del cuerpo del gusano está oculto dentro de un tubo incrustado en el coral que es visible en el fondo. (b) Este poliqueto vive cerca de respiraderos en la profundidad del mar, donde la temperatura del agua puede alcanzar 80 °C. (c) Esta sanguijuela, un anélido de agua dulce, muestra numerosos segmentos. La ventosa rodea su boca, lo que le permite adherirse a su presa.

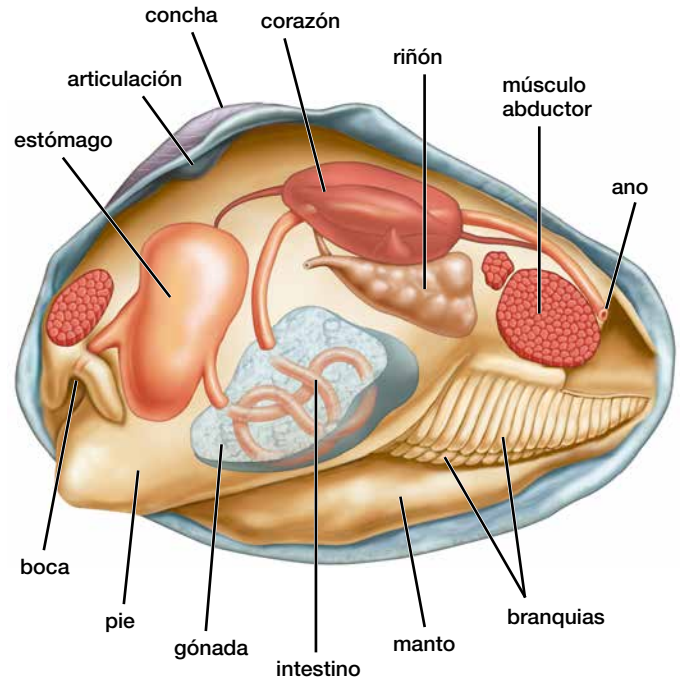
PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué verter sal sobre una sanguijuela la daña?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Asistentes de los médicos

La sanguijuela medicinal fue aprobada de manera formal como “dispositivo médico” por la FDA estadounidense, principalmente sobre la base de su efectividad como auxiliar para la curación postquirúrgica. Sin embargo, las sanguijuelas pueden tener usos médicos adicionales. En especial es prometedor su potencial para el tratamiento del dolor. La saliva de las sanguijuelas contiene químicos analgésicos que las ayudan a evadir la detección cuando perforan la piel de una víctima, de modo que los médicos tienen la esperanza de que las sanguijuelas puedan ayudar a reducir el dolor de los pacientes. Varios ensayos clínicos descubrieron que las sanguijuelas ofrecen alivio sustancial a las personas con osteoartritis, un doloroso trastorno de las articulaciones. Evidencia anecdótica sugiere que las sanguijuelas también pueden ayudar con otros tipos de dolor.

Además de las sanguijuelas, otros animales invertebrados tienen potencial médico, incluidos insectos y gusanos redondos. Más adelante, en esta sección, aprenderás más acerca de la biología de estos animales.



▲ **FIGURA 24-16** Un molusco bivalvo Plano corporal de una almeja, que muestra el manto, el pie, las branquias, la concha y otras estructuras que se observan en la mayoría de (pero no en todas) las especies de moluscos. La almeja usa sus músculos abductores para cerrar su concha.

La mayoría de los moluscos tienen conchas

Si alguna vez has saboreado un tazón de sopa de almejas, una docena de ostiones en su concha, o una vieira salteada, entonces estás en deuda con los *moluscos* (Mollusca). Los moluscos son muy diversos; en términos del número de especies conocidas, los 50 mil moluscos se ubican en segundo lugar (aunque un segundo lugar muy distante) sólo detrás de los artrópodos. Esta especie diversa presenta una amplia variedad de estilos de vida, que va desde las formas sésiles como los mejillones que pasan su adultez viviendo en un solo sitio, filtrando microorganismos del agua, a los voraces depredadores activos de las profundidades marinas, como el calamar gigante. Los moluscos, con excepción de algunos caracoles y babosas, son acuáticos. Aunque la mayoría de los moluscos están protegidos con conchas duras de carbonato de calcio, algunos carecen de concha.

Los sistemas circulatorios de la mayoría de los moluscos incluye una característica que no se presenta en los anélidos: el **hemocèle**, o cavidad sanguínea. La sangre se vacía dentro del hemocèle, donde baña de manera directa los órganos internos. Este arreglo se conoce como **sistema circulatorio abierto**. Los moluscos tienen un *manto*, una prolongación de la pared corporal que forma una cámara para las branquias y, en las especies con concha, secreta la concha (**FIG. 24-16**). El sistema nervioso de los moluscos, como el de los anélidos, consta en ganglios conectados mediante nervios, pero en muchos moluscos la mayoría de los ganglios

están concentrados en el cerebro. La reproducción es sexual; algunas especies tienen sexos separados, y otras son hermafroditas.

Entre los muchos subgrupos de moluscos estudiarás tres con más detalle: gasterópodos, bivalvos y cefalópodos.

Los gasterópodos tienen un pie para reptar

Los caracoles y las babosas, conocidos en conjunto como *gasterópodos*, reptan sobre un *pie* muscular, y muchos están protegidos por conchas que varían de manera importante en formas y colores (**FIG. 24-17a**). Sin embargo, no todos los gasterópodos poseen concha. Por ejemplo, las babosas de mar carecen de concha, pero sus brillantes colores advierten a los posibles depredadores que son venenosas o tienen un sabor muy desagradable (**FIG. 24-17b**).



(a) Caracol



(b) Babosa de mar

▲ **FIGURA 24-17** Diversidad de moluscos gasterópodos (a) Un caracol arbóreo de Florida muestra una concha con rayas brillantes y ojos en la punta de pedúnculos que se retraen de manera instantánea si se les toca. (b) Los brillantes colores de muchas babosas de mar advierten a los potenciales depredadores que su sabor es desagradable.



(a) Vieira



(b) Mejillones

► **FIGURA 24-18** Diversidad de moluscos bivalvos (a) Esta vieira separa sus conchas articuladas para permitir el ingreso de agua de la cual filtra el alimento. Las manchas azules visibles a lo largo del manto, justo adentro de las conchas superior e inferior, son ojos simples. (b) Los mejillones se adhieren a las rocas en densas congregaciones que quedan al descubierto durante la marea baja. Percebes blancos (que son artrópodos) están adheridos a las conchas de los mejillones y a la roca de los alrededores.

Los gasterópodos se alimentan por medio de una *rádula*, una banda flexible de tejido cubierto de espinas que usan para raspar algas de las rocas o para sujetar plantas o presas más grandes. Para la respiración, la mayoría de los gasterópodos usan branquias. En las especies con concha, las branquias están encerradas en una cavidad bajo la concha. Los gases también se difunden con facilidad a través de la piel de la mayoría de los gasterópodos. Las pocas especies de gasterópodos que viven en hábitats terrestres (incluidos los caracoles y babosas de jardín) usan un pulmón simple para respirar.

Los bivalvos se alimentan por filtración

Entre los *bivalvos* se incluyen vieiras, ostras, mejillones y almejas (**FIG. 24-18**). Los bivalvos poseen dos conchas conectadas mediante una articulación flexible. Un músculo cierra de forma brusca las dos conchas en respuesta al peligro; este músculo es lo que te sirven cuando pides vieiras en un restaurante.

Las almejas utilizan un pie muscular para escarbar en la arena o el lodo. En los mejillones, que viven adheridos a las rocas, el pie es más pequeño y ayuda a secretar hebras que anclan al animal a las rocas. Las vieiras carecen de pie y se desplazan mediante una especie de propulsión a chorro que consiguen al batir sus conchas.

Los bivalvos se alimentan por filtración y usan sus branquias como estructuras tanto respiratorias como de alimentación. El agua circula sobre las branquias, las cuales están cubiertas con una delgada capa de moco que atrapa microscópicas partículas de alimento. El batimiento de los cilios sobre las branquias envía el alimento a la boca.

► **FIGURA 24-19** Diversidad de los moluscos cefalópodos (a) En las emergencias, un pulpo puede echarse hacia atrás al contraer en forma vigorosa su manto. Pulpos y calamares pueden emitir nubes de tinta de color púrpura oscuro para confundir a los depredadores que los persiguen. (b) El nautilo con celdas secreta una concha con cámaras internas llenas con gas que le sirven para flotar. Observa los ojos bien desarrollados y los tentáculos que usa para capturar presas. (c) Un calamar puede moverse al contraer su manto para generar una propulsión a chorro, que empuja al animal hacia atrás en el agua.

Los cefalópodos son depredadores marinos

Los *cefalópodos* incluyen a los pulpos, los nautilos, las jibias (o sepias) y los calamares (**FIG. 24-19**). Los invertebrados más grandes, el calamar gigante y el calamar colosal, pertenece a este grupo (consulta el “¿Cómo sabes eso? Búsqueda de un monstruo marino” en la página 436). Todos los cefalópodos son carnívoros y marinos. En estos moluscos, el pie evolucionó en tentáculos con capacidades sensoriales bien desarrolladas para detectar presas. La presa se sujeta por medio de discos de succión en los tentáculos y puede quedar inmovilizada por un veneno paralizante que existe en la saliva, antes de que las mandíbulas con forma de picos la desgarran.

Los cefalópodos se mueven con rapidez mediante propulsión a chorro, la cual se genera mediante la fuerte expulsión de



(a) Pulpo



(b) Nautilo



(c) Calamar

¿CÓMO SABES ESO?

Búsqueda de un monstruo marino

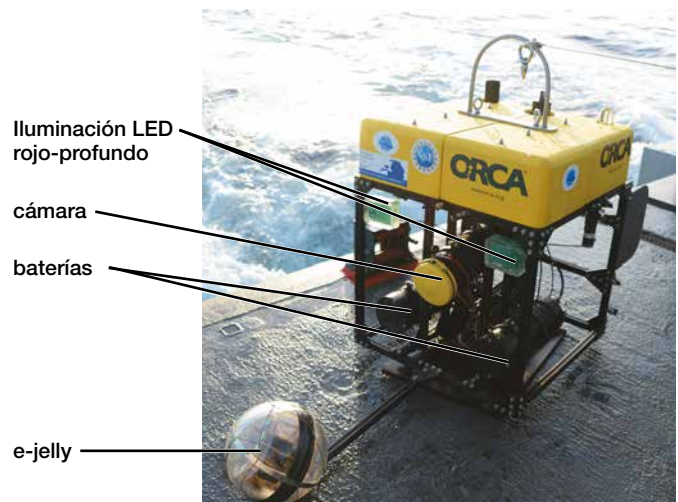
El calamar gigante, uno de los animales invertebrados más grande del mundo, también es uno de los más misteriosos. El calamar alcanza longitudes de 13 metros o más, con enormes ojos tan grandes como una cabeza humana. Los diez tentáculos del calamar están cubiertos con poderosas ventosas. Las ventosas contienen agudos ganchos con forma de garra que usan para asir presas, que entonces se llevan hacia la boca del calamar, donde un pico con fuertes músculos las desgarrar. Con claridad, el calamar gigante es uno de los organismos más imponentes sobre la Tierra. Sin embargo, no se sabe casi nada acerca de sus hábitats y estilos de vida, porque casi todas las observaciones de calamares gigantes son de animales muertos llevados a la playa o atrapados en redes de pesca.

El interés científico para observar calamares gigantes vivos en su hábitat natural de aguas profundas resultó en algunas expediciones a través de los años, pero ninguna logró observar o fotografiar un calamar gigante vivo sino hasta 2004. Ese año, un equipo de investigación dirigido por Tsunemi Kubodera colocó una cámara sobre una larga línea de pesca cebada fuera de la costa de Japón. Largas horas de dragar la línea a través del agua, a una profundidad de más de 900 metros, con el tiempo fueron recompensadas con algunas fotografías de un calamar gigante que atacó el cebo. Tiempo después, un calamar que atacó el cebo fue atraído hacia la superficie, donde se le fotografió.

En 2012, Kudobera realizó una expedición con otros dos científicos, Steve O'Shea y Edith Widder, para ver si sus esfuerzos combinados podían producir mejores observaciones. Cada investigador tenía una hipótesis diferente acerca de cómo encontraban presas los calamares gigantes, de modo que cada uno empleó un enfoque diferente para atraer a los animales. O'Shea intentó atraer calamares gigantes con una mezcla de químicos extraídos de calamares muertos. Él creía que los químicos atraerían a los calamares hacia un círculo de luz brillante alrededor de su submarino iluminado. Las incursiones de O'Shea atrajeron muchos calamares, pero ninguno de ellos era un calamar gigante.

Widder tuvo una idea diferente. Experta en bioluminiscencia (la luz producida de manera natural por muchos organismos marinos), hipotetizó que los calamares gigantes comían depredadores pequeños que a su vez comían medusas, de modo que los calamares gigantes se sentirían atraídos hacia las destellantes señales de alarma bioluminiscentes que producen ciertas medusas de aguas profundas cuando están bajo ataque. Widder incluso planteó la hipótesis de que los calamares gigantes evitan las luces brillantes y los ruidos fuertes usuales en los submarinos. De modo que diseñó un cebo que emitía pulsos de luz azul similares a los de las medusas y movía esta "e-jelly" (medusa electrónica) detrás de una cámara que iluminaba sus alrededores con luz roja, que no es detectable para la mayoría de los animales de aguas profundas. Todo el aparato (**FIG. E24-3**) se ató a una boya y se suspendió a 700 m bajo la superficie. Después de muchas horas de espera, los investigadores fueron recompensados con el primer video de un calamar gigante vivo, con sus tentáculos extendidos mientras su boca se movía hacia la cámara.

Con el tiempo, la cámara e-jelly de Widder produjo video de muchos otros acercamientos de calamares gigantes. Pero, al final, las imágenes más espectaculares fueron capturadas por el método de Kudobera. Como O'Shea, él usó un submarino y una carnada. Pero su carnada era un calamar más pequeño unido al submarino, iluminada sólo por tenues luces rojas, y permitió que su submarino vagara de manera silenciosa. Después de muchas largas incursiones sin resultados, un calamar gigante se acercó al submarino. Kudobera observó ansioso al animal. Después de algunos minutos, hizo una gran apuesta al encender algunos reflectores brillantes. Para su alivio, el calamar gigante no huyó de inmediato, y el entusiasmado investigador



▲ **FIGURA E24-3 Herramientas de búsqueda** Este equipo de señuelo "e-jelly (medusa electrónica)" y cámara se usaron para capturar el primer video en vivo de un calamar gigante.



▲ **FIGURA E24-4 Calamar gigante** Imagen del video de alta definición de un calamar gigante encontrado por los investigadores en aguas profundas del Pacífico. Este calamar mide alrededor de tres metros de largo, aunque habría tenido más del doble de esta longitud de no haber perdido sus dos tentáculos más largos.

capturó video a color en alta definición de una de las criaturas más extrañas y magníficas sobre la Tierra (**FIG. E24-4**).

PENSAMIENTO CRÍTICO Los calamares gigantes que fueron atraídos hacia la e-jelly (medusa electrónica) que se muestra en la Figura E24-3 parecían sentirse atraídos por la cámara detrás del cebo, en lugar de por el cebo en sí. ¿Cómo apoya esta observación la hipótesis de Edith Widder acerca del forrajeo del calamar gigante?

agua desde la cavidad del manto. Los pulpos también pueden recorrer el lecho marino utilizando sus tentáculos como si fueran múltiples patas ondulantes. Los movimientos rápidos y los estilos de vida activos de los cefalópodos son posibles, en parte, por sus sistemas circulatorios cerrados. Los cefalópodos son los únicos moluscos con sistema circulatorio cerrado, que transportar oxígeno y nutrientes de manera más eficiente que los sistemas circulatorios abiertos.

Los cefalópodos tienen cerebros y sistemas sensoriales muy desarrollados. Los ojos de los cefalópodos rivalizan con los de los seres humanos en complejidad. El cerebro de los cefalópodos, en especial el del pulpo, es excepcionalmente grande y complejo; ello dota al pulpo con capacidades muy desarrolladas para aprender y recordar. En el laboratorio, los pulpos aprenden con rapidez a resolver un laberinto, asociar símbolos con alimento, o a abrir un frasco con tapa roscada para obtener alimento. En la naturaleza, algunos pulpos usan herramientas. Por ejemplo, los pulpos azules limpian el lodo de conchas de coco enterradas, las apilan para su transportación y las convierten en un refugio protector.

Los artrópodos son los animales más diversos y abundantes

En términos tanto de número de individuos como de número de especies, ningún otro filo animal se acerca a los *artrópodos* (Arthropoda), que incluye insectos, arácnidos, miriápodos y crustáceos. Se han descubierto alrededor de un millón de especies de artrópodos, y los científicos estiman que aún hay millones más sin describir.

Los artrópodos tienen apéndices y un esqueleto externo

Todos los artrópodos tienen apéndices articulados pareados y un **exoesqueleto**, un esqueleto externo que encierra el cuerpo del artrópodo como si fuera una armadura. El exoesqueleto, secretado por la *epidermis* (la capa externa de la piel), está compuesto sobre todo por proteína y un polisacárido llamado *quitina* (véase la Fig. 3-11). El exoesqueleto proporciona sitios de unión rígidos para los músculos, pero también se vuelve delgado y flexible en las articulaciones, lo que permite el movimiento de los apéndices. Esta combinación de rigidez y flexibilidad hace posible el vuelo del abejorro y las intrincadas y delicadas manipulaciones de la araña mientras teje su red (FIG. 24-20). El exoesqueleto también



▲ **FIGURA 24-20** El exoesqueleto permite movimientos precisos Una araña de jardín comienza a envolver en seda a una avispa capturada. Estas ágiles manipulaciones son posibles gracias al exoesqueleto y a los apéndices articulados característicos de los artrópodos.



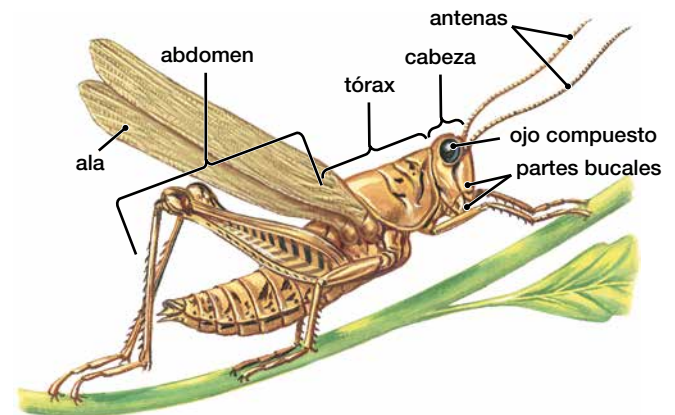
▲ **FIGURA 24-21** El exoesqueleto debe mudarse de manera periódica Una cigarra sale de su exoesqueleto que le resulta pequeño (izquierda).

proporciona protección contra los depredadores. Además, contribuyó de gran manera a la invasión del hábitat terrestre por los artrópodos al brindarles una cubierta impermeable para los tejidos húmedos y delicados, como los que utilizan para el intercambio de gases.

A pesar de sus beneficios, el exoesqueleto de los artrópodos también plantea algunos problemas. Por ejemplo, puesto que no puede expandirse conforme crece el animal, el exoesqueleto debe desecharse, o **mudarse**, de manera periódica y sustituirse con uno más grande (FIG. 24-21). La muda consume energía y por un tiempo deja al animal vulnerable ante los depredadores, hasta que se endurece el nuevo exoesqueleto.

Los artrópodos tienen segmentos especializados y adaptaciones para estilos de vida activos

Los artrópodos están segmentados, pero sus segmentos tienden a ser pocos y especializados para diferentes funciones como la percepción del ambiente, la alimentación y el movimiento (FIG. 24-22). Por ejemplo, en los insectos, las estructuras sensoriales y de alimentación se concentran en el segmento frontal, conocido como



▲ **FIGURA 24-22** En los insectos, los segmentos están fusionados y especializados Los insectos, como este saltamontes, presentan fusión y especialización de segmentos corporales para formar una cabeza, un tórax y un abdomen definidos. Los segmentos son visibles en el abdomen.

cabeza, y las estructuras digestivas están confinadas en su mayoría en el *abdomen*, que es el segmento posterior. Entre la cabeza y el abdomen está el *tórax*, el segmento al que están unidas las estructuras que se usan en la locomoción, como las alas y las patas.

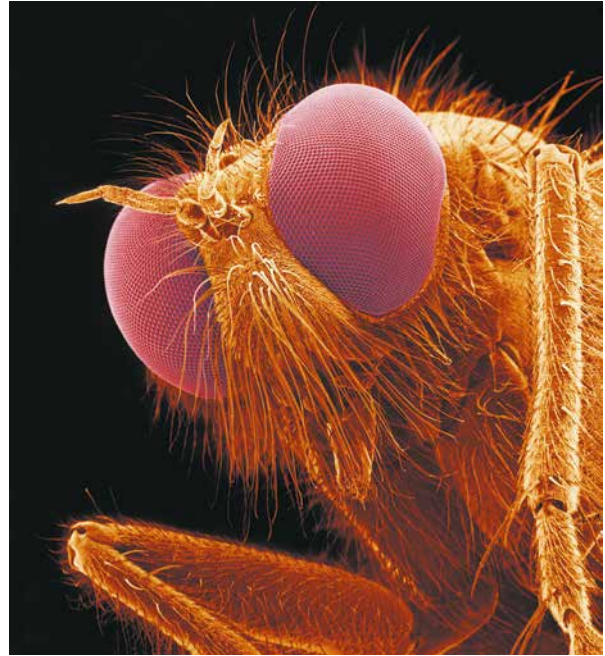
Se necesita un eficiente intercambio de gases para suministrar suficiente oxígeno a los músculos, que permiten el vuelo, el nado o la carrera rápidos que muestran muchos artrópodos. En los artrópodos acuáticos, como los crustáceos, el intercambio de gases se logra mediante branquias. En los artrópodos terrestres, el intercambio de gases se realiza o en los pulmones (en los arácnidos) o en las *tráqueas*, una red de angostos tubos respiratorios ramificados que se abren al ambiente circundante y penetran en todas las partes del cuerpo. La mayoría de los artrópodos tienen sistemas circulatorios abiertos, como los de los moluscos, donde la sangre baña de manera directa los órganos del hemocele.

La mayoría de los artrópodos tienen sistemas sensorial y nervioso bien desarrollados. El sistema sensorial de los artrópodos con frecuencia incluye **ojos compuestos**, los cuales tienen múltiples detectores de luz (**FIG. 24-23**), y agudos sentidos táctiles y químicos. El sistema nervioso de los artrópodos consta de un cerebro compuesto de ganglios fusionados y una serie de ganglios adicionales a lo largo del cuerpo que están vinculados mediante un cordón nervioso ventral. Este sistema nervioso bien desarrollado, en combinación con habilidades sensoriales avanzadas, permitió en muchos artrópodos la evolución de comportamientos complejos.

Los insectos son los únicos invertebrados voladores

El número de especies de *insectos* conocidas es de alrededor de 850 mil, más o menos tres veces el número total de especies conocidas en todos los otros grupos de animales combinados (**FIG. 24-24**). Los insectos tienen un solo par de antenas y tres pares de patas, en general complementadas con dos pares de alas. La capacidad de volar de los insectos los distingue de todos los demás invertebrados y ha contribuido a su enorme éxito. Como podrá atestiguar cualquiera que haya perseguido a una mosca, el vuelo le ayuda a escapar de los depredadores. Esto también permite al insecto encontrar alimento que se encuentra muy disperso. Por ejemplo, los enjambres de langostas pueden viajar 320 kilómetros al día en busca de alimento; algunos investigadores siguieron la pista de un enjambre durante un recorrido que totalizó casi 4800 kilómetros. El vuelo requiere un intercambio de gases rápido y eficiente, que los insectos consiguen por medio de tráqueas.

Todos los insectos experimentan **metamorfosis**, un cambio durante el desarrollo desde un cuerpo juvenil hasta uno adulto. En la mayoría de las especies de insectos, la metamorfosis es *completa*. En la metamorfosis completa, la etapa inmadura, llamada **larva**, tiene apariencia de gusano (por ejemplo, la larva de la mosca azul o la oruga de una polilla o de una mariposa). La larva eclosiona de un huevecillo, crece al comer de manera voraz y mudar su exoesqueleto varias veces, y después forma una etapa sin alimentación llamada **pupa**. Encerrada en una cubierta exterior, el cuerpo de la pupa experimenta una modificación drástica, y emerge en su forma adulta. Los adultos se aparean y depositan huevecillos, y el ciclo continúa. La metamorfosis puede incluir un cambio de dieta además del cambio de forma, con lo cual se elimina la competencia por el alimento entre adultos y juveniles. Algunos insectos, como los saltamontes y grillos, experimentan una metamorfosis más gradual (llamada metamorfosis



▲ **FIGURA 24-23 Los artrópodos poseen ojos compuestos** Esta micrografía electrónica de barrido muestra el ojo compuesto de un tábano. Los ojos compuestos constan de un conjunto de elementos recolectores y sensores de luz cuya orientación brinda al artrópodo un campo de visión amplio. Los insectos tienen capacidades razonablemente buenas para formar imágenes y buena discriminación del color.

incompleta), eclosionan como juveniles que tienen cierto parecido con los adultos y después adquieren poco a poco más rasgos de adulto, a medida que crecen y mudan.

Los biólogos clasifican la asombrosa diversidad de insectos en varias docenas de grupos. Aquí se describirán tres de los más grandes.

Mariposas y polillas Las mariposas y polillas constituyen lo que tal vez es el grupo de insectos más llamativo y mejor estudiado de todos. Los patrones de alas, con brillantes colores, a veces iridiscentes, de muchas especies de mariposas y polillas se deben a pigmentos y estructuras que refractan la luz en las escamas que cubren las alas de todos los miembros de este grupo. (Las escamas son la sustancia polvosa que se pega en tu mano cuando sujetas a una mariposa o una polilla.) Las mariposas vuelan sobre todo durante el día, y las polillas durante la noche, aunque hay excepciones a esta regla, como la polilla esfinge parecida al colibrí, a la que a menudo se ve alimentándose de flores durante el día.

La evolución de las mariposas y polillas se ha vinculado de manera estrecha con la evolución de las plantas con flores. Mariposas y polillas se alimentan de manera casi exclusiva de plantas con flores, tanto de orugas como de adultos. Muchas especies de plantas con flores dependen a su vez de las mariposas y polillas para su polinización.

Abejas, hormigas y avispas Abejas, hormigas y avispas son conocidas por muchas personas por su dolorosa picadura. Muchas especies de este grupo están equipadas con un aguijón que se extiende desde el abdomen y pueden usarlo para inyectar veneno a la víctima. El veneno puede ser en extremo tóxico pero, por

► **FIGURA 24-24 La diversidad de los insectos** (a) Los pulgones succionan jugo de las plantas, rico en azúcar. (b) La hormiga bala puede infligir una picadura muy dolorosa. (c) Un escarabajo de junio exhibe sus dos pares de alas mientras se prepara para aterrizar. Las alas exteriores protegen el abdomen y las alas interiores, que son relativamente delgadas y frágiles. (d) Las orugas son formas larvárias de polillas o mariposas. Esta oruga de una palomilla de la seda puede producir sonidos con sus piezas bucales. Los sonidos pueden servir como advertencia a los depredadores de que la oruga tiene mal sabor.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cómo las alas de los insectos contribuyeron a su diversidad y abundancia?

fortuna para los seres humanos víctimas de una picadura, cada insecto porta sólo una cantidad muy pequeña. No obstante, con frecuencia la cantidad es suficiente como para causar un dolor considerable. Sólo las hembras tienen aguijón, que muchas especies usan para defender sus nidos del ataque de los depredadores potenciales. Sin embargo, la defensa no es la única función de los aguijones. Muchas avispas, por ejemplo, actúan como parásitos de otros insectos cuando se reproducen y pueden aguijonear un insecto huésped para paralizarlo. Entonces la avispa parásita pone un huevecillo dentro del cuerpo paralizado del huésped, por lo general una oruga de polilla o mariposa, la cual se convierte en el alimento de la larva de la avispa después de su eclosión.

El comportamiento social de algunas especies de hormigas y abejas es extraordinariamente intrincado. Tales especies forman enormes colonias con una organización compleja en la que los individuos se especializan en tareas particulares como recolección de alimentos, defensa, reproducción o crianza de las larvas. La organización y división del trabajo en estas sociedades de insectos requiere comunicación y aprendizaje complejos. Los insectos sociales logran tareas notables. Por ejemplo, las abejas melíferas fabrican y almacenan alimento (miel), y algunas especies de hormigas hacen “labores agrícolas” al cultivar hongos en cámaras subterráneas u “ordeñan” pulgones al inducirlos a secretar un líquido nutritivo.

Escarabajos Alrededor de un tercio de todas las especies de insectos conocidos son escarabajos. Éstos presentan una enorme variedad de formas, tamaños y estilos de vida. Sin embargo, todos los escarabajos tienen cubiertas protectoras duras sobre sus alas. Muchas plagas agrícolas destructoras son escarabajos, como el escarabajo de la patata de Colorado, el gorgojo de los granos y el escarabajo japonés. No obstante, otros, como el escarabajo mariquita, son depredadores que ayudan a controlar las plagas de insectos.

Una de las adaptaciones más impresionantes de este grupo se encuentra en el escarabajo bombardero. Esta especie se defiende



(a) Pulgón



(b) Hormiga



(c) Abejorro en vuelo



(d) Larva de polilla

de las hormigas y otros enemigos al emitir un rocío tóxico desde una estructura con forma de boquilla ubicada en el extremo de su abdomen. El escarabajo puede apuntar con precisión este rocío, que sale con fuerza explosiva y a una temperatura superior a los 93 °C. Para evitar dañarse a sí mismo, el escarabajo produce este brebaje tóxico y caliente sólo cuando lo necesita, al combinar otras dos sustancias inocuas.

La mayoría de los arácnidos son depredadores carnívoros

Los *arácnidos* incluyen arañas, ácaros, garrapatas y escorpiones (**FIG. 24-25**). Todos los arácnidos tienen ocho patas para caminar, y la mayoría son carnívoros. Muchos subsisten de una dieta líquida de sangre o presas predigeridas. Por ejemplo, las arañas, las más numerosas de los arácnidos, primero inmovilizan a su presa con un veneno paralizante. Luego inyectan enzimas digestivas en la víctima indefensa (por lo general un insecto) y succionan la sopa resultante. Los arácnidos respiran usando tráqueas, pulmones, o ambos.

En contraste con los ojos compuestos de insectos y crustáceos, los arácnidos tienen ojos simples, cada uno con una sola lente. La mayoría de las arañas tienen ocho ojos dispuestos de tal forma que les proporciona una vista panorámica de los depredadores y las presas. Los ojos son sensibles al movimiento, y en algunas especies de arañas, en especial las que cazan de manera activa



(a) Araña



(b) Escorpión



(c) Garraquetas

▲ **FIGURA 24-25 Diversidad de los arácnidos** (a) La tarántula es una de las arañas más grandes, pero es relativamente inofensiva. (b) Los escorpiones, que se encuentran en climas cálidos, como el de los desiertos del suroeste de Estados Unidos, paralizan a su presa con el veneno del aguijón que tienen en la punta del abdomen. Algunas especies pueden dañar a los seres humanos. (c) En una garrapata que todavía no se alimenta (izquierda) el exoesqueleto es flexible y está plegado. Esto permite al animal hincharse en forma grotesca cuando se alimenta con sangre (derecha).

y que no tienen telaraña, se cree que los ojos forman imágenes. Sin embargo, la mayor parte de la percepción de las arañas no es a través de sus ojos, sino por medio de pelos sensoriales que se encuentran en gran parte del cuerpo. Algunos de los pelos de las arañas son sensibles al tacto y ayudan al animal a percibir presas, parejas y los alrededores. Otros pelos son sensibles a las sustancias químicas y funcionan como órganos del olfato y del gusto. Los pelos también responden a vibraciones en el aire, el suelo o la telaraña, lo que permite a las arañas detectar el movimiento cercano que producen los depredadores, las presas u otras arañas.

Entre las características distintivas de las arañas está su producción de hilos de proteína conocidos como seda. Las arañas fabrican seda en glándulas especiales de sus abdómenes y la usan para realizar varias funciones, como construir las redes que capturan presas, envolverlas e inmovilizar la presa capturada (véase la Fig. 24-20), construir refugios protectores, hacer capullos para sus huevecillos, y fabricar “cables de arrastre” que conectan a la araña con su red u otra superficie para sostener su cuerpo si cae de su percha. La seda de la araña es una fibra asombrosamente ligera, resistente y elástica. Puede ser más fuerte que un alambre de acero del mismo calibre, y sin embargo es tan elástica como el caucho. Algunos ingenieros desde hace mucho tiempo tratan de desarrollar una fibra con esta combinación de resistencia y elasticidad. A pesar de los estudios cuidadosos realizados sobre la estructura de la seda de la araña, el hombre no ha tenido éxito para fabricar ninguna sustancia comparable.

Los miriápodos tienen muchas patas

Los *miriápodos* incluyen los ciempiés y milpiés, cuya característica más prominente es su abundancia de patas (**FIG. 24-26**). La

mayoría de las especies de milpiés tienen entre 100 y 300 patas; las especies con mayor número de patas pueden tener hasta 750.

¿TE HAS PREGUNTADO...

Si alguna vez por accidente te enredaste con una telaraña, sabrás que las hebras de la red

de hecho pueden ser muy pegajosas. Y los pequeños insectos que una vez atrapados en las telarañas parecen estar capturados con firmeza. Entonces, ¿cómo es que las arañas que construyeron la red corren con tanta facilidad a través de ella sin quedar pegadas? Un factor clave es que la red no es por completo pegajosa. El entramado de la red está hecho de hebras no pegajosas, con las que sí son pegajosas restringidas al área de captura. De modo que una araña que se mueve con frecuencia puede sólo permanecer en las hebras no pegajosas y evitar las pegajosas. Pero las garras distintivas de la araña también le ayudan. Estas garras, en conjunto con pelos especializados en las puntas de sus patas, permiten que la pata de la araña se agarre de una hebra de red individual y luego la suelte. Una araña que se mueve de esta forma, que agarra hebras sólo con las puntas de sus patas, sólo tendrá una diminuta área superficial en contacto con la red en cualquier momento. Por ende, incluso si la araña se agarra de una hebra pegajosa con una de sus patas, puede soltarse con facilidad, tal como tú puedes hacerlo si pisas un trozo de goma de mascar. En contraste, una mosca inocente que choque con la red contactará algunas hebras al mismo tiempo con muchas partes de su cuerpo y se pegará con rapidez.

por qué las arañas no se pegan a sus propias telarañas?



(a) Ciempiés



(b) Milpiés

▲ **FIGURA 24-26** Diversidad de los miriápodos (a) Los ciempiés y (b) los milpiés son artrópodos nocturnos comunes. Cada segmento del cuerpo de un ciempiés tiene un par de patas, mientras que cada segmento de un milpiés tiene dos pares.

Los ciempiés no tienen tantas patas; la mayoría tiene alrededor de 70. Tanto ciempiés como milpiés tienen un par de antenas. Las patas y antenas de los ciempiés son más largas y más delicadas que las de los milpiés. La mayoría de los miriápodos tienen ojos muy simples que detectan la luz y la oscuridad pero no forman imágenes. En algunas especies, el número de ojos puede ser alto, hasta 200, pero otras especies carecen por completo de ojos. Los miriápodos respiran por medio de tráqueas.

Los miriápodos sólo habitan ambientes terrestres y viven sobre todo en la tierra o en hojarasca o debajo de troncos y rocas. Los ciempiés por lo general son carnívoros, capturan su presa (en su mayoría otros artrópodos) con sus extremidades delanteras, las cuales están modificadas como garras filosas que inyectan

veneno a la presa. Las mordeduras de los ciempiés grandes pueden ser dolorosas para los seres humanos. En contraste, la mayoría de los milpiés no son depredadores, sino que se alimentan de vegetación en descomposición y otros detritus. Cuando se les ataca, muchos milpiés se defienden secretando un líquido de olor y sabor muy desagradables.

La mayoría de los crustáceos son acuáticos

Los *crustáceos*, que incluyen cangrejos, langostinos, langostas, camarones y percebes, son los únicos artrópodos que viven sobre todo en el agua (**FIG. 24-27**). Los crustáceos varían en tamaño desde especies microscópicas que viven en los espacios entre granos de arena, hasta el más grande de todos los artrópodos, el



(a) Pulga de agua



(b) Cochinilla



(c) Cangrejo ermitaño



(d) Percebes

◀ **FIGURA 24-27** Diversidad de los crustáceos (a) La microscópica pulga de agua es común en los estanques de agua dulce. Observa los huevecillos que se desarrollan dentro del cuerpo. (b) La cochinilla, que habita en lugares húmedos y oscuros, como debajo de las piedras, hojas y troncos en descomposición, es uno de los pocos crustáceos que lograron invadir la tierra con éxito. (c) Este cangrejo ermitaño protege su blando abdomen ocupando una concha de caracol abandonada. (d) El percebe cuello de ganso usa un tallo resistente y flexible para anclarse a las rocas, botes o incluso a animales como las ballenas. Otros tipos de percebes se adhieren con conchas que parecen volcanes en miniatura (véase la Fig. 24-18b). Los primeros naturalistas pensaron que los percebes eran moluscos hasta que observaron sus patas articuladas (que aquí se aprecian extendidas en el agua).

cangrejo araña japonés, cuyas patas abarcan casi cuatro metros de envergadura. Los crustáceos tienen dos pares de antenas sensoriales, pero el resto de sus apéndices son muy variables en forma y número, dependiendo del hábitat y estilo de vida de la especie. La mayoría de los crustáceos tienen ojos compuestos parecidos a los de los insectos, y casi todos respiran por medio de branquias.

Los crustáceos son una importante fuente de alimento para animales más grandes. Por ejemplo, pequeños crustáceos llamados krill son abundantes en los océanos del sur y son la principal fuente de alimento para ballenas, focas, aves marinas y otros animales. Las personas también comen muchos crustáceos. Por ejemplo, los camarones son, por mucho, la comida marina más consumida en Estados Unidos. En la actualidad, la mayoría de los camarones que se comen son cultivados en granjas, sobre todo en las áreas costeras de Asia y América del Sur. Por desgracia, el cultivo extendido de camarones ha tenido consecuencias ecológicas adversas, en principio porque grandes áreas de manglares con importancia ecológica se han deforestado para el cultivo de camarones.

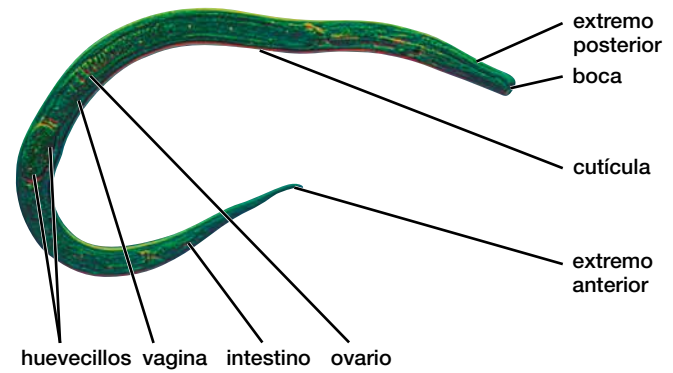
Los nematodos son abundantes y principalmente pequeños

Aunque, por fortuna, no te das cuenta de su presencia, los *gusanos redondos* (Nematoda) están por todas partes. Los gusanos redondos, también llamados *nematodos*, han colonizado casi todo hábitat sobre la Tierra, y desempeñan un importante papel en la descomposición de materia orgánica. Son en extremo numerosos; una sola manzana podrida puede contener 100 mil nematodos. Miles de millones prosperan en cada hectárea de terreno fértil y casi toda especie vegetal y animal aloja varias especies de nematodos parásitos.

Además de ser abundantes y omnipresentes, los nematodos son variados. Aunque sólo se han nombrado alrededor de 12 mil, podrían existir hasta 500 mil de especies de nematodos. La mayoría, como la que se muestra en la **FIGURA 24-28**, son microscópicas, pero algunas formas parásitas alcanzan hasta un metro de largo.

Los nematodos son pseudocelomados y tienen una estructura corporal simplificada

Los nematodos tienen un plano corporal bastante sencillo, con un intestino tubular y un pseudoceloma lleno con fluido que rodea los órganos y forma un esqueleto hidrostático (véase la Fig. 24-3b). Una resistente cutícula inanimada y flexible encierra



▲ **FIGURA 24-28** Un nematodo de agua dulce En esta micrografía pueden verse los huevecillos dentro de un nematodo hembra de agua dulce.

y protege el delgado cuerpo alargado, y muda en forma periódica. Órganos sensoriales en la cabeza del nematodo transmiten información a un cerebro simple compuesto por un anillo nervioso.

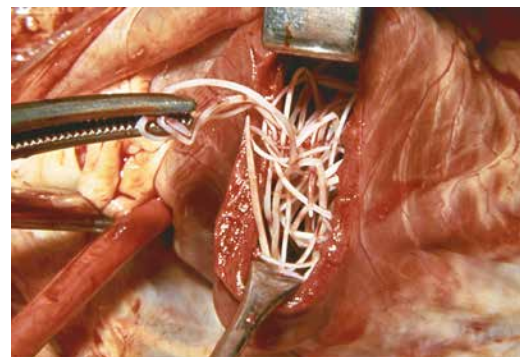
Los nematodos carecen de sistemas circulatorio y respiratorio. Puesto que la mayoría de los nematodos son muy delgados y tienen bajos requerimientos de energía, la difusión es suficiente para el intercambio de gases y la distribución de nutrimentos. La mayoría de los nematodos se reproducen sexualmente, y los sexos están separados.

Algunas especies de nematodos son nocivos para los seres humanos

Se sabe que 50 especies de nematodos infectan a los seres humanos. La mayoría de estos gusanos son relativamente inofensivos, pero existen excepciones importantes. Por ejemplo, las larvas del anquilosoma (presentes en el suelo de algunas regiones tropicales) pueden perforar e introducirse por los pies humanos, pasar al torrente sanguíneo y llegar al intestino, donde provocan un sangrado continuo. Otro nematodo parásito peligroso, *Trichinella*, causa la enfermedad llamada triquinosis. Los gusanos *Trichinella* pueden infectar a personas que ingieren carne de cerdo mal cocida, la cual puede contener hasta 15 mil quistes larvarios por gramo (**FIG. 24-29a**). Los quistes eclosionan en el aparato digestivo humano e invaden los vasos sanguíneos y los músculos, provocando hemorragias y daño muscular.



(a) *Trichinella*



(b) Lombrices del corazón

▲ **FIGURA 24-29** Algunos nematodos parásitos (a) Larva enquistada del nematodo *Trichinella* en el tejido muscular de un cerdo, donde puede vivir hasta 20 años. (b) Lombrices del corazón adultas en el corazón de un perro. Los juveniles se liberan en el torrente sanguíneo, donde pueden ser ingeridos por mosquitos y transmitirse a otro perro por la mordedura de un mosquito infectado.

Los nematodos parásitos también pueden ser peligrosos para los animales domésticos. Los perros, por ejemplo, son susceptibles a la lombriz del corazón (**FIG. 24-29b**), que se transmite por mosquitos. En el sur de Estados Unidos, y cada vez más en otras partes de ese país, la lombriz del corazón representa una amenaza para la salud de las mascotas sin protección.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Asistentes de los médicos

Las sanguijuelas no son los únicos parásitos que se han usado para tratar problemas de salud. Algunas personas han usado anquilostomos y otros nematodos parásitos para tratar enfermedades autoinmunes o alergias severas, en las que el sistema inmunológico ataca de manera inadecuada los propios tejidos del cuerpo. Los nematodos parásitos evolucionaron la capacidad para sobrevivir más tiempo en su huésped al suprimir el sistema inmunológico de éste, y esta supresión inmunitaria parece facilitar los síntomas de las personas con trastornos del sistema inmunológico que se han infectado a sí mismas con gusanos parásitos. Sin embargo, a diferencia del tratamiento médico con sanguijuelas, los nematodos parásitos no tienen el sello de aprobación de la FDA. Después de todo, las infecciones con nematodos pueden enfermar a una persona, y la supresión inmunológica asociada con las infecciones por nematodos pueden aumentar la susceptibilidad hacia otras enfermedades infecciosas. Sin embargo, a pesar de los riesgos, los pacientes desesperados por aliviar los debilitantes trastornos crónicos pueden infectarse a sí mismos. Investigadores clínicos trabajan duro para descubrir métodos para hacer que los tratamientos con nematodos parásitos sean seguros y efectivos.

Los equinodermos tienen un esqueleto de carbonato de calcio

Los *equinodermos* (Echinodermata) se encuentran sólo en ambientes marinos, y sus nombres comunes tienden a evocar sus hábitats de agua salada: dólares de arena, erizos de mar, estrellas de mar, pepinos de mar y lirios marinos (**FIG. 24-30**). El nombre

“equinodermo” (“piel de puerco espín”) surge por las protuberancias o espinas que sobresalen de la piel de la mayoría de los equinodermos. Estas espinas están en especial bien desarrolladas en los erizos de mar y son mucho más pequeñas en las estrellas de mar y en los pepinos de mar. Las protuberancias y espinas de los equinodermos son en realidad extensiones de un **endoesqueleto** (esqueleto interno) formado de placas de carbonato de calcio que están debajo de la piel externa.

Los equinodermos tienen simetría bilateral cuando son larvas y simetría radial en su etapa adulta

Los equinodermos muestran deuterostomía y están ligados por ascendencia común con los demás filo de deuterostomados, incluidos los cordados (que se describen en el Capítulo 25). Los deuterostomados forman un grupo de ramas en el árbol evolutivo más grande de los animales con simetría bilateral, pero en los equinodermos sólo los embriones y las larvas que nadan de manera libre tienen simetría bilateral. Un equinodermo adulto, en cambio, tiene simetría radial y carece de cabeza. Esta ausencia de cefalización es consistente con el estilo de vida aletargado de los equinodermos. La mayoría de los equinodermos se mueven con lentitud mientras se alimentan con algas o pequeñas partículas que tamizan de la arena o del agua. Sin embargo, algunos equinodermos son depredadores. Por ejemplo, las estrellas de mar persiguen lentamente a presas que se desplazan incluso más lento que ellas, como caracoles o almejas.

Los equinodermos tienen un sistema vascular acuoso

Los equinodermos se desplazan sobre numerosos y diminutos *pies tubulares*, unas delicadas proyecciones cilíndricas que se extienden desde la superficie inferior del cuerpo y terminan en una ventosa. Los pies tubulares son parte de una característica única de los equinodermos, el *sistema vascular acuoso*, que interviene en la locomoción, la respiración y la captura de alimento (**FIG. 24-31**). El agua de mar entra por una abertura (la *placa cribosa*) de la superficie superior del animal y se dirige a través de un canal circular central, del cual se ramifican varios canales radiales. Estos canales llevan agua hacia los pies tubulares, cada uno de los cuales está controlado por un bulbo exprimir muscular conocido como *ampolla*. La contracción del bulbo fuerza el agua hacia el pie tubular, provocando su extensión. La ventosa se puede presionar contra el lecho



(a) Pepino de mar

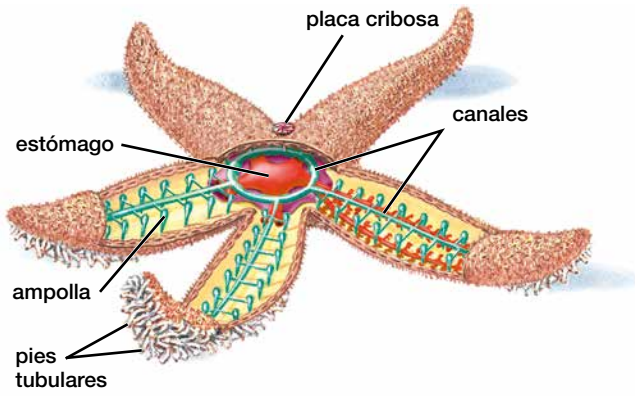


(b) Erizo de mar



(c) Estrella de mar

▲ **FIGURA 24-30** Diversidad de los equinodermos (a) Un pepino de mar se alimenta con desechos que encuentra en la arena. (b) Las espinas del erizo de mar en realidad son proyecciones del esqueleto interno. (c) La mayoría de las estrellas de mar tienen cinco brazos, pero algunas especies tienen 20 o más.



(a) Plan corporal de una estrella de mar



(b) Estrella de mar que consume un mejillón

▲ **FIGURA 24-31 Sistema vascular acuoso de los equinodermos** (a) La presión cambiante dentro del sistema vascular acuoso lleno con agua de mar extiende o contrae los pies tubulares. (b) La estrella de mar suele alimentarse con moluscos como este mejillón. Para alimentarse, la estrella de mar adhiere muchos pies tubulares a las conchas del mejillón y ejerce un tirón incansable que separa un poco las conchas. Después, la estrella de mar volteá de adentro hacia fuera el delicado tejido de su estómago, extendiéndolo a través de su boca ventral situada en el centro. El estómago puede encajar a través de una abertura en las conchas bivalvas del mejillón, que tienen menos de un milímetro de ancho. Una vez que entra entre las conchas, el tejido estomacal secreta enzimas digestivas que debilitan al molusco, y hacen que se abra aún más. El alimento parcialmente digerido es transportado a la porción superior del estómago, donde se completa la digestión.

marino o algún objeto comestible, al cual se adhiere con firmeza hasta que se libera su presión interna.

Algunos sistemas de órganos en los equinodermos están simplificados

Los equinodermos tienen un sistema nervioso relativamente simple, sin cerebro definido. Sus movimientos son coordinados sin mucha precisión por un sistema que consta de un anillo nervioso que circunda el esófago, nervios radiales hacia el resto del cuerpo y una red nerviosa a través de la epidermis. En las estrellas de mar, receptores simples para luz y sustancias químicas se concentran en las puntas de los brazos, y células sensoriales están dispersas sobre la piel. En algunas especies de estrellas de mar, los receptores de luz están asociados con lentes diminutos, más pequeños que el grosor de un cabello humano, que captan la luz y la enfocan sobre receptores. Estos “microlentes” se forman a partir de cristales de calcita (carbonato de calcio) y su calidad óptica es excelente, muy superior a la de cualquier lente del mismo tamaño fabricada por los seres humanos. Los investigadores hipotetizan que cada uno de los miles de lentes de una estrella de mar forman una pequeña imagen y que el animal integra la información resultante para detectar los cambios en sus entornos, como la aproximación de un depredador.

Los equinodermos carecen de sistema circulatorio, aunque el movimiento del fluido en su celoma bien desarrollado cumple esta función. El intercambio de gases ocurre a través de los pies tubulares y, en algunas formas, a través de numerosas “agallas cutáneas” pequeñísimas que se proyectan a través de la epidermis. La mayoría de las especies tienen sexos separados y se reproducen liberando espermatozoides y óvulos en el agua, donde se lleva a cabo la fecundación.

Muchos equinodermos son capaces de regenerar partes corporales perdidas, y esta capacidad de regeneración es en especial potente en las estrellas de mar. De hecho, un solo brazo de estrella de mar es capaz de desarrollarse hasta formar un animal completo, siempre y cuando dicha parte esté unida a un fragmento del cuerpo central. Antes de que esta facultad se conociera de manera amplia, los pescadores de mejillones con frecuencia trataban de eliminar las estrellas de mar que atacaban los criaderos de mejillones partiéndolas en pedazos y lanzando las piezas al mar. Por supuesto, su estrategia resultó contraproducente.

Algunos cordados son invertebrados

Los *cordados* (Chordata) incluyen a los animales vertebrados y también a algunos grupos de invertebrados, como los tunicados y los anfioxos. En el Capítulo 25 estudiarás estos cordados invertebrados y sus parientes vertebrados.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

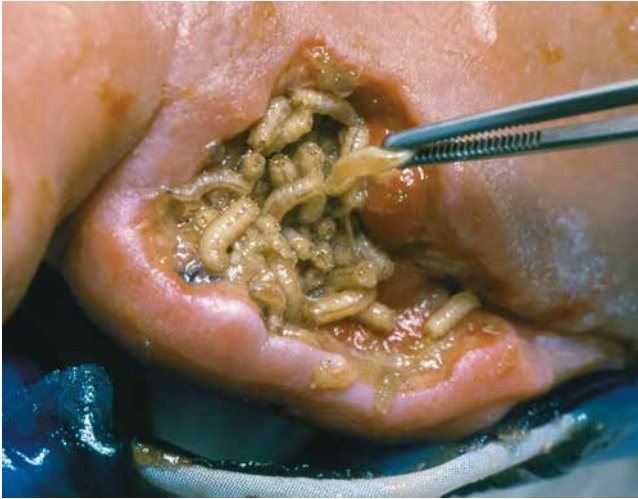
¿Puedes...

- describir los planos corporales básicos de esponjas, cnidarios, medusas, gusanos planos, anélidos, moluscos, artrópodos, nematodos y equinodermos?
- mencionar algunos organismos miembros de cada uno de estos grupos, y describir los sistemas nervioso y sensorial de los organismos, así como los métodos de circulación, intercambio de gases, digestión y reproducción?
- proporcionar ejemplos de los efectos que tienen sobre los seres humanos algunos animales invertebrados?

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Asistentes de los médicos

Otro animal invertebrado que se utiliza en la práctica médica es la mosca azul, o más precisión, sus larvas (**FIG. 24-32**). Las



▲ **FIGURA 24-32** Las larvas de la mosca azul pueden limpiar heridas

larvas de la mosca azul han probado ser eficaces para tratar heridas y úlceras de tejido muerto y moribundo. Si dichos tejidos no se eliminan, pueden interferir con la cicatrización u originar infecciones. Por tradición, el tejido muerto de las heridas lo remueve un médico con un bisturí, pero las larvas ofrecen un tratamiento alternativo cada vez más común. En este tratamiento, se aplica a la herida un vendaje que contiene larvas estériles de un día de edad. Las larvas consumen el tejido muerto o moribundo, y secretan enzimas digestivas que no lesionan ni los tejidos ni los huesos sanos. Después de algunos días, las larvas crecen hasta el tamaño de una semilla de arroz y se retiran. Este tratamiento se repite hasta que la herida está limpia.

CONSIDERA ESTO Los tratamientos médicos con animales invertebrados en general son menos caros que los medicamentos, las cirugías y otras opciones. Sin embargo, muy poco del financiamiento se dirige a los usos médicos prometedores pero desafiantes de los animales, como un tratamiento de enfermedades autoinmunitarias con lombrices parásitas. ¿Sería una buena idea aumentar la investigación sobre tales tratamientos o es demasiado riesgo?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

24.1 ¿Cuáles son las principales características de los animales?

Los animales son organismos eucariontes, multicelulares, que se reproducen sexualmente y adquieren su energía al consumir otros organismos. La mayoría de los animales pueden percibir y reaccionar con rapidez a los estímulos ambientales y tienen movilidad en alguna etapa de su vida. Sus células carecen de pared celular.

24.2 ¿Qué características anatómicas marcan los puntos de ramificación en el árbol evolutivo animal?

Los primeros animales no tenían tejidos, una característica que conservan las esponjas modernas. Todos los demás animales modernos tienen tejidos. Los animales con tejidos pueden dividirse en grupos con simetría radial y con simetría bilateral. Durante el desarrollo embrionario, los animales con simetría radial tienen dos capas germinales; los animales con simetría bilateral tienen tres. Los animales con simetría bilateral también tienden a tener órganos sensoriales y cúmulos de neuronas concentrados en la cabeza, un proceso llamado cefalización. Los filo bilaterales pueden dividirse en dos grupos principales, uno de los cuales presenta protostomía, y el otro experimenta deuterostomía. A su vez, el filo de los protostomados puede dividirse

en ecdisozoos y lofotrocozoos. Algunos filo de animales con simetría bilateral carecen de cavidades corporales, pero la mayoría tienen o pseudocelomas o celomas verdaderos.

24.3 ¿Cuáles son los principales filo de animales?

Los cuerpos de las esponjas (Porifera) tienen diversas formas y por lo general son sésiles. Las esponjas carecen de tejidos pero tienen tres tipos de células especializadas. La digestión ocurre sólo dentro de células individuales.

Las hidras, corales, anémonas e hidrozooos (Cnidaria) tienen tejidos. Una sencilla red de células nerviosas dirige la actividad de las células contráctiles, lo que permite movimientos pobremente coordinados. La digestión es extracelular y ocurre en una cavidad gastrovascular central con una sola abertura. Los cnidarios muestran simetría radial, una adaptación tanto al estilo de vida de flotación libre de la medusa como a la existencia sedentaria del pólipo.

Los ctenóforos (Ctenophora) son superficialmente similares a las medusas, pero forman un grupo taxonómico separado. Los ctenóforos, o medusas con peine, son pequeños carnívoros con simetría radial que se mueven usando ocho hileras de cilios.

Los gusanos planos (Platyhelminthes) tienen una cabeza distintiva con órganos sensoriales y un cerebro simple. Un sistema de canales que forman una red a través del cuerpo ayuda a la excreción. Carecen de cavidad corporal.

Los gusanos segmentados (Annelida) son los más complejos, con un sistema circulatorio cerrado bien desarrollado y órganos excretorios. Los gusanos segmentados tienen un sistema digestivo de compartimientos, que procesa el alimento en secuencia. Los anélidos también tienen un celoma verdadero, un espacio lleno con fluido entre la pared corporal y los órganos internos.

Almejas, caracoles, pulpos y calamares (Mollusca) carecen de esqueleto; algunas formas protegen el suave cuerpo muscular húmedo con una sola concha (muchos gasterópodos y algunos cefalópodos) o con un par de conchas articuladas (los bivalvos). La mayoría de los moluscos viven en ambientes acuáticos o terrestres húmedos y tienen un sistema circulatorio abierto, donde la sangre baña de manera directa los órganos internos en un hemocele. El pulpo tiene el cerebro más complejo y la capacidad de aprendizaje más desarrollada de cualquier invertebrado.

Los artrópodos (Arthropoda), insectos, arácnidos, milpiés y ciempiés, y crustáceos son los animales más diversos y abundantes sobre la Tierra. Apéndices articulados y sistemas nerviosos bien desarrollados hacen posible un comportamiento complejo finamente coordinado. El exoesqueleto (que conserva el agua y brinda soporte) y estructuras respiratorias especializadas (que permanecen húmedas y protegidas) permiten a insectos y arácnidos habitar en terrenos secos. La diversificación de los insectos es aún mayor por su capacidad para volar. Los crustáceos, que incluyen los artrópodos más grandes, están restringidos a los hábitats húmedos, en general acuáticos, y respiran por medio de branquias.

Los nematodos o gusanos redondos pseudocelomados (Nematoda) tienen boca y ano separados, y una capa cuticular que mudan.

Las estrellas de mar, los erizos de mar y los pepinos de mar (Echinodermata) son un grupo exclusivamente marino. Las larvas de los equinodermos tienen simetría bilateral; sin embargo, los adultos muestran simetría radial. Esto, además de un sistema nervioso primitivo que carece de cerebro definido, los adapta a una existencia relativamente sedentaria. El cuerpo de los equinodermos está sostenido por un endoesqueleto que proyecta extensiones a través de la piel. El sistema vascular acuoso, que interviene en la locomoción, alimentación y respiración, es una característica exclusiva de los equinodermos.

Los cordados (Chordata) incluyen dos grupos de invertebrados, los anfioxos y los tunicados, así como a los vertebrados.

Términos clave

cefalización 423	metamorfosis 438
celoma 423	muda 437
cordón nervioso 430	ojo compuesto 438
deuterostomía 424	órgano 423
ectodermo 421	parásito 429
endodermo 421	protostomía 424
endoesqueleto 443	pseudoceloma 423
esqueleto	pupa 438
hidrostático 431	segmentación 430
exoesqueleto 437	simetría bilateral 421
ganglio 430	simetría radial 421
gemación 428	sistema circulatorio
hemocele 434	abierto 434
hermafrodita 425	sistema circulatorio
invertebrado 425	cerrado 431
larva 438	tejido 421
mesodermo 421	vertebrado 425

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- ¿Cuál de los siguientes grupos contiene organismos con simetría radial?
 - artrópodos
 - cnidarios
 - moluscos
 - nematodos
- Para adquirir nutrimentos, las esponjas
 - filtran microorganismos del agua que penetra a través de poros.
 - usan aguijones para capturar presas pequeñas.
 - parasitan animales más grandes.
 - succionan nutrimentos de las presas después de inyectarles enzimas que disuelven los tejidos de la presa.
- Un celoma es
 - una cavidad corporal que está recubierta de manera parcial con tejido derivado del mesodermo.
 - una cavidad corporal que está recubierta por completo con tejido derivado del mesodermo.
 - se encuentra en esponjas y cnidarios.
 - nunca se encuentra en los organismos con simetría bilateral.
- ¿Cuál de las siguientes *no* es una ventaja de los exoesqueletos de los artrópodos?
 - Proporciona protección ante los depredadores.
 - Proporciona sitios de unión para los músculos.
 - Mejora la percepción sensorial.
 - Protege contra la pérdida de agua sobre tierra.
- ¿Cuál de los siguientes grupos *no* incluye organismos en los cuales el alimento entra y los desechos digestivos salen a través de la misma abertura?
 - anélidos
 - gusanos planos
 - ctenóforos
 - cnidarios

Llena los espacios

- Los animales obtienen energía mediante _____; por lo general se reproducen _____ y sus células carecen de _____.
- Los animales con simetría bilateral tienen _____ capas de tejido embrionario, conocidas como _____, _____ y _____. Los animales con simetría radial tienen _____ capas de tejido; carecen de la capa _____.
- Se dice que los animales que tienen un extremo anterior y uno posterior son _____. El extremo anterior de dichos animales con frecuencia contiene estructuras que se usan para _____ y _____. Los animales celomados tienen un cuerpo _____ que está recubierto por completo con tejido derivado de _____.
- Los lofotrocozoos y ecdisozoos (animales que mudan) son dos grandes clados de animales que presentan _____. El otro tipo principal de desarrollo que se encuentra en los animales bilaterales se conoce como _____ y está presente en animales en los clados conocidos como _____ y _____.
- Los animales que carecen de espina dorsal se describen como _____; los que poseen espina dorsal son _____. La gran mayoría de todos los animales caen, ¿en cuál de estos dos grupos? _____. Los únicos animales que carecen de tejidos son _____, cuyos cuerpos parecen una colonia de _____. Las anémonas de mar y los corales son _____. Las lombrices de tierra y las sanguijuelas son _____.
- Los tres grandes grupos dentro de los moluscos son las almejas y vieiras de dos conchas llamados _____, los caracoles y babosas que se arrastran en un pie llamados _____.

_____; y los calamares y pulpos con tentáculos llamados _____. Los miembros del filo animal más grande se llaman _____. Tres grupos importantes dentro de este filo son los _____ de seis patas, con frecuencia voladores; las arañas y ácaros de ocho patas llamados _____; y los _____ sobre todo acuáticos.

7. Los fila que contienen animales con cuerpos segmentados incluyen _____ y _____. En un sistema _____, la sangre está confinada a vasos sanguíneos. En un sistema _____, la sangre baña los órganos internos dentro de una cavidad llamada _____.
8. Para cada una de las siguientes estructuras distintivas, menciona el grupo animal en el que se encuentra:
 manto: _____;
 cnidocito: _____;
 sistema vascular acuoso: _____;
 apéndices articulados pareados: _____.

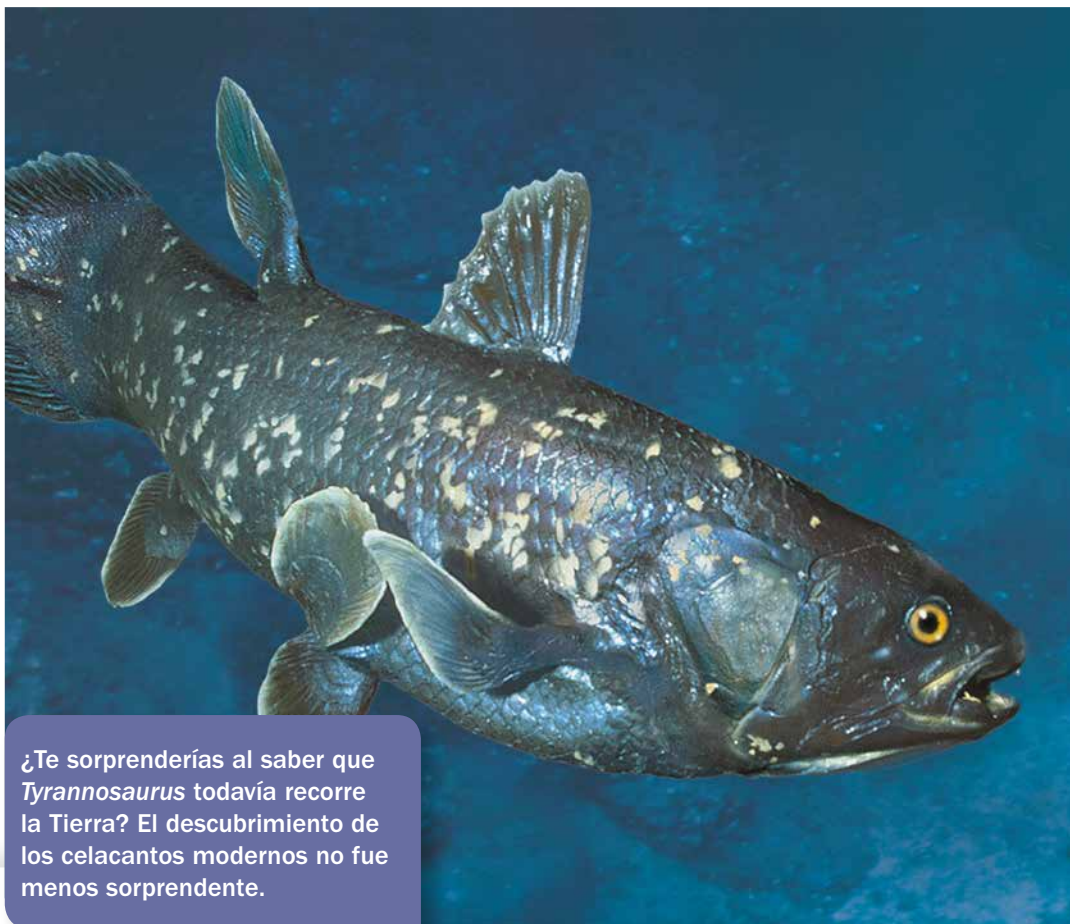
Preguntas de repaso

1. Elabora una lista de las características que, en conjunto, distinguen a los animales de otros tipos de organismos.
2. Elabora una lista de las características distintivas de cada uno de los fila estudiados en este capítulo, y proporciona un ejemplo de un miembro de cada filo.
3. Describe de manera breve cada una de las siguientes adaptaciones y explica su importancia adaptativa: simetría bilateral, simetría radial, cefalización, sistema circulatorio cerrado, celoma, segmentación.

4. Describe y compara los sistemas respiratorios de los cuatro grandes grupos de artrópodos.
5. Describe las ventajas y desventajas del exoesqueleto de los artrópodos.
6. ¿En cuál de los tres principales grupos de moluscos se encuentra cada una de las siguientes características?
 - a. dos conchas articuladas
 - b. una rádula
 - c. tentáculos
 - d. algunos miembros sésiles
 - e. los cerebros mejor desarrollados
 - f. numerosos
7. Menciona tres funciones del sistema vascular acuoso de los equinodermos.
8. Menciona algunos animales invertebrados que puedan dañar a los seres humanos y, para cada animal que menciones, nombra su grupo taxonómico.

Aplicación de conceptos

1. Los insectos son el grupo más grande de animales sobre la Tierra. La diversidad de los insectos es mayor en los trópicos, donde la destrucción del hábitat y la extinción de especies ocurren a una tasa alarmante. ¿Qué argumentos biológicos, económicos y éticos utilizarías para persuadir a las personas y a los gobiernos para conservar esta diversidad biológica?
2. Analiza y defiende los atributos que usarías para definir el éxito biológico entre los animales. ¿Los seres humanos son un éxito biológico según esos criterios? ¿Por qué?



¿Te sorprenderías al saber que *Tyrannosaurus* todavía recorre la Tierra? El descubrimiento de los celacantos modernos no fue menos sorprendente.

ESTUDIO DE CASO

Historia de un pez

EL 22 DE DICIEMBRE DE 1938, Marjorie Courtenay-Latimer recibió una llamada telefónica que la conduciría a uno de los descubrimientos más espectaculares en la historia de la biología. La llamada era de un pescador local a quien Courtenay-Latimer, la curadora de un pequeño museo en Sudáfrica, había pedido reunir algunos especímenes de peces para el museo. El bote del pescador acababa de regresar de su más reciente viaje y esperaba en el muelle de la población. Muy obediente, Courtenay-Latimer se dirigió al bote y comenzó a buscar entre los pescados que estaban colocados sobre la cubierta. Más tarde, ella escribió: "Observé una aleta azul que sobresalía de la pila. Saqué el ejemplar y, vaya sorpresa, apareció el pez más hermoso que jamás hubiera visto". Además de su belleza, el pescado presentaba algunas características extrañas, incluidas aletas gruesas y lobuladas, a diferencia de cualquiera otra especie viva.

Courtenay-Latimer no reconoció al extraño pescado, pero sabía que era inusual. Trató de encontrar un sitio para refrigerarlo, pero en su pequeña población no pudo encontrar una instalación de almacenamiento que quisiera guardar el pez. Al final, sólo pudo salvar la piel. Sin desánimo, realizó algunos dibujos

del ejemplar y los utilizó para tratar de identificarlo. Para su sorpresa, la criatura no se parecía a ninguna otra especie conocida que habitara las aguas de Sudáfrica, pero se parecía a los miembros de una familia de peces conocidos como celacantos. El único problema era que los celacantos sólo eran conocidos a partir de fósiles. Hasta donde todos sabían, ¡los celacantos llevaban extintos 80 millones de años!

Perpleja, Courtenay-Latimer envió sus dibujos a J. L. B. Smith, un ictiólogo de la Universidad de Rhodes. Smith se asombró cuando vio los dibujos y más tarde escribió que "parecía como si una bomba hubiera estallado en mi cerebro". Aunque amargamente desilusionado de que los huesos y los órganos internos del ejemplar se hubieran perdido, Smith solicitó ver la piel conservada en refrigeración. A final de cuentas, él confirmó la asombrosa noticia de que los celacantos todavía nadaban en las aguas de la Tierra.

Aunque los celacantos permanecieron ocultos de la ciencia hasta el siglo XX, comparten un filo con ranas, perros, serpientes y muchos otros animales familiares, incluidos los seres humanos. ¿Qué se sabe acerca de estos animales?

DE UN VISTAZO

25.1 ¿Cuáles son las principales características de los cordados?

25.2 ¿Cuáles animales son cordados?

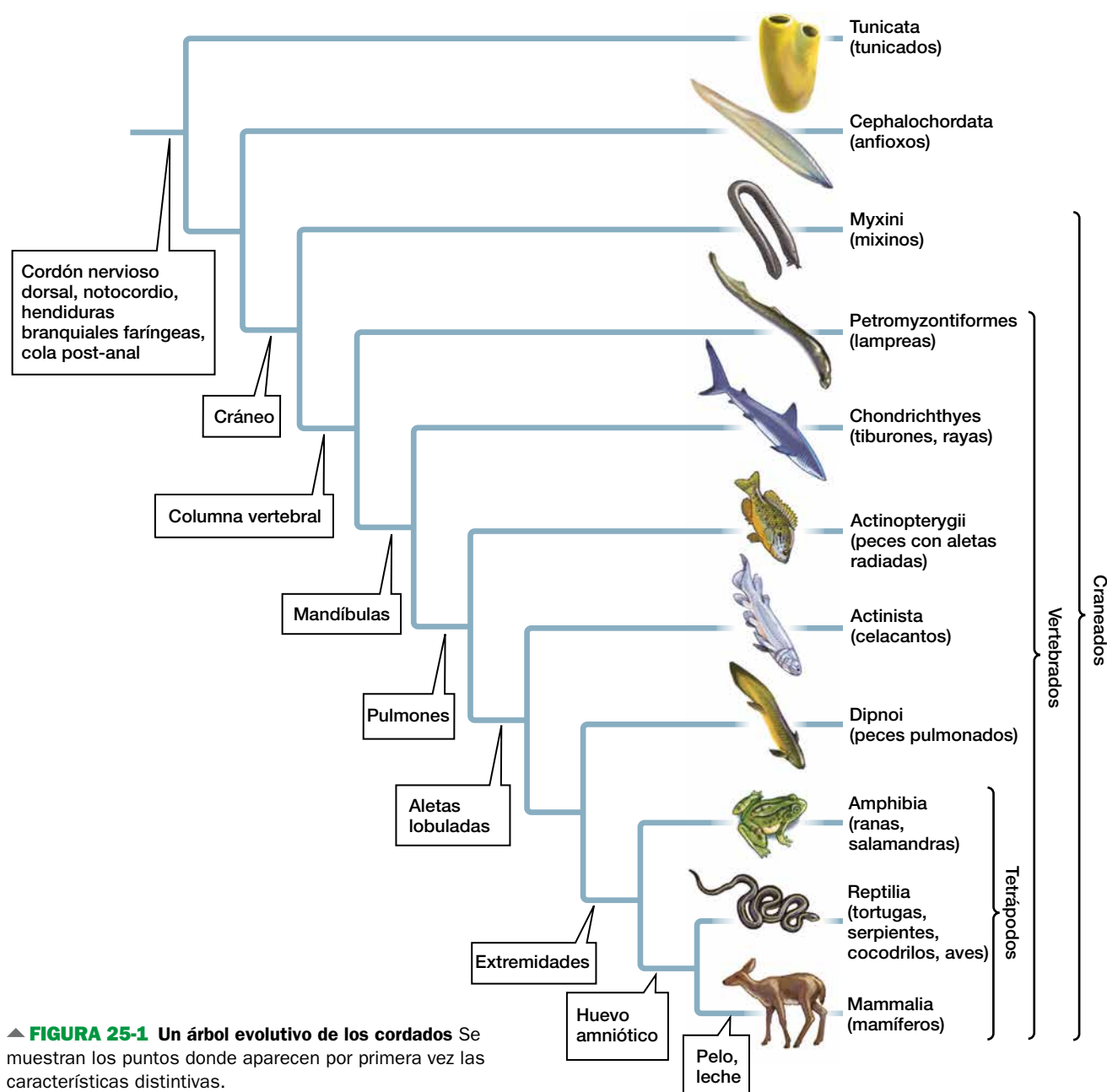
25.3 ¿Cuáles son los principales grupos de vertebrados?

25.1 ¿CUÁLES SON LAS PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS DE LOS CORDADOS?

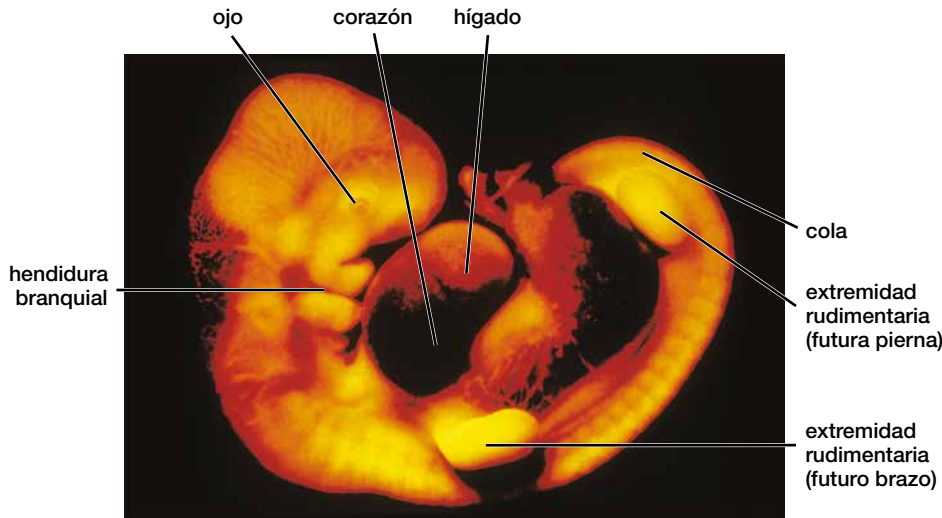
Los seres humanos son miembros de un grupo taxonómico conocido como los cordados (Chordata). Los cordados (**FIG. 25-1**) incluyen no sólo a los animales óseos como las aves y los simios, sino también a los tunicados con forma de barril y a pequeñas criaturas con forma de pez llamados anfibios. ¿Qué características comparten los seres humanos con estos animales?

Todos los cordados comparten cuatro estructuras distintivas

Todos los cordados tienen deuterostomía (que también es una característica de los equinodermos; véase el Capítulo 24) y además están unidos por cuatro características que todos poseen en alguna etapa de su vida: un cordón nervioso dorsal, un notocordio, hendiduras branquiales faríngeas y una cola post-anal.



▲ **FIGURA 25-1** Un árbol evolutivo de los cordados. Se muestran los puntos donde aparecen por primera vez las características distintivas.



◀ **FIGURA 25-2** Características de los cordados en el embrión humano Este embrión humano de cinco semanas mide alrededor de un centímetro de longitud y muestra con claridad una cola y hendiduras branquiales externas (más correctamente llamadas surcos, pues no penetran la pared corporal). Aunque la cola desaparecerá por completo, los surcos branquiales contribuyen a la formación de la mandíbula inferior.

- El **cordón nervioso** de los cordados está sobre el sistema digestivo, y se extiende a lo largo de la porción dorsal (superior) del cuerpo. En contraste, los cordones nerviosos de otros animales están en posición ventral, debajo del sistema digestivo (véase la Fig. 24-14). El cordón nervioso de un cordado es hueco: su centro está lleno con fluido, a diferencia de los cordones nerviosos de otros animales, que tienen tejido nervioso sólido en todo su largo. Durante el desarrollo embrionario de los cordados, el cordón nervioso desarrolla un engrosamiento en su extremo anterior que se convierte en el cerebro.
- El **notocordio** es un cilindro rígido que se extiende a lo largo del cuerpo, entre el sistema digestivo y el cordón nervioso. Brinda soporte al cuerpo y un sitio de sujeción para los músculos. En muchos cordados, el notocordio sólo está presente durante las etapas tempranas del desarrollo y desaparece conforme se desarrolla el esqueleto.
- Las **hendiduras branquiales faríngeas** están situadas en la faringe (la cavidad que está detrás de la boca). En algunos cordados las hendiduras forman aberturas funcionales para branquias (órganos para el intercambio de gases en el agua); en otros sólo aparecen como surcos durante una etapa temprana del desarrollo.
- La **cola post-anal** es una extensión posterior del cuerpo de un cordado que se extiende más allá del ano y contiene tejido muscular y la porción más trasera del cordón nervioso. Otros animales carecen de este tipo de cola. La mayoría de los cordados adultos tienen colas, pero algunas especies las pierden durante el desarrollo.

Esta lista de estructuras características de los cordados podría parecer extraña porque, aunque los seres humanos son cordados, a primera vista parecería que carecen de todas las características, con excepción del cordón nervioso. Pero las relaciones evolutivas a veces se ven con más claridad durante las etapas tempranas del desarrollo, y es durante la vida embrionaria que el ser humano desarrolla, y después pierde, el notocordio, las hendiduras branquiales y la cola (FIG. 25-2).

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir las características que distinguen a los cordados de otros animales?

25.2 ¿CUÁLES ANIMALES SON CORDADOS?

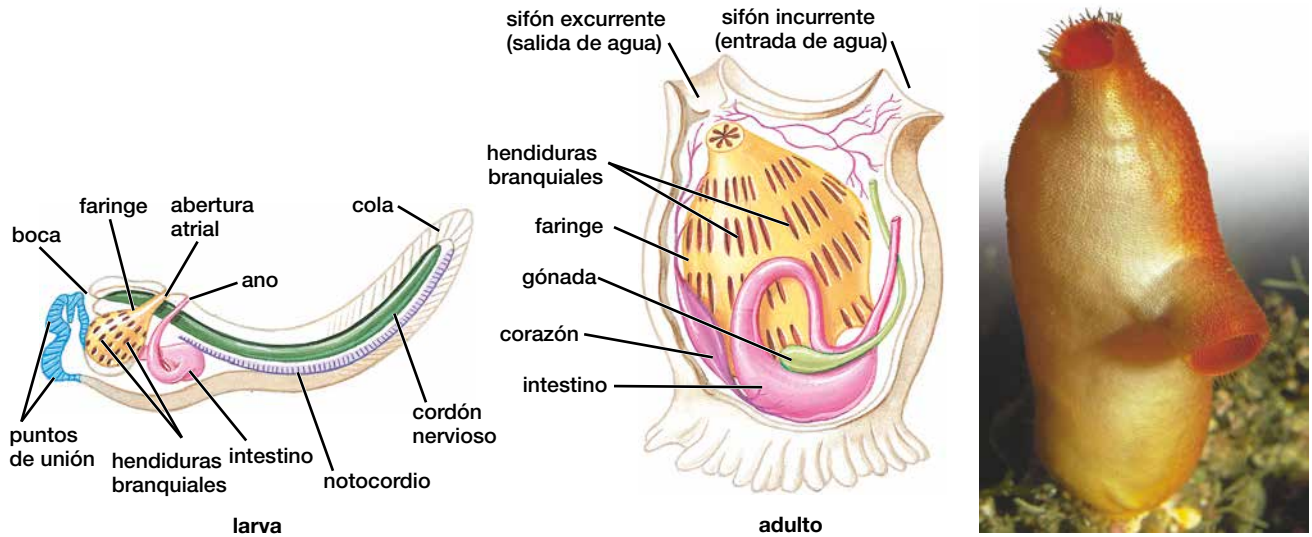
Los cordados incluyen tres clados (grupos que incluyen a todos los descendientes de un ancestro común): tunicados, anfioxos, tunicados y craneados.

Los tunicados son invertebrados marinos

Los tunicados (Tunicata) son un grupo de alrededor de 2300 especies de cordados invertebrados marinos. Son pequeños, con longitudes que varían desde algunos milímetros hasta 30 centímetros. El grupo incluye animales con forma de jarra, inmóviles y los que se alimentan por filtración, conocidos como ascidias (FIG. 25-3). Gran parte del cuerpo de una ascidia está ocupado por su faringe, que es como una canasta perforada por hendiduras branquiales y recubierta con moco. El agua entra al cuerpo de la ascidia a través de un *sifón incurrente*, pasa hacia la faringe en su parte superior, se mueve a través de las hendiduras branquiales y sale del cuerpo a través de un sifón excurrente. Las partículas de alimento quedan atrapadas en el recubrimiento mucoso de la canasta y luego se mueven hacia el tubo digestivo.

Las ascidias adultos son sésiles: viven unidas con firmeza a una superficie. Sin embargo, las ascidias larvianas nadan de manera activa y poseen las cuatro características cordadas (véase la Fig. 25-3, izquierda). Algunos otros tipos de tunicados permanecen móviles durante toda su vida. Por ejemplo, los tunicados con forma de barril conocidos como salpas viven en mar abierto y se mueven mediante la contracción de una banda de músculo que los rodea, lo que fuerza un chorro de agua por la parte posterior del animal y lo impulsa hacia adelante.

La mayoría de los tunicados son *hermafroditas* (cada individuo posee órganos sexuales tanto masculinos como femeninos). Pueden reproducirse asexual o sexualmente. En la reproducción asexual, versiones miniatura de un adulto crecen a partir de su cuerpo y luego se desprenden. En la reproducción sexual, los espermatozoides se liberan en el agua circundante y fecundan los óvulos que (dependiendo de la especie) o se liberan en el agua o se retienen dentro del cuerpo del tunicado. En las especies que retienen los óvulos dentro del cuerpo, los espermatozoides nadadores deben entrar al cuerpo para fecundar los óvulos, y las larvas resultantes deben nadar hacia afuera.



▲ **FIGURA 25-3 Ascidia** La larva (izquierda) de una ascidia (un tipo de tunicado) presenta todas las características distintivas de los cordados. La ascidia adulta (centro) ha perdido su cola y el notocordio y adopta una vida sedentaria (derecha).

Los lanceolados viven sobre todo enterrados en arena

Las más o menos 30 especies de lanceolados o anfioxos (Cephalochordata) forman otro grupo de cordados invertebrados. Los anfioxos son animales pequeños (de alrededor de cinco centímetros de largo) con forma de pez que conservan de adultos las cuatro características de los cordados (**FIG. 25-4**). Un anfioxo adulto pasa la mayor parte de su tiempo medio enterrado en el fondo marino arenoso, y sólo expone el extremo anterior de su cuerpo. El movimiento de cilios en la faringe lleva agua de mar hacia la boca del anfioxo. Conforme el agua pasa a través de las hendiduras branquiales faríngeas, una película de moco filtra pequeñas partículas alimenticias del agua. Las partículas de alimento capturadas se transportan hacia el tubo digestivo del anfioxo.

Los anfioxos tienen sexos separados y siempre se reproducen sexualmente. En épocas particulares del año, la mayoría de

los machos y hembras en un área liberan de manera simultánea gametos (óvulos y espermatozoides) en el agua circundante. Los óvulos fecundados se desarrollan hasta ser larvas microscópicas, que nadan con lentitud y vagan durante varias semanas de crecimiento y desarrollo continuos antes de caer al lecho marino y completar su transformación hasta la forma adulta.

Los craneados tienen cráneo

Los **craneados** incluyen a todos los cordados que tienen un cráneo que encierra el cerebro. El cráneo puede estar compuesto de hueso o cartilago, un tejido que parece hueso pero es menos quebradizo y más flexible. Los primeros craneados conocidos, cuyos fósiles se encontraron en rocas con una antigüedad de 530 millones de años, parecen anfioxos pero tienen cráneos y ojos. Sin embargo, las bocas de los craneados tempranos carecían de mandíbulas.

▼ FIGURA 25-4 Lanceolado o anfioxo

Un anfioxo, un cordado invertebrado que parece pez. El organismo adulto presenta todas las características de los cordados.

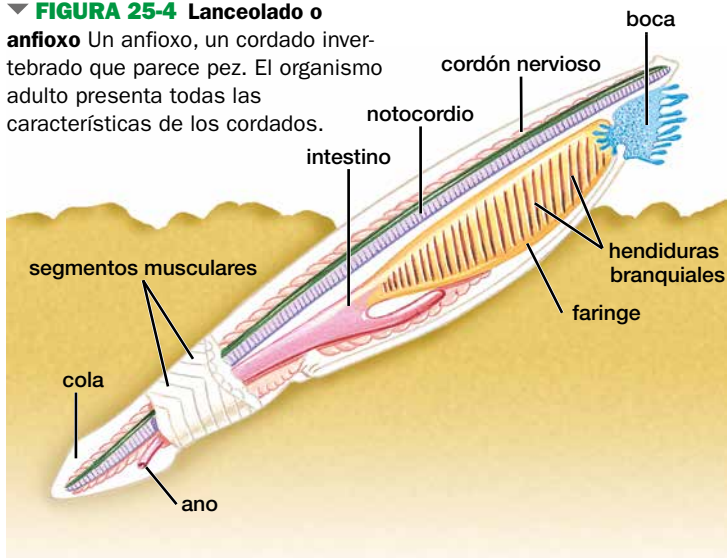


TABLA 25-1 Comparación de grupos craneados				
Grupo	Fecundación	Respiración	Cámaras cardíacas	Regulación temperatura corporal
Mixinos (Myxini)	Externa	Branquias	Dos	Ectotérmico
Lampreas (Petromyzontiformes)	Externa	Branquias	Dos	Ectotérmico
Peces cartilaginosos (Chondrichthyes)	Interna	Branquias	Dos	Ectotérmico
Peces con aletas radiadas (Actinopterygii)	Externa ¹	Branquias	Dos	Ectotérmico
Celacantos (Actinistia)	Interna	Branquias	Dos	Ectotérmico
Peces pulmonados (Dipnoi)	Externa	Branquias y pulmones	Dos	Ectotérmico
Anfibios (Amphibia)	Externa o interna ²	Piel, branquias y pulmones	Tres	Ectotérmico
Reptiles (Reptilia)	Interna	Pulmones	Tres ³	Ectotérmico ⁴
Mamíferos (Mammalia)	Interna	Pulmones	Cuatro	Ectotérmico

¹Un número relativamente pequeño de peces con aletas radiadas tienen fecundación interna.
²Externa en la mayoría de ranas y sapos; interna en cecilidos y la mayoría de salamandras.
³Excepto por aves y cocodrilos, que tienen cuatro cámaras.
⁴Excepto por aves, que son endotérmicos.

En la actualidad, los craneados incluyen dos subgrupos: los mixinos y los **vertebrados**, que son animales en los cuales el notocordio embrionario se sustituye durante el desarrollo con una espina dorsal, o **columna vertebral**, compuesta de hueso o cartílago. La **TABLA 25-1** resume algunas características de los grupos de craneados que se describen en el resto de este capítulo.

Los mixinos son residentes resbaladizos del lecho marino

Al igual que los ancestros de los craneados, los mixinos (Myxini) carecen de mandíbulas. En vez de ello, usan una estructura parecida a lengua, que tiene dientes, para moler y desgarrar el alimento. El cuerpo de los mixinos está endurecido por un notocordio, pero su esqueleto se limita a algunos pequeños elementos cartilagosos, uno de los cuales forma un cráneo rudimentario. Puesto que los mixinos carecen de elementos esqueléticos que rodean al cordón nervioso para formar una columna vertebral, la mayoría de los sistemáticos no los consideran como vertebrados, aunque son los parientes más cercanos de los vertebrados.

Las más o menos 75 especies de mixinos son sólo marinas (**FIG. 25-5**). Respiran usando branquias, tienen un corazón de dos cámaras y son ectodermos; esto es: su temperatura corporal depende de la temperatura de su ambiente externo. (En todos los peces vertebrados también se encuentran branquias, corazones de dos cámaras y ectotermia.) Los mixinos viven cerca del lecho marino, con frecuencia enterrados en el lodo, y se alimentan sobre todo de gusanos. Sin embargo, también atacarán con avidez a los peces muertos o moribundos, y usarán sus dientes para horadar el cuerpo de un pez y consumir sus órganos internos blandos.

Los mixinos secretan una baba como defensa contra los depredadores. Cuando los ataca un depredador, como un tiburón, un mixino secreta con rapidez una cantidad masiva de baba, que llena la boca y las branquias del presunto atacante, y hace que huya para evitar la sofocación. Un mixino remueve baba de su propio cuerpo al girar su cuerpo como un nudo, que desliza hacia adelante sobre su cabeza, lo que desprende la baba. La baba de mixino contiene una mezcla de



▲ **FIGURA 25-5 Mixino** Los mixinos viven en madrigueras comunitarias en el lodo y se alimentan de gusanos.

moco y hebras de proteína que son en extremo largas, muy elásticas y muy fuertes. Los investigadores en la actualidad sondean la estructura de las hebras de proteína con la esperanza de desarrollar materiales útiles, como telas que imiten la fortaleza y elasticidad de la baba.

Los vertebrados tienen espina dorsal

La columna vertebral ósea o cartilaginosa de un vertebrado da apoyo a su cuerpo, proporciona sitios de unión para los músculos, y protege al delicado cordón nervioso y al cerebro. También es parte de un esqueleto interno vivo que puede crecer y repararse por sí solo.

La historia temprana de los vertebrados se caracterizó por la presencia de extraños peces sin mandíbulas ahora extintos, muchos de los cuales estaban protegidos por placas de armadura ósea. Hace alrededor de 425 millones de años, los peces sin mandíbulas originaron un grupo de peces que poseía una importante estructura novedosa: mandíbulas. Las mandíbulas permitieron a los peces capturar, desgarrar o triturar su comida, lo que les facilitó explotar un rango mucho más amplio de fuentes alimenticias de las que podían aprovechar los peces sin mandíbulas. En la actualidad, la mayoría (pero no todos) de los vertebrados tienen mandíbulas.

Los vertebrados tienen otras adaptaciones que contribuyeron a su exitosa invasión de la mayoría de los hábitats. Una de ellas son apéndices pareados, los cuales aparecieron primero como aletas en los peces y sirvieron como estabilizadores para nadar. Durante millones de años, algunas aletas se modificaron por selección natural hasta convertirse en patas que permitieron a los animales arrastrarse en tierra seca, y más tarde en alas que permitieron a algunos levantar el vuelo. Otra adaptación que contribuyó al éxito de los vertebrados es el aumento en tamaño y complejidad de sus cerebros y sus estructuras sensoriales, lo cual permitió a los vertebrados percibir con detalle el ambiente y responder a él en gran variedad de formas.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- nombrar y describir a los cordados que no son craneados?
- nombrar y describir a los craneados que no son vertebrados?
- describir las adaptaciones clave de los vertebrados?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Historia de un pez

En los años posteriores al descubrimiento de Courtenay-Latimer de que los celacantos no están extintos, los científicos han tenido la oportunidad de investigar la anatomía de la criatura. El cuerpo del celacanto tiene algunas características inusuales. Por ejemplo, los celacantos adultos conservan un notocordio, la barra que brinda rigidez al cuerpo que la mayoría de los otros vertebrados pierden durante el desarrollo embrionario. Además, el cerebro de un celacanto es muy pequeño en relación con su tamaño corporal; el de un celacanto de 40 kilogramos pesa sólo uno o dos gramos. El diminuto cerebro ocupa menos de 2% del espacio en la cavidad craneal; el resto está lleno con grasa.

Extrañezas anatómicas aparte, los celacantos son vertebrados. ¿Qué características los distinguen de otros tipos de vertebrados? De manera más general, ¿cómo difieren los grandes grupos de vertebrados?

25.3 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPALES GRUPOS DE VERTEBRADOS?

Los vertebrados incluyen lampreas, peces cartilagosos, peces con aletas radiadas, celacantos, peces pulmonados, anfibios, reptiles y mamíferos.

Algunas lampreas parasitan peces

Como los mixinos, las aproximadamente 50 especies de lampreas (Petromyzontiformes) no tienen mandíbulas. Una lamprea se reconoce por la gran ventosa redonda que rodea su boca y por la única ventana nasal en la parte superior de su cabeza. El cordón nervioso de una lamprea está protegido por segmentos de cartílago, por lo que las lampreas se consideran como verdaderos vertebrados. Viven tanto en agua dulce como salada, pero las formas marinas deben regresar al agua dulce para desovar. Las lampreas migran hacia corrientes poco profundas para desovar; los huevos se depositan y fecundan en depresiones que grupos de lampreas excavan en el lecho del río. Los adultos mueren en poco tiempo después del desove. Después de que los juveniles eclosionan, pasan muchos años en el torrente como larvas, comiendo algas, antes de madurar y moverse corriente abajo hacia su hábitat adulto en un océano, lago o río.

Las lampreas adultas de algunas especies son parásitas. Una lamprea parásita usa su boca recubierta de dientes para adherirse a un pez más grande (FIG. 25-6). Mediante los dientes raspadores de su lengua, la lamprea hace un orificio en la pared corporal de su huésped, a través del cual succiona sangre y fluidos corporales. A partir de la década de 1920, las lampreas parásitas se dispersaron por los Grandes Lagos de Estados Unidos. Ahí, en ausencia de depredadores eficientes, se multiplicaron en forma considerable y redujeron en gran medida las poblaciones de peces comerciales. Vigorosas medidas para controlar la población de lampreas permitieron cierta recuperación de las poblaciones de peces que habitan en los Grandes Lagos.

Los peces cartilagosos son depredadores marinos

Los peces cartilagosos (Chondrichthyes) incluyen a alrededor de 1 200 especies marinas, entre ellas los tiburones, las rayas y las mantarrayas (FIG. 25-7). A diferencia de los mixinos y las lampreas



▲ **FIGURA 25-6 Lampreas** Algunas lampreas adultas son parásitas, y usan sus bocas parecidas a ventosas, recubiertas con dientes raspadores, para adherirse al pez.



(a) Tiburón



(b) Mantarraya

▲ **FIGURA 25-7 Peces cartilaginosos** (a) Un tiburón muestra varias hileras de dientes. Conforme los dientes más externos se pierden, son sustituidos por los nuevos que se forman detrás de ellos. (b) La mantarraya tropical de manchas azules nada mediante gráciles ondulaciones de las extensiones laterales de su cuerpo. Tanto los tiburones como las rayas carecen de vejiga natatoria y tienden a hundirse hacia el fondo cuando dejan de nadar.

(pero como todos los demás vertebrados), los peces cartilaginosos tienen mandíbulas. Son depredadores elegantes cuyo esqueleto está formado por completo de cartílago. Su cuerpo está protegido por una piel correosa a la que diminutas escamas le dan aspereza. Aunque algunos deben nadar para que el agua circule por sus branquias, la mayoría puede bombear agua a través de sus branquias. En contraste con la fecundación externa que caracteriza la reproducción en casi todos los otros peces, los peces cartilaginosos tienen fecundación interna, en la que un macho deposita espermatozoides directo en el aparato reproductor de una hembra. Algunos peces cartilaginosos son muy grandes. Un tiburón ballena, por ejemplo, puede crecer hasta alcanzar más de 14 metros de longitud, y una mantarraya puede medir más de seis metros de ancho.

Aunque algunos tiburones se alimentan filtrando plancton (diminutos animales y protistas) del agua, la mayoría son depredadores de presas más grandes, como otros peces, mamíferos marinos, tortugas de mar, cangrejos o calamares. Muchos tiburones atacan a su presa con sus poderosas mandíbulas que contienen varias hileras de dientes tan filosos como navajas de rasurar; las hileras posteriores se mueven hacia delante conforme los dientes frontales se pierden por la edad y por el uso.

¿TE HAS PREGUNTADO ...

La mayoría de los tiburones evitan a los seres humanos, pero los tiburones grandes

de algunas especies pueden ser peligrosos para los nadadores y buzos. Sin embargo, los ataques de tiburón a los seres humanos son raros. En Estados Unidos, los ataques de perro matan 30 veces más personas que los de tiburones. Un residente estadounidense tiene 75 veces más probabilidad de morir por el golpe de un relámpago que por el ataque de un tiburón, y es más probable que una persona en la playa muera ahogada que por la mordedura de un tiburón. No obstante, los ataques de tiburones no provocados sí ocurren. Durante 2014, por ejemplo, se reportaron 72 ataques en el mundo, 3 de ellos mortales. Para reducir el (ya de por sí bajo) riesgo de un ataque de tiburón, los expertos recomiendan varias precauciones. Por ejemplo, permanece en grupo mientras estás en el agua, porque la mayoría de los ataques de tiburón son a individuos solos. Permanece fuera del agua durante la noche, el amanecer o el atardecer, cuando los tiburones están más activos. Evita entrar al agua cuando sangres por una herida abierta, porque los tiburones pueden detectar la sangre en el agua. Y evita las áreas que sean de pesca activa, porque los tiburones se sienten atraídos por los peces carnada.

con cuánta frecuencia los tiburones atacan a las personas?

Las rayas y las mantarrayas habitan sobre todo en el lecho marino, tienen el cuerpo plano, aletas en forma de alas y colas delgadas. Las rayas por lo general son más grandes que las mantarrayas, pero la diferencia más notable entre los dos grupos es que las mantarrayas paren juveniles vivos, mientras que las rayas ponen huevos. La mayoría de rayas y mantarrayas se alimentan de invertebrados. Algunas especies de rayas se defienden con una espina situada cerca de la cola, con la cual pueden provocar heridas peligrosas, y otras producen una potente descarga eléctrica que puede paralizar a sus presas.

Los peces con aletas radiadas son los vertebrados más diversos

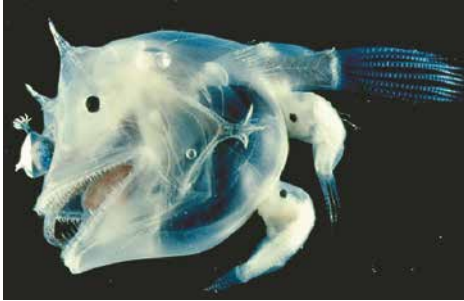
La corona de la diversidad vertebrada pertenece a los peces con aletas radiadas (Actinopterygii). Se han identificado alrededor de 32 mil especies, y los científicos estiman que quizás exista el doble de esa cantidad, incluidas muchas especies sin descubrir que habitan en aguas profundas y áreas remotas. Los peces con aletas radiadas se encuentran en casi todo hábitat acuático, tanto de agua dulce como marinos.

Los peces con aletas radiadas se distinguen por la estructura de sus aletas, que constan de redes de piel sostenidas por espinas óseas. Además, los peces con aletas radiadas tienen esqueletos hechos de hueso, una característica que comparten con los peces de aletas lobuladas y los vertebrados con extremidades que estudiarás más adelante en este capítulo. La piel de los peces con aletas radiadas está cubierta con escamas entrelazadas que les brindan protección y flexibilidad al mismo tiempo. La mayoría de los peces con aletas radiadas tienen vejiga natatoria, una especie de globo interno que les permite flotar sin esfuerzo a cualquier nivel en el agua. La vejiga natatoria evolucionó a partir de los pulmones, que estuvieron presentes (junto con las branquias) en los ancestros de los modernos peces con aletas radiadas.

Los peces con aletas radiadas incluyen no sólo un gran número de especies, sino también una enorme variedad de formas y estilos de vida diferentes (FIG. 25-8). Éstos varían desde las anguilas con forma de serpiente, hasta los lenguados planos; desde los ejemplares lentos que se alimentan en el fondo del mar hasta los veloces depredadores de forma aerodinámica; desde los brillantemente coloridos habitantes de los arrecifes, hasta los

▼ **FIGURA 25-8 Diversidad de los peces con aletas radiadas** Los peces con aletas radiadas han colonizado casi todo hábitat acuático. **(a)** Esta hembra de pejesapo de aguas profundas atrae presas con un señuelo viviente que se extiende justo sobre su boca. El pez es de un blanco fantasmal; a una profundidad de 1800 metros, donde viven los pejesapos, la luz no penetra y por tanto los colores no son necesarios. Los machos de pejesapo de aguas profundas son extremadamente pequeños y permanecen siempre adheridos a la hembra, a su disposición para fecundar sus huevecillos. Se observan dos machos parásitos adheridos a esta hembra. **(b)** Esta morena verde tropical vive en las grietas de las rocas. El pequeño pez (un gobi rayado limpiador) en su mandíbula inferior devora los parásitos que se aferran a la piel de la morena. **(c)** Un caballito de mar puede anclarse con su cola prensil (adaptada para sujetar) mientras se alimenta con pequeños crustáceos.

PENSAMIENTO CRÍTICO En relación con la regulación del agua (mantener la cantidad adecuada de agua en el cuerpo), ¿cómo difiere el desafío que enfrenta un pez de agua dulce del que enfrenta un pez de agua salada?



(a) Pejesapo



(b) Morena



(c) Caballito de mar

transparentes y luminiscentes habitantes de las profundidades marinas; desde los masivos peces luna de 1350 kg, hasta los diminutos peces infante que pesan alrededor de un miligramo.

Los peces con aletas radiadas son una fuente de alimento muy importante para los seres humanos. Sin embargo, por desgracia, el apetito de la creciente población humana por estos peces, combinado con los cada vez más efectivos métodos de alta tecnología para su localización y captura, han tenido un efecto devastador sobre sus poblaciones. Las poblaciones de casi todas las especies de peces con aletas radiadas económicamente importantes han disminuido de manera drástica. Si continúa la pesca excesiva, es probable que colapse las existencias de estos peces.

Los celacantos y los peces pulmonados tienen aletas lobuladas

Aunque casi todos los peces con esqueleto óseo pertenecen al grupo de los que tienen aletas radiadas, algunos peces óseos son celacantos (Actinistia) o peces pulmonados (Dipnoi). Los celacantos se describen en el estudio de caso de este capítulo. Las seis especies de peces pulmonados se encuentran en hábitats de agua dulce en África, América del Sur y Australia (**FIG. 25-9**). Los peces pulmonados tienen tanto branquias como pulmones. Tienden a vivir en aguas estancadas que pueden tener escasez de oxígeno, y sus pulmones les permiten complementar su suministro de oxígeno al respirar aire. Los peces pulmonados de varias especies pueden sobrevivir incluso si los estanques donde habitan se secan por completo. Estos peces se entierran en el lodo y se encierran ellos mismos en cámaras con un revestimiento mucoso. Ahí, respiran por medio de sus pulmones y su tasa metabólica declina de manera drástica. Cuando regresan las lluvias y el estanque se reabastece de agua, los peces pulmonados salen de su madriguera y reanudan su forma de vida subacuática.

En ocasiones, a los peces pulmonados y celacantos se les conoce como *peces de aletas carnosas*, porque los miembros de ambos grupos tienen aletas carnosas que contienen huesos con forma de barra rodeada por una gruesa capa de músculo. Este

rasgo es indicador de la ascendencia compartida de los grupos, aunque los dos linajes han estado evolutivamente separados durante cientos de millones de años.

Además de los celacantos y los peces pulmonados, muchos otros linajes de peces con aletas lobuladas surgieron temprano en la historia evolutiva de los peces con mandíbulas. Los miembros de uno de estos otros linajes evolucionaron aletas carnosas modificadas, las cuales, en una emergencia, podían usar como patas, lo que permitía al pez arrastrarse desde un estanque casi seco a otro que tuviera más agua. Este linaje dejó descendientes que sobreviven en la actualidad. Dichos sobrevivientes son los **tetrápodos** (del griego que significa “cuatro pies”), que en lugar de aletas tienen extremidades que pueden sostener su peso sobre tierra. Los tetrápodos también tienen dígitos (dedos en manos o pies) en los extremos de sus patas. Los tetrápodos incluyen anfibios, reptiles y mamíferos.



▲ **FIGURA 25-9 Los peces pulmonados tienen aletas lobuladas** Entre los peces, el grupo más emparentado con los vertebrados terrestres es el de los peces pulmonados.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Historia de un pez

En años recientes, los avances en la tecnología de secuenciación de ADN han aumentado mucho el número de especies cuyos genomas se han secuenciado. En 2013, el celacanto africano se unió a la lista. La comparación de la secuencia del celacanto con la de los peces cartilaginosos reveló que el genoma del celacanto ha cambiado muy lentamente desde que los dos grupos divergieron. Por ende, los genes del celacanto, como los cuerpos de los celacantos, en la actualidad son muy parecidos a como lo eran en el auge del grupo hace 300 millones de años.

Los anfibios tienen una doble vida

Los primeros tetrápodos en invadir la tierra eran anfibios. En la actualidad, las 6500 especies de anfibios (Amphibia) están montadas a horcajadas en la frontera entre la existencia acuática y la terrestre

(FIG. 25-10). Las extremidades de los anfibios muestran diversos grados de adaptación al movimiento sobre tierra, desde las salamandras que se arrastran con el vientre pegado al suelo, hasta los largos saltos de las ranas. Un corazón de tres cámaras (en contraste con el corazón de dos cámaras de los peces) hace circular la sangre con más eficiencia, y los pulmones sustituyen a las branquias en la mayoría de las formas adultas. Sin embargo, los pulmones de los anfibios son algo ineficientes y deben complementarse con la piel, la cual sirve como un órgano respiratorio adicional. Esta función respiratoria requiere que la piel permanezca húmeda, una limitante que restringe enormemente la variedad de hábitats terrestres para los anfibios.

Muchos anfibios también están atados a los hábitats húmedos por su comportamiento de apareamiento, que necesita del agua. Por ejemplo, como en la mayoría de los peces, la fecundación en las ranas y sapos por lo general es externa y tiene lugar en el agua, donde los espermatozoides pueden nadar hacia los óvulos. Los óvulos deben permanecer húmedos, pues su única protección es un recubrimiento gelatinoso que los deja vulnerables



(a) Renacuajo



(b) Rana



(c) Salamandra



(d) Cecilia

▲ **FIGURA 25-10** “Anfibio” significa “doble vida” La doble vida de los anfibios se ilustra con la transición de una rana toro desde (b) un renacuajo larvario totalmente acuático (a). (c) La salamandra roja está restringida a hábitats húmedos en el este de Estados Unidos. (d) Las cecilias o cecílicos son anfibios sin patas, que viven sobre todo en madrigueras.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Qué ventajas obtienen los anfibios a partir de su “doble vida”?

ante la pérdida de agua por evaporación. Las diferentes especies de anfibios mantienen sus óvulos húmedos en distintas formas, pero muchas especies simplemente depositan sus óvulos en el agua. En algunas especies de anfibios, los óvulos fecundados se desarrollan hasta llegar a ser larvas acuáticas como los renacuajos de algunas ranas y sapos. Estas larvas acuáticas experimentan una transformación dramática hacia adultos semiterrestres, una metamorfosis que da a los anfibios su nombre, que en griego significa “doble vida”. Su doble vida y su delgada piel permeable hace a los anfibios en particular vulnerables a la contaminación y a la degradación ambiental, como se describe en el “Guardián de la Tierra: Ranas en peligro”, de la página 458.

Ranas y sapos están adaptados para saltar

Las ranas y los sapos, con 5700 especies, son el grupo más diverso de los anfibios. De adultos se mueven mediante saltos, y sus cuerpos están bien adaptados para este modo de locomoción, con patas traseras que son largas en relación con su tamaño corporal (mucho más largas que sus patas delanteras). Los nombres “rana” y “sapo” no describen grupos evolutivos distintos, más bien se usan de manera informal para distinguir dos combinaciones de características que son comunes entre los miembros de esta rama de los anfibios. En general, las ranas tienen piel húmeda lisa, viven en o cerca del agua, y tienen largas patas traseras adecuadas para saltar; los sapos tienen piel rugosa más seca, viven en tierra y tienen patas traseras más cortas adecuadas para brincar. Muchas ranas y sapos (y otros anfibios) contienen sustancias tóxicas que los hacen desagradables para los depredadores. En algunas especies, como la rana dardo venenosa dorada de América del Sur, el químico protector es en extremo tóxico. La toxina de una sola rana dardo venenosa dorada podría matar a varios seres humanos adultos.

La mayoría de las salamandras tienen cola

La mayoría de las salamandras tienen cuerpo parecido al de las lagartijas: delgado, con cuatro patas de más o menos el mismo tamaño y una larga cola. Sin embargo, algunas salamandras sólo tienen muy pequeñas patas; estas especies pueden tener una apariencia parecida a anguila. La mayoría de las 580 especies de salamandras viven en tierra, con frecuencia en lugares húmedos y protegidos, como debajo de rocas o troncos en el suelo boscoso. Pero los miembros de algunas especies son por completo acuáticos y pasan toda su vida en el agua. Incluso las especies terrestres por lo general se mueven hacia lagos o corrientes para reproducirse. En casi todas las especies de salamandra, los huevos eclosionan en larvas acuáticas que usan branquias externas para respirar. En algunas especies, las larvas no pasan por metamorfosis, y en vez de ello conservan la forma larvaria toda su vida.

Única entre los vertebrados, las salamandras pueden regenerar las extremidades perdidas. Esta capacidad atrajo la atención de investigadores interesados en la medicina regenerativa, que buscan tratamientos que permitan a los cuerpos humanos reparar o regenerar tejidos y órganos dañados. Los investigadores esperan que aprender cómo las

salamandras regeneran sus extremidades conducirá a tratamientos efectivos para los seres humanos.

Los cecílicos no tienen patas y son anfibios de madrigueras

Las cecilias forman un pequeño grupo (175 especies) de anfibios sin patas que viven en regiones tropicales. A primera vista, la apariencia de una cecilia recuerda a la de una lombriz de tierra, aunque la especie más grande, que puede alcanzar 1.5 metros de longitud, puede confundirse con una serpiente. La mayoría de los cecílicos son animales de madriguera que viven bajo tierra, aunque algunas especies son acuáticas. Los ojos de los cecílicos son muy pequeños y con frecuencia están cubiertos con piel. Como resultado, la visión de las cecilias tal vez esté limitada a la detección de la luz.

Los reptiles están adaptados para la vida sobre la tierra

Los reptiles (Reptilia) incluyen lagartos, serpientes, caimanes, cocodrilos, tortugas y aves (FIG. 25-11). Los reptiles evolucionaron a partir de un ancestro anfibio hace alrededor de 250 millones de años.



(a) Caimán



(b) Serpiente



(c) Tortuga

▲ **FIGURA 25-11 Diversidad de los reptiles (distintos a las aves)** (a) La apariencia externa del caimán americano, que habita en las zonas pantanosas del sur de Estados Unidos, es casi idéntica a la de los caimanes fósiles de 150 millones de años de antigüedad. (b) Esta serpiente real de montaña tiene un patrón de color muy semejante al de la venenosa serpiente coralillo, que evitan los potenciales depredadores. Este mimetismo ayuda a la inofensiva serpiente real a eludir a los depredadores. (c) Las tortugas de las islas Galápagos, en Ecuador, pueden vivir más de 100 años.



Ranas en peligro

Durante las últimas tres décadas, los herpetólogos (los biólogos que estudian los reptiles y anfibios) de todo el mundo documentaron un alarmante declive en las poblaciones de anfibios. Miles de especies de ranas, sapos y salamandras disminuyen de manera dramática en número, y muchas se han extinguido.

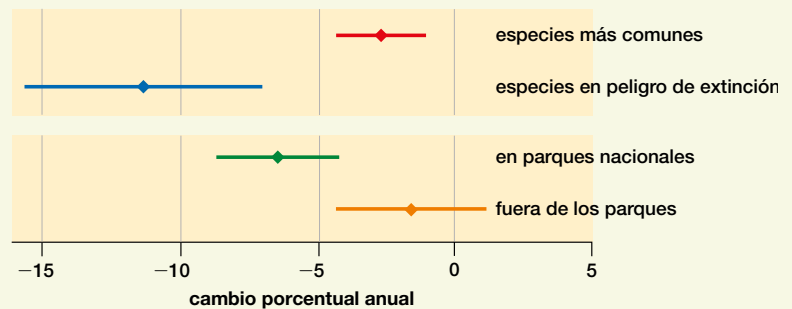
Éste es un fenómeno mundial; se han reportado fuertes descensos en las poblaciones en todas partes del globo. De casi 100 especies conocidas de rana arlequín de Centroamérica y América del Sur, sólo 10 todavía pueden encontrarse. En África del sur, la única población restante de rana fantasma de Rose se ha reducido dramáticamente y la especie ahora está en grave peligro de extinción. El sapo corroboree de Australia alguna vez fue abundante, pero ahora hay menos de 50 de ellos en la naturaleza (**FIG. E25-1**). En Estados Unidos, un estudio reciente mostró que las poblaciones de casi todas las ranas y los sapos se están reduciendo (**FIG. E25-2**). Las especies en peligro de extinción están desapareciendo más rápido, pero también están declinando las especies más comunes. Los declives ocurren incluso en las áreas protegidas, como los parques nacionales.

Las causas de la disminución mundial en la diversidad de anfibios no se conocen por completo, pero investigadores descubrieron que las ranas y los sapos de muchos lugares están sucumbiendo ante una infección por un hongo patógeno. El hongo se ha encontrado en la piel de anfibios muertos y moribundos de cientos de especies diferentes en ubicaciones de todos los continentes (excepto Antártica, que carece de anfibios). La presencia del hongo ha coincidido con la mortandad de ranas y sapos, y la mayoría de los herpetólogos está de acuerdo en que el hongo es el causante de las muertes.

Sin embargo, parece improbable que el hongo por sí solo sea el responsable de la disminución mundial de anfibios. Muchos herpetólogos piensan que la epidemia fúngica no habría surgido



▲ **FIGURA E25-1** Anfibios en peligro El sapo corroboree está desapareciendo con rapidez en su nativa Australia.



▲ **FIGURA E25-2** Reducción de poblaciones Esta gráfica muestra estimaciones del cambio porcentual anual en poblaciones de anfibios en Estados Unidos entre 2001 y 2011, con base en conteos repetidos en muchas ubicaciones a lo largo del país. La parte superior de la gráfica compara las especies en peligro de extinción con las especies más comunes, y la parte inferior compara las poblaciones en los parques nacionales con las poblaciones fuera de los parques. Las líneas horizontales que pasan a través de cada punto de datos muestra el margen de error para las tasas de cambio estimadas.

si ranas y sapos no hubieran estado debilitados previamente por otros estresores. ¿Cuáles son las otras posibles causas de estrés? Todas las causas más probables surgen de la modificación humana de la biosfera, la parte de la Tierra que sostiene la vida.

La destrucción de los hábitats, en especial el drenado de los humedales, que son idóneos para la vida de los anfibios, es una de las principales causas de la disminución. Los anfibios también son vulnerables a las sustancias tóxicas en el ambiente, porque sus cuerpos sólo están protegidos por una delgada piel permeable que los contaminantes pueden penetrar con facilidad. Por ejemplo, los investigadores descubrieron que las ranas expuestas a cantidades traza de atrazina, un herbicida de uso extendido que se escurre desde los campos agrícolas hacia las corrientes y lagos, y se encuentra casi en todos los cuerpos de agua dulce de Estados Unidos, sufrieron severos daños en sus tejidos reproductores.

Muchos científicos creen que los problemas de los anfibios son indicio de un deterioro general de la capacidad de la Tierra para sustentar la vida. De acuerdo con esta línea de razonamiento, los anfibios enormemente sensibles ofrecen una advertencia temprana de la degradación ambiental que con el tiempo también afectará a los organismos más resistentes.

PENSAMIENTO CRÍTICO Considera la gráfica que se muestra en la figura E25-2. Imagina que la población de una especie particular en peligro de extinción declina a la misma tasa cada año, y que la tasa de declive es igual a la tasa promedio estimada para las especies en peligro de extinción. Si la población inicial de esta especie incluye mil individuos, ¿cuál sería su población 10 años después? Dibuja una gráfica que muestre cómo cambió la población de la especie durante 10 años, y luego extiende la gráfica para mostrar su población proyectada después de 50 años. ¿Qué suposiciones subyacen a tu proyección?



▲ **FIGURA 25-12 El huevo amniótico** Un cocodrilo lucha por liberarse de su huevo. El huevo amniótico encapsula al embrión en desarrollo en una membrana llena con fluido (el amnios), lo que garantiza que el desarrollo ocurre en un medio acuoso, incluso si el huevo está lejos del agua.

Los reptiles tienen escamas y huevos con cascarón

La mayoría de los reptiles viven en tierra. Algunas adaptaciones hicieron posible la vida sobre tierra de los reptiles, de las cuales tres son en especial notables: (1) los reptiles evolucionaron una piel dura y escamosa que reduce la pérdida de agua y protege el cuerpo. (2) Los reptiles evolucionaron fecundación interna, en la cual el macho deposita espermatozoides dentro del cuerpo de la hembra, con lo que se elimina la necesidad de reproducirse en el agua. (3) Los reptiles evolucionaron un **huevo amniótico** con cascarón. El cascarón evita que el huevo se seque en tierra, y una membrana interna, el **amnios**, encierra al embrión en el ambiente acuoso que requiere todo animal en desarrollo (**FIG. 25-12**).

Además de estas características, los reptiles tienen pulmones más eficientes que los anfibios y no usan su piel como órgano respiratorio. El sistema circulatorio de los reptiles incluye corazones de tres o (en aves, caimanes y cocodrilos) cuatro cámaras que segregan sangre oxigenada y desoxigenada de un modo más eficiente que los corazones anfibios.

Lagartos y serpientes comparten una herencia evolutiva común

Los lagartos y las serpientes, en conjunto, forman un linaje distinto que contiene alrededor de 9400 especies. El ancestro común de serpientes y lagartos tenía extremidades, las cuales subsisten en la mayoría de los lagartos, pero que se perdieron en las serpientes. El ancestro con extremidades de las serpientes se revela por los remanentes de huesos de extremidades traseras que se encuentran en algunas especies de serpientes.

La mayoría de los lagartos son depredadores pequeños que comen insectos u otros invertebrados pequeños, pero algunas especies son bastante grandes. El dragón de Komodo, por ejemplo, puede llegar a medir tres metros de longitud y pesar más de 90 kilogramos. Este lagarto gigante vive en Indonesia y tiene poderosas mandíbulas y dientes de 2.5 centímetros que le permiten atacar animales grandes, incluidos ciervos, cabras y cerdos. Sin embargo, el dragón de Komodo no depende sólo de sus dientes para matar a su presa. También produce un poderoso veneno que

fluye desde una glándula en su mandíbula hasta la herida de una víctima a la que muerde. Si un animal mordido por un dragón de Komodo no muere de inmediato, el veneno se asegura de que morirá muy pronto después del ataque. El dragón espera con paciencia a que muera la presa herida y envenenada.

La mayoría de las serpientes son activos depredadores carnívoros y tienen varias adaptaciones que les ayudan a conseguir el alimento. Por ejemplo, muchas serpientes tienen órganos sensoriales especiales que les ayudan a seguir la presa al detectar las pequeñas diferencias de temperatura entre el cuerpo de la presa y sus alrededores. Algunas especies de serpientes inmovilizan a la presa con veneno que inyectan a través de sus colmillos huecos. Las serpientes también tienen una articulación mandibular distintiva que les permite distender las mandíbulas para que la serpiente pueda engullir presas incluso más grandes que su cabeza. Las costillas de una serpiente no están unidas a un esternón (del que carecen las serpientes), de modo que las costillas se empujan hacia afuera con facilidad para permitir el paso de una presa grande por el cuerpo. Después de una de sus infrecuentes pero grandes comidas, el cuerpo de una serpiente se ajusta para digerir el alimento. Corazón, hígado, riñones e intestino de la serpiente crecen con rapidez, y casi duplican su tamaño, mientras que su tasa metabólica aumenta de manera dramática, como si fuera un caballo de carreras en lugar de un individuo sin movimiento. Cuando la digestión está completa, los órganos y el metabolismo de la serpiente regresan a su estado previo a la comida.

Caimanes y cocodrilos están adaptados para la vida en el agua

Los crocodílidos, como se conocen en conjunto las 25 especies de caimanes y cocodrilos, se encuentran en aguas costeras y de tierra adentro de las regiones más calientes de la Tierra. Están bien adaptados a un estilo de vida acuático, con ojos y fosas nasales ubicados sobre la cabeza de modo que pueden permanecer sumergidos durante mucho tiempo mientras la porción más alta de la cabeza sobresale de la superficie del agua. Los crocodílidos tienen fuertes mandíbulas y dientes cónicos que utilizan para triturar y matar peces, aves, mamíferos, tortugas y anfibios con los que se alimentan.

El cuidado paternal está extendido en los crocodílidos, que entierran sus huevos en nidos de lodo. Los progenitores vigilan el nido hasta que las crías rompen el cascarón, y luego transportan en sus bocas a los juveniles recién nacidos, para llevarlos a un lugar seguro dentro del agua. Los crocodílidos juveniles pueden permanecer con la madre durante varios años.

Las tortugas tienen caparazones protectores

Las 325 especies de tortugas ocupan una diversidad de hábitats, incluidos desiertos, arroyos y estanques, y el océano. Esta variedad de hábitats ha impulsado una diversidad de adaptaciones, pero todas las tortugas están protegidas por un caparazón duro con forma de caja que está fusionado con las vértebras, costillas y clavículas. Las tortugas no tienen dientes, pero en su lugar evolucionaron un pico córneo. Este pico lo utilizan para comer varios alimentos; algunas tortugas son carnívoras, otras son herbívoras y otras más, carroñeras. La tortuga más grande, la tortuga laúd, es un habitante de los océanos que puede crecer hasta más de dos metros de longitud y se alimenta sobre todo de medusas. Las tortugas laúd y otras tortugas marinas deben regresar a tierra firme para desovar y a menudo realizan migraciones extraordinariamente largas para llegar a las playas donde entierran sus huevos.



(a) Colibrí



(b) Tucán



(c) Avestruz

▲ **FIGURA 25-13 Diversidad de las aves** (a) El delicado colibrí bate sus alas alrededor de 60 veces por segundo y pesa unos cuatro gramos. (b) Los tucanes son frugívoros que habitan los bosques de América central y del sur. (c) El avestruz, la más grande de todas las aves, pesa más de 135 kilogramos; sus huevos pesan más de 1.5 kilogramos.

PENSAMIENTO CRÍTICO Aunque el ancestro de todas las aves podía volar, algunas especies de aves, como el avestruz, no pueden volar. ¿Por qué supones que la incapacidad de volar evolucionó de forma repetida entre las aves?

Las aves son reptiles emplumados

Un grupo muy característico de reptiles es el de las aves (**FIG. 25-13**). Aunque las 10300 especies de aves se han clasificado como un grupo separado de los reptiles, los biólogos han demostrado que las aves en realidad son un subconjunto de los reptiles (consulta el Capítulo 19 para una explicación más completa). Las primeras aves aparecieron en el registro fósil hace alrededor de 150 millones de años. Las aves modernas se diferencian de otros reptiles por las plumas, que en esencia son una versión muy especializada de las escamas de los reptiles. Las aves conservan escamas en sus patas, evidencia de la ascendencia que comparten con el resto de los reptiles.

La anatomía y fisiología de las aves están dominadas por adaptaciones que les permiten volar. En particular, las aves son muy ligeras para su tamaño. Sus huesos ligeros reducen el peso del esqueleto del ave, y muchos huesos presentes en otros reptiles se perdieron en el curso de la evolución. Los órganos reproductores de las aves se reducen de manera considerable durante los periodos cuando no hay apareamiento, y las aves hembras tienen un solo ovario, con lo cual su peso es aún menor. Las plumas sirven como extensiones ligeras de las alas y la cola, lo que proporciona la sustentación y el control requeridos para volar; las plumas también brindan al cuerpo una protección ligera y aislamiento térmico.

Las aves también pueden mantener temperaturas corporales tan altas para permitir que sus músculos y procesos metabólicos trabajen con máxima eficiencia, sin importar la temperatura del ambiente exterior. Esta capacidad fisiológica para mantener la temperatura interna, que por lo regular es más alta que la del ambiente circundante, es característica tanto de aves como de mamíferos, que en consecuencia a veces se les describe como de sangre caliente o endotérmicos. En contraste, la temperatura corporal de los animales ectotérmicos (de sangre fría; invertebrados, peces, anfibios y reptiles distintos a las aves) varía con la temperatura de su entorno.

Los animales endotérmicos como las aves tienen una tasa metabólica alta, la cual requiere una oxigenación eficiente de los tejidos. Por tanto, las aves poseen adaptaciones circulatorias y respiratorias que ayudan a satisfacer la necesidad de eficiencia. El corazón de las

aves tiene cuatro cámaras, lo que evita la mezcla de sangre oxigenada con la desoxigenada. El sistema respiratorio de las aves se complementa con sacos de aire que aportan una dotación continua de aire oxigenado a los pulmones, aun cuando el ave exhale.

Los mamíferos proporcionan leche a su descendencia

Una rama del árbol evolutivo de los tetrápodos dio origen a un grupo que evolucionó pelo y divergió para formar a los mamíferos (Mammalia). Los mamíferos se llaman así por las **glándulas mamarias** que producen leche, y que usan todas las hembras mamífero para alimentar a sus crías. Los mamíferos aparecieron por primera vez hace alrededor de 250 millones de años, pero no se diversificaron ni fueron prominentes sino hasta después de que se extinguieron los dinosaurios, hace cerca de 66 millones de años. En la mayoría de los mamíferos, el pelaje protege y aísla al cuerpo caliente. Al igual que las aves y los crocodílidos, los mamíferos tienen un corazón de cuatro cámaras que aumenta la cantidad de oxígeno que llega a los tejidos. Las 4900 especies de mamíferos incluyen tres linajes principales: monotremas, marsupiales y mamíferos placentarios.

Los monotremas son mamíferos que ponen huevos

A diferencia de otros mamíferos, los **monotremas** ponen huevos en lugar de dar a luz crías vivas. Este grupo incluye sólo cinco especies: el ornitorrinco y cuatro especies de animales con púas que se alimentan de hormigas, conocidos también como equidnas (**FIG. 25-14**). Los monotremas sólo se encuentran en Nueva Guinea (las cuatro especies de equidnas) y Australia (el ornitorrinco y una especie de equidna).

Los equidnas son terrestres y se alimentan de insectos o lombrices de tierra que encuentran al escarbar la tierra. Los ornitorrincos buscan alimento en el agua y se sumergen bajo la superficie para atrapar pequeños vertebrados e invertebrados. El cuerpo del ornitorrinco está bien adaptado a este estilo de vida



(a) Ornitorrinco



(b) Hormiguero espinoso

▲ **FIGURA 25-14 Monotremas** (a) Los monotremas, como este ornitorrinco, ponen huevos coriáceos (con aspecto de cuero) parecidos a los de los reptiles. Los ornitorrincos viven en madrigueras que excavan a orillas de ríos, lagos o arroyos. (b) Las extremidades cortas y gruesas garras de los hormigueros espinosos (también conocidos como equidnas) les ayudan a desenterrar insectos y lombrices de tierra para comer. Las duras espinas que cubren el cuerpo de un hormiguero espinoso son pelaje modificado.

acuático, con una forma hidrodinámica, patas membranosas, una cola ancha y un hocico carnoso.

Los huevos de los monotremas tienen cascarón coriáceo (con aspecto parecido al del cuero) y la madre los incuba de 10 a 12 días. Los equidnas tienen una bolsa especial para incubar los huevos, pero una hembra ornitorrinco incuba sus huevos sosteniéndolos entre su cola y su abdomen. Los monotremas recién nacidos son pequeños e indefensos y se alimentan de la leche que secreta la madre. Sin embargo, los monotremas carecen de pezones. La leche que producen las glándulas mamarias escurre por los conductos del abdomen de la madre y moja el pelo alrededor de los ductos. Entonces las crías lamen la leche del pelo.

La diversidad de los marsupiales alcanza su punto máximo en Australia

En todos los mamíferos, excepto en los monotremas, los embriones se desarrollan en el útero, un órgano muscular que está en el aparato reproductor de la hembra. El revestimiento del útero se combina con membranas derivadas del embrión para formar la **placenta**, una estructura que permite el intercambio de gases, nutrientes y desechos entre los sistemas circulatorios de la madre y del embrión.

En los **marsupiales** (FIG. 25-15), el embrión se desarrolla en el útero sólo durante un breve periodo. Las crías de los marsupiales nacen en una etapa muy inmadura de desarrollo. Inmediatamente después del nacimiento, reptan hacia un pezón, lo sujetan con



(a) Wallaby



(b) Wombat



(c) Demonio de Tasmania

▲ **FIGURA 25-15 Marsupiales** (a) Los marsupiales, como el wallaby, dan a luz a crías extremadamente inmaduras que se desarrollan dentro de la bolsa protectora de la madre. (b) El wombat es un marsupial que vive en madriguera, cuya bolsa se abre hacia la parte posterior del cuerpo para evitar que entre el polvo y los desechos al cavar el túnel de su madriguera. Uno de los depredadores del wombat es (c) el demonio de Tasmania.

firmeza y se nutren con la leche para completar su desarrollo. En la mayoría de las especies de marsupiales, pero no en todas, este desarrollo postnatal tiene lugar dentro de una bolsa protectora.

La mayoría de las 330 especies de marsupiales se encuentran en Australia, donde marsupiales como los canguros han llegado a verse como el emblema de esta isla continente. Los canguros son los marsupiales más grandes y llamativos de Australia; la especie más grande, el canguro rojo, puede alcanzar una altura de casi dos metros y puede dar saltos de nueve metros cuando se desplaza con máxima rapidez. Aunque los canguros son quizá los marsupiales más familiares, el grupo abarca especies con varios tamaños, formas y estilos de vida, incluidos koalas, wombats y el demonio de Tasmania. Sólo una especie de marsupial, la zari-güeyna de Virginia, es nativa de América del Norte.

El demonio de Tasmania, un depredador carnívoro del tamaño de un perro pequeño, está entre las especies marsupiales en riesgo de extinción. Las poblaciones de demonio de Tasmania fueron diezadas por la cacería hasta que la especie fue protegida por la ley y comenzó a recuperarse en la década de 1940. Sin embargo, en la actualidad, la recuperación está amenazada por una nueva forma de cáncer que apareció de manera súbita alrededor de 1996. A diferencia de la mayoría de los cánceres, el que aflige a los demonios de Tasmania es transmisible: se difunde de animal a animal. Los tumores crecen en el rostro de los animales afectados.

Con frecuencia, los demonios de Tasmania se muerden mutuamente en el rostro durante combates o el sexo, de modo que las células tumorales pueden entrar en una herida de mordedura. Los tumores faciales resultantes por lo general matan a los animales infectados en cuestión de pocos meses. Los investigadores estiman que la población de demonios de Tasmania disminuyó entre 60 y 80% desde que comenzó la epidemia de cáncer.

Los mamíferos placentarios habitan en tierra, aire y mar

La mayoría de las especies de mamíferos son **placentarios** (FIG. 25-16), y se llaman así porque su placenta es mucho más compleja que la de los marsupiales. Comparados con los marsupiales, los mamíferos placentarios conservan a sus crías en el útero durante periodos mucho más largos, de manera que las crías están más desarrolladas al momento de nacer.

Los grupos más grandes de mamíferos placentarios, en términos de número de especies, son los roedores y los murciélagos. Los roedores representan casi 40% de todas las especies de mamíferos. La mayoría de las especies de roedores son ratas o ratones, pero el grupo también incluye ardillas, hámsteres, cobayas, puercos espín, castores, marmotas, ardillas listadas y ratones de campo. El roedor más grande, el capibara, se encuentra en América del Sur y puede pesar hasta 50 kilogramos.

Cerca de 20% de las especies de mamíferos son murciélagos, los únicos mamíferos que evolucionaron alas y capacidad para



(a) Capibara



(b) Murciélago



(c) Ballena



(d) Guepardo



(e) Orangután

◀ **FIGURA 25-16 Diversidad de los mamíferos placentarios** (a) El capibara sudamericano es el roedor más grande del mundo. Tiene una alzada de 60 cm y puede pesar más de 45 kg. (b) Un murciélago, el único mamífero capaz de volar, navega durante la noche usando un tipo de sonar. Grandes orejas ayudan al animal a percibir los ecos de sus agudos chillidos que rebotan en los objetos cercanos. (c) Una ballena jorobada puede migrar más de 24 000 km cada año. (d) Los mamíferos deben su nombre a las glándulas mamarias con las que las hembras alimentan a sus crías, como esta madre guepardo. (e) Los orangutanes son simios gentiles e inteligentes que habitan los bosques pantanosos de áreas limitadas de los trópicos, pero están en peligro de extinción debido a la caza y a la destrucción de su hábitat.

volar. Los murciélagos son nocturnos y pasan las horas de luz diurna descansando en cuevas, hendiduras de rocas o árboles. La mayoría de las especies de murciélagos evolucionaron adaptaciones para alimentarse de un tipo de alimento en particular. Algunos murciélagos comen frutas; otros se alimentan con el néctar de las flores que se abren durante la noche. La mayoría de los murciélagos son depredadores, incluidas las especies que cazan ranas, peces e incluso otros murciélagos. Algunas especies (los vampiros) subsisten por completo de la sangre que chupan de incisiones que hacen en la piel de los mamíferos o aves cuando están dormidos. Sin embargo, la mayoría de los murciélagos depredadores se alimentan de insectos voladores, a los que detectan mediante ecolocalización. En la ecolocalización, el murciélago emite pulsos cortos de sonido con alta frecuencia (demasiado agudas para el oído humano). Los sonidos rebotan en los objetos que hay en el ambiente circundante y producen eco, que el murciélago escucha y utiliza para identificar y localizar a sus presas.

Aunque la mayoría de las especies de mamíferos placentarios son roedores o murciélagos, los otros mamíferos placentarios son

diversos en forma e incluyen muchas especies que se aproximan a la imaginación humana. Por ejemplo, muchas personas están fascinadas por el comportamiento social a veces parecido al del ser humano de los parientes más cercanos, los chimpancés, gorilas y otros grandes simios. Algunas personas están sorprendidas por la gracia y el poder de los grandes carnívoros, como leones, guepardos, tigres y lobos. Y otras están fascinadas por las 70 especies de ballenas, mamíferos placentarios que evolucionaron a partir de ancestros terrestres y recolonizaron el océano. La especie más grande de ballenas, la ballena azul, puede crecer a más de 30 metros, y es el animal conocido más grande que ha existido en la historia de la Tierra.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir las principales características de lampreas, peces cartilaginosos, peces con aletas radiadas, celacantos, peces pulmonados, anfibios, reptiles y mamíferos?
- mencionar y describir los principales subgrupos incluidos dentro de cada uno de estos grupos?

ESTUDIO DE CASO / OTRO VISTAZO

Historia de un pez

Después del descubrimiento del celacanto por parte de Marjorie Courtenay-Latimer, J.L.B. Smith se dedicó a buscar más especímenes de celacanto en las aguas de Sudáfrica. No encontró ninguno sino hasta 1952, cuando unos pescadores de las islas Comoro, al leer los volantes que ofrecían una recompensa por un celacanto, se pusieron en contacto con Smith para darle la noticia de que tenían un ejemplar en su posesión. Smith voló de inmediato a las Comoro, y se dice que lloró de alegría cuando tomó entre sus manos el ejemplar de celacanto de 40 kilogramos que lo esperaba.

Desde el viaje de Smith, los pescadores han atrapado cerca de 200 celacantos, en su mayoría en aguas de las islas Comoro, pero también alrededor del cercano Madagascar y frente a las costas de Mozambique y Sudáfrica. Los científicos pensaban que el hábitat de este pez estaba restringido a una zona relativamente pequeña del Océano Índico occidental, y fue una verdadera sorpresa cuando algunos especímenes se descubrieron en Indonesia, a unos 9600

kilómetros de distancia. Las pruebas de ADN mostraron que estos celacantos indonesios eran miembros de una segunda especie.

Las poblaciones conocidas de celacantos son pequeñas y constan de unos cuantos cientos de individuos, y parecen estar en declive. Parte de este declive se debe a la pesca, aunque los celacantos se capturan básicamente por accidente, cuando los pescadores buscan especies de mayor aceptación comercial. Los esfuerzos de conservación desplegados en Sudáfrica y en las Comoro se enfocan sobre todo en la introducción de métodos de pesca que reduzcan las probabilidades de capturar celacantos por accidente.

CONSIDERA ESTO ¿Vale la pena gastar dinero para intentar proteger a los celacantos de su muerte accidental por parte de los pescadores, o esos recursos escasos deben dedicarse a preservar especies y hábitats con más importancia ecológica?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

25.1 ¿Cuáles son las principales características de los cordados?

En alguna etapa de su desarrollo, todos los cordados poseen un notocordio, un cordón nervioso dorsal hueco, hendiduras branquiales faríngeas y una cola post-anal.

25.2 ¿Cuáles animales son cordados?

Los cordados incluyen tres grupos taxonómicos: tunicados, anfioxos y craneados. Los tunicados son invertebrados que se alimentan mediante filtración e incluyen las ascidias sésiles y las salpas móviles. Los anfioxos son invertebrados que se alimentan mediante filtración y viven

parcialmente enterrados en lechos marinos arenosos. Los craneados incluyen a todos los animales con cráneo: los mixinos (craneados sin mandíbula, parecidos a anguilas, que carecen de columna vertebral) y los vertebrados.

25.3 ¿Cuáles son los principales grupos de vertebrados?

Las lampreas son vertebrados sin mandíbulas; las especies de lampreas más conocidas son parásitos de los peces. Los peces cartilaginosos tienen esqueletos hechos por completo de cartílago y cuerpos protegidos por piel coriácea. Respiran con branquias y se reproducen usando fecundación interna. Los peces con aletas radiadas tienen esqueletos óseos y aletas que constan de redes de piel sostenida por espinas óseas. Su piel está protegida por escamas entrelazadas y respiran con branquias.

Los celacantos y peces pulmonados se conocen de manera colectiva como peces lobulados debido a sus aletas carnosas que contienen hueso. Los celacantos respiran con branquias; los peces pulmonados

tienen tanto branquias como pulmones y pueden sobrevivir fuera del agua durante la temporada seca.

La mayoría de los anfibios tienen pulmones simples para respirar aire. La mayoría están confinados a hábitats terrestres relativamente húmedos debido a su necesidad de mantener húmeda su piel para respirar, a su necesidad de agua para facilitar la fecundación externa y a larvas acuáticas.

Los reptiles (con sus pulmones bien desarrollados, piel seca cubierta con escamas relativamente impermeables, fecundación interna, y huevos amnióticos con su propia dotación de agua) están bien adaptados a los hábitats terrestres más secos. Un grupo de reptiles, las aves, tiene adaptaciones adicionales, como una temperatura corporal elevada, que permite a los músculos responder con rapidez sin importar la temperatura ambiental. El cuerpo de las aves está adaptado para volar, con plumas, huesos ligeros, sistemas circulatorio y respiratorio eficientes.

Los mamíferos tienen pelaje aislante y nutren a sus crías con leche. Excepto por los mamíferos monotremas, dan a luz a crías vivas.

Términos clave

amnios 459	huevo
cola post-anal 450	amniótico 459
columna vertebral 452	marsupial 461
cordón nervioso 450	monotrema 460
craneado 451	notocordio 450
glándula mamaria 460	placenta 461
hendidura branquial	placentario 462
faríngea 450	vertebrado 452

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- Los dos grupos de mamíferos con el mayor número de especies son
 - marsupiales y monotremas.
 - carnívoros y ballenas.
 - murciélagos y roedores.
 - simios y lampreas.
- Más de la mitad de todas las especies de vertebrados son
 - mamíferos.
 - peces con aletas radiadas.
 - anfibios.
 - peces cartilaginosos.
- ¿Cuál de las siguientes *no* es una característica común a todos los cordados?
 - un notocordio
 - un cordón nervioso dorsal hueco
 - hendiduras branquiales faríngeas
 - una columna vertebral
- Las ranas y los sapos adultos obtienen oxígeno a través de
 - sólo branquias.
 - branquias y pulmones.
 - pulmones y piel.
 - sólo pulmones.
- Los mixinos
 - son depredadores de peces vivos.
 - se alimentan de gusanos y peces muertos y moribundos.
 - se alimentan con algas unidas a las rocas.
 - se alimentan por filtración.

Llena los espacios

- En los cordados, el cordón nervioso es _____ y corre a lo largo del lado _____ del cuerpo. Durante al menos una etapa de la vida de un cordado, tiene una cola que se extiende más allá de su _____ y su cuerpo se vuelve rígido mediante una _____ que corre a lo largo de su longitud.
- Los animales que son cordados mas no vertebrados incluyen _____ y _____. Los craneados son animales que tienen _____. Los animales que son craneados mas no vertebrados incluyen _____.
- Tanto branquias como pulmones están presentes en los _____ adultos. Tiburones y rayas tienen esqueletos internos formados por _____. El grupo vertebrado con mayor número de especies es el de _____. Las lampreas tienen dientes pero carecen de _____.
- Entre los grupos de tetrápodos, el pelo se encuentra en _____; la piel es un órgano respiratorio en _____; los huevos amnióticos con cascarón se encuentran en _____; las larvas acuáticas con branquias se encuentran en _____.
- Los únicos mamíferos que ponen huevos son _____. Los únicos vertebrados que regeneran las extremidades perdidas son _____. Los únicos mamíferos con capacidad para volar son _____.

Preguntas de repaso

- Describe de manera breve cada una de las siguientes adaptaciones y explica la importancia adaptativa de cada una: columna vertebral, mandíbulas, extremidades, huevo amniótico, plumas, placenta.
- Elabora una lista con los grupos de vertebrados que tengan cada uno de los siguientes.
 - esqueleto de cartilago
 - corazón con dos cámaras
 - huevo amniótico
 - endotermia
 - corazón con cuatro cámaras
 - placenta
 - pulmones complementados con sacos de aire
- Menciona cuatro características distintivas de los cordados.
- Describe las maneras en que los anfibios están adaptados a la vida terrestre. ¿En qué formas los anfibios todavía están restringidos a un ambiente acuoso o húmedo?
- Menciona las adaptaciones que diferencian a los reptiles de los anfibios y que ayudan a los reptiles a adaptarse a la vida en ambientes terrestres secos.
- Menciona las adaptaciones de las aves que contribuyen a su capacidad para volar.
- ¿En qué difieren los mamíferos de las aves y qué adaptaciones comparten?

Aplicación de conceptos

- ¿Los mixinos son vertebrados o invertebrados? ¿En qué características basaste tu respuesta? ¿Es importante poder colocarlos en una categoría u otra? ¿Por qué?
- ¿La disminución de las poblaciones de anfibios debe preocupar a los seres humanos? ¿Por qué es importante comprender las causas de este declive?



UNIDAD 4

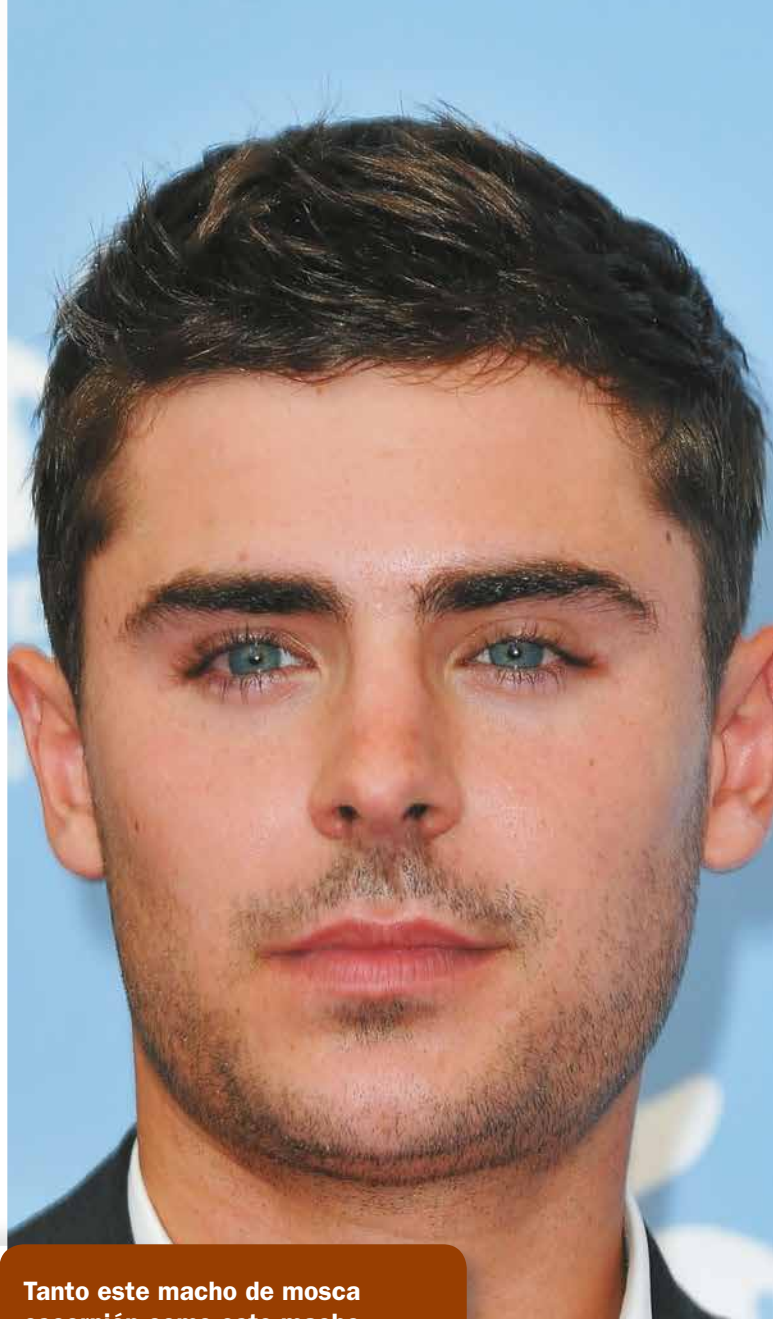
Comportamiento y ecología

Los observadores humanos quedan cautivados por los brillantes colores y etérea belleza de los arrecifes de coral, que están entre los ecosistemas más diversos, productivos y frágiles de la Tierra.

"Cuando intentamos seleccionar algo por sí solo, descubrimos que está enganchado con todo lo demás en el universo." — JOHN MUIR, en My First Summer in the Sierra (1911)

26

COMPORTAMIENTO ANIMAL



ESTUDIO DE CASO

Sexo y simetría

¿QUÉ HACE SEXY A UN HOMBRE? De acuerdo con un creciente cuerpo de investigación, es su simetría. La preferencia sexual de las hembras por los machos simétricos se documentó primero en insectos. Por ejemplo, el biólogo Randy Thornhill descubrió que la simetría predice con precisión el éxito reproductivo de los machos de las moscas escorpión japonesas (véase fotografía inserta). En los experimentos y observaciones de Thornhill, los machos más exitosos fueron aquellos cuyas alas izquierda y derecha eran iguales o casi iguales en longitud. Los machos con un ala más larga que la otra tenían menos probabilidad de copular; mientras mayor era la diferencia entre las dos alas, menor era la probabilidad de éxito de apareamiento.

El trabajo de Thornhill con moscas escorpión lo llevó a preguntarse si los efectos de la simetría de los machos también se extendían a los seres humanos. Para poner a prueba la hipótesis de que las hembras humanas encuentran más atractivos a los machos simétricos, Thornhill y sus colegas comenzaron por medir la simetría en algunos machos adultos jóvenes. Cada grado de simetría del hombre se valoraba por mediciones de la longitud de sus orejas y el ancho de su pie, tobillo, mano, muñeca, codo y oreja. A partir de estas mediciones, los investigadores derivaron un índice que resumía

Tanto este macho de mosca escorpión como este macho humano son excepcionalmente atractivos para las hembras de su especie. El secreto de su sex appeal puede ser que ambos tienen cuerpos enormemente simétricos.



el grado en el que el tamaño de estas características difería entre los lados derecho e izquierdo del cuerpo.

Los investigadores se reunieron después en un panel de observadores hembras heterosexuales que no estaban al tanto de la naturaleza del estudio y les mostraron fotografías de los rostros de los machos medidos. Como predijo la hipótesis de los investigadores, los hombres considerados por el panel como los más atractivos también eran los más simétricos. Al parecer, el atractivo de un hombre para las mujeres se correlaciona con su simetría corporal.

¿Por qué las hembras preferirían machos simétricos? Considera esta pregunta mientras lees acerca del comportamiento animal.

DE UN VISTAZO

- | | | |
|--|--|---|
| 26.1 ¿Cómo surge el comportamiento? | 26.4 ¿Cómo se comunican los animales? | 26.7 ¿Qué tipos de sociedades forman los animales? |
| 26.2 ¿Cómo los animales compiten por recursos? | 26.5 ¿Qué comunican los animales? | 26.8 ¿La biología puede explicar el comportamiento humano? |
| 26.3 ¿Cómo se comportan los animales cuando se aparean? | 26.6 ¿Por qué juegan los animales? | |

26.1 ¿CÓMO SURGE EL COMPORTAMIENTO?

Comportamiento es cualquier actividad observable de un animal viviente. Por ejemplo, una polilla vuela hacia una luz brillante, una abeja vuela hacia una taza de agua azucarada y una mosca doméstica vuela hacia un trozo de carne en putrefacción. Los azulejos cantan, los lobos aúllan y las ranas croan. Las cabras montañas golpean sus cabezas en combates rituales; los chimpancés se acicalan uno a otro; las hormigas atacan una termita que se aproxima a un hormiguero. Los seres humanos bailan, practican deportes y declaran guerras. Incluso el observador más casual encuentra muchos ejemplos fascinantes de comportamiento animal cada día.

El comportamiento de un animal está influido por sus genes y por su ambiente. Todo el comportamiento se desarrolla a partir de una interacción entre los dos.

Los genes influyen al comportamiento

Muchas líneas de evidencia indican que la variación en el comportamiento está influenciada por variación en los genes. La evi-

dencia incluye observación de comportamientos innatos, experimentos comportamentales y análisis genético.

Los comportamientos innatos pueden realizarse sin experiencia previa

Un indicio de que los genes influyen en el desarrollo del comportamiento proviene de comportamientos que realizan los animales recién nacidos y que por tanto parecen ser heredados. Tales comportamientos **innatos** ocurren en forma razonablemente completa la primera vez que un animal encuentra un estímulo particular. Por ejemplo, un polluelo de gaviota picotea el pico de su progenitor muy pronto después de salir del cascarón, lo que estimula al progenitor a alimentarlo. El comportamiento innato también ocurre en el cucú común, una especie de ave en la que las hembras ponen sus huevos en los nidos de otras especies de aves para que los críen padres adoptivos involuntarios. Poco después de que un cucú sale del cascarón, el polluelo de cucú realiza el comportamiento innato de sacar del nido los huevos (o polluelos) del propietario del nido (**FIG. 26-1**).



(a) Un polluelo de cucú expulsa un huevo



(b) Un padre adoptivo alimenta un cucú

▲ **FIGURA 26-1 Comportamiento innato** (a) El polluelo de cucú, a horas de salir del cascarón y antes de que sus ojos se abran, arroja del nido los huevos de sus padres adoptivos. (b) Los padres, en respuesta al estímulo de la gran boca abierta del polluelo de cucú, alimentan al polluelo, sin percatarse de que no está emparentado con ellos.

PENSAMIENTO CRÍTICO El polluelo de cucú se beneficia de su comportamiento innato, pero el padre adoptivo se daña a sí mismo con su respuesta innata a los ruegos del polluelo cucú. ¿Por qué la selección natural no ha eliminado el desventajoso comportamiento innato del padre adoptivo?

La gaviota y el cucú se benefician de sus comportamientos. La joven gaviota adquiere nutrimentos y el joven cucú elimina a sus competidores por alimento. Estos ejemplos ilustran un punto más general acerca del comportamiento: gran parte del mismo es adaptativo y por tanto tal vez evolucionó por selección natural.

Los experimentos demuestran que el comportamiento puede ser heredado

Aunque la difundida ocurrencia de los comportamientos innatos ofrece evidencia circunstancial de que los comportamientos pueden ser heredados y por tanto están influidos por los genes, la evidencia más fuerte proviene de los experimentos. Uno de ellos comenzó cuando algunos investigadores observaron que las larvas de la mosca de la fruta muestran dos fenotipos con respecto al comportamiento de alimentación. Algunas larvas son “andariegas” y se mueven de manera continua en busca de alimento. Otras son “avecindadas” y permanecen más o menos en el mismo lugar y comen cualquier cosa que haya ahí. Cuando los investigadores cruzaron andariegas y avecindadas adultas, toda la descendencia fue andariega. Sin embargo, cuando esta primera generación de andariegas se cruzó consigo misma, la generación resultante tuvo tanto andariegas como avecindadas en una razón de aproximadamente 3:1. Como recordarás de tu estudio de la herencia en el Capítulo 11, el patrón observado en este experimento es el esperado para un rasgo controlado por un solo gen con dos alelos, uno de los cuales es dominante.

Otro experimento de cruce, esta vez con currucas capirota-das, demostró que estas aves tienen una tendencia influida genéticamente para migrar en una dirección particular. Las currucas capirota-das se reproducen en Europa y migran hacia África, pero poblaciones de distintas áreas viajan por diferentes rutas. Las capirota-das de Europa occidental viajan en una dirección suroeste para llegar a África, mientras que las aves de Europa oriental viajan hacia el sureste. Sin embargo, si aves de las dos poblaciones se cruzan en cautiverio, la descendencia híbrida intentará migrar hacia el sur, que es intermedio entre las direcciones de los dos progenitores. Este resultado sugiere que los genes influyen la dirección migratoria.

Los genetistas pueden identificar genes particulares que influyen el comportamiento

En ocasiones los investigadores pueden señalar genes particulares que influyen en el comportamiento. Para determinar cuáles genes afectan un comportamiento, un investigador puede seleccionar un gen candidato y luego examinar los efectos de mutaciones que inactivan al gen. En algunas especies, los investigadores pueden someter a ingeniería animales “noqueados” en los cuales el gen candidato está deshabilitado. Por ejemplo, ratones en los cuales se ha noqueado el gen *V1aR* presentan niveles crecientes de comportamientos arriesgados, como pasar más tiempo en áreas abiertas muy iluminadas (que los ratones normales evitan, al parecer porque el riesgo de depredación es mayor en dichos lugares). *V1aR* codifica una proteína que es receptora de la hormona arginina vasopresina (AVP). Cuando AVP se enlaza a receptores en el cerebro, influye en el comportamiento, y los ratones que carecen del receptor no responden de manera adecuada a las circunstancias peligrosas.

Antes de que los investigadores deshabiliten genes candidatos, deben tener alguna idea de cuáles genes tal vez afecten el comportamiento de interés. Para identificar los probables can-

didatos, los investigadores con frecuencia usan técnicas que identifican ubicaciones cromosómicas en las cuales la variación genética se correlaciona con la variación en un comportamiento. También usan técnicas que revelan cuáles genes se expresan en tejidos particulares (en especial el cerebro) cuando ocurre un comportamiento particular. Estos métodos con frecuencia revelan que los comportamientos complejos están influenciados por muchos genes. Por ejemplo, los investigadores han identificado más de 800 diferentes genes cuya expresión en el cerebro de un pinzón cebrado cambia cada vez que el ave canta.

El ambiente influye al comportamiento

El desarrollo de una expresión de comportamiento puede estar influida por variación en el ambiente de un animal, incluidos tanto el ambiente físico del animal como sus experiencias.

Los comportamientos están influidos por el ambiente físico

El ambiente donde se desarrolla un animal puede afectar su comportamiento adulto. Considera, por ejemplo, al pez cebrado. Esta especie se encuentra en diversos hábitats, incluidas corrientes de flujo rápido donde el agua contiene mucho oxígeno y estanques estancados donde los niveles de oxígeno son muy bajos. En un experimento, peces cebrados genéticamente similares se criaron a partir de huevos en dos condiciones diferentes: agua rica en oxígeno o agua pobre en oxígeno. Cuando el pez creció, los experimentadores midieron su respuesta a la **agresión**, o comportamiento antagonista, de otro pez tanto en un ambiente rico en oxígeno como en un ambiente pobre en oxígeno. En el ambiente alto en oxígeno, el comportamiento del pez que se crió en un ambiente alto en oxígeno fue mucho más agresivo. Sin embargo, en el ambiente bajo en oxígeno, el pez más agresivo fue el que se crió en un ambiente bajo en oxígeno. Parece que el ambiente en el cual crece un pez hace que éste desarrolle la capacidad para comportarse de manera adecuada en el ambiente que es más probable se encuentre cuando sea adulto.

El comportamiento de un animal también puede estar influido por la parte viviente de su ambiente, en especial sus interacciones con otros animales. Por ejemplo, en los topillos de la pradera (un roedor pequeño), los cachorros criados por una madre sola reciben menos caricias y acicalamiento que aquéllos criados por una madre y un padre juntos. En la adultez, el comportamiento de apareamiento y paterno de los topillos varía, dependiendo de su experiencia como cachorros. Los que fueron cuidados por dos progenitores se aparean más pronto y proporcionan cuidado paterno más atento que los topillos criados por un solo progenitor.

Los comportamientos están influidos por el ambiente de las experiencias

La capacidad de hacer cambios relativamente permanentes en el comportamiento sobre la base de la experiencia se llama **aprendizaje**. Esta definición engañosamente simple abarca un gran abanico de fenómenos. Un sapo aprende a evitar insectos con mal sabor; una musaraña bebé aprende cuál adulto es su madre; un ser humano aprende a hablar un idioma; un gorrión aprende a usar las estrellas para navegar. Cada uno de los muchos ejemplos de aprendizaje animal representa el resultado de una historia



(a) Llamada de alarma de perrito de la pradera



(b) Perritos de la pradera habituados

◀ FIGURA 26-2 Habitución (a)

Cuando un perrito de las praderas detecta la aproximación de un potencial depredador, puede producir un sonoro llamado de alarma. Sin embargo, si intrusos inofensivos se aproximan en repetidas ocasiones, como cuando (b) paseantes humanos de manera rutinaria pasan por el lugar, los perritos de las praderas aprenden a dejar de responder con un llamado de alarma.

evolutiva única, de modo que el aprendizaje es tan diverso como los mismos animales. No obstante, puede ser útil categorizar los tipos de aprendizaje, en tanto se tenga en mente que las categorías sólo son guías aproximadas y que muchos ejemplos de aprendizaje no encajarán muy bien en cualquier categoría.

La habituación es un declive en la respuesta ante un estímulo repetitivo Una forma común de aprendizaje simple es la **habituación**, que se define como un declive en la respuesta ante un estímulo repetitivo. La capacidad para habituarse evita que un animal desperdicie su energía y atención en estímulos irrelevantes. Por ejemplo, una anémona de mar retraerá sus tentáculos cuando se le toque por primera vez, pero de manera gradual dejará de retraerlos si se le toca repetidamente. Los perritos de la pradera, que son roedores terrestres, emiten sonoros llamados de alarma y corren hacia sus madrigueras cuando potenciales depredadores se aproximan a sus colonias (FIG. 26-2). Pero los perritos de la pradera se habitúan a las aproximaciones repetidas de los animales que prueban no ser amenazadores, como las personas en una ruta de excursionismo muy usada que pasa cerca de la colonia, y dejan de responder con llamados de alarma.

La capacidad para habituarse por lo general es adaptativa. Si un perrito de la pradera corriera hacia su madriguera cada vez que pasa un ser humano inofensivo, el animal desperdiciaría gran cantidad de tiempo y energía que de otro modo podría emplear en actividades benéficas como adquirir alimento. Con el tiempo, la habituación también puede afinar las respuestas innatas de un organismo ante estímulos ambientales. Por ejemplo, los polluelos recién nacidos de manera instintiva se agazapan cuando un objeto se mueve sobre sus cabezas, pero las aves que tienen algunas semanas de edad se agazapan cuando un halcón vuela sobre ellos, pero ignoran a las aves inofensivas como los gansos. Las aves se habituaron a cosas que planean inofensiva y frecuentemente, como hojas, aves canoras y gansos. Los depredadores son mucho menos comunes, y la forma novedosa de un halcón sigue evocando agazapamiento instintivo. Por tanto, el aprendizaje modificó la respuesta innata, lo que la hizo más ventajosa.

Los investigadores pueden inducir habituación intencionalmente en sujetos animales, de modo que puedan estudiarlos. Por ejemplo, la mayor parte de lo que se sabe acerca del comportamiento social de primates como chimpancés, gorilas y babuinos

proviene de estudios de poblaciones silvestres en las que los animales fueron habituados laboriosamente ante la presencia humana. Sólo entonces los investigadores pueden aproximarse lo suficiente como para observar el comportamiento (FIG. 26-3).

La impronta es un aprendizaje rápido por parte de los animales juveniles El aprendizaje con frecuencia ocurre dentro de límites que ayudan a aumentar las posibilidades de que sólo se adquiera el comportamiento adecuado. Tales restricciones sobre el aprendizaje se ilustran de manera acaso más sorprendente con la **impronta**, una forma de aprendizaje en la que el sistema nervioso de un animal está rígidamente programado para aprender determinada cosa sólo en cierto periodo de desarrollo. La información aprendida durante este *periodo sensible* se incorpora en comportamientos que no se alteran fácilmente mediante experiencias posteriores.

La impronta se conoce mejor en aves como gansos, patos y pollos. Estas aves aprenden a seguir al animal u objeto que encuentran con más frecuencia durante un periodo sensible temprano. En la naturaleza es probable que un ave madre esté cerca durante el periodo sensible, de modo que su descendencia se



▲ FIGURA 26-3 Chimpancés se habitúan a investigadores La investigación científica del comportamiento animal con frecuencia se apoya en animales que se habituaron a la presencia humana.



▲ **FIGURA 26-4 Konrad Lorenz y la impronta** Konrad Lorenz, pionero en el estudio científico del comportamiento animal, seguido por gansitos que generaron impronta con él poco después de salir del cascarón. Lo siguieron como si él fuera su madre.

impronta con ella. Sin embargo, en el laboratorio, dichas aves pueden generar impronta con un tren de juguete u otro objeto en movimiento (**FIG. 26-4**).

La impronta es una preocupación para los conservacionistas que se dirigen a preservar a las especies en peligro de extinción al criar animales en cautiverio para liberarlos en la vida silvestre. Tales programas con frecuencia pasan por enormes sufrimientos para garantizar que los animales criados en cautiverio no hagan impronta sobre sus cuidadores humanos (**FIG. 26-5a**), de modo que los animales liberados se sientan atraídos hacia otros de su especie y no hacia las personas. Sin embargo, los conservacionistas también pueden sacar ventaja de la impronta para asegurarse de que los animales criados en cautiverio desarrollen los comportamientos necesarios para su supervivencia (**FIG. 26-5b**).

El condicionamiento es una asociación aprendida entre un estímulo y una respuesta Por lo general, los comportamientos ocurren en respuesta a un estímulo particular, y muchos animales pueden aprender a asociar un comportamiento con un estímulo diferente. Por ejemplo, en un experimento clásico realizado por Ivan Pavlov, perros que usualmente salivaban en respuesta a la vista de alimento se entrenaron para salivar en respuesta al sonido de una campana. Este tipo de aprendizaje, en el que un animal aprende una nueva asociación entre un estímulo y una respuesta innata, se conoce como **condicionamiento clásico**. Por ejemplo, los peces damisela limón realizan un comportamiento innato de evitación de depredador (ocultarse y sondear sus alrededores) en respuesta a una señal de alarma química liberada por otros peces damisela. Después de que experimentadores en repetidas ocasiones expusieron a damiselas juveniles a la señal de alarma mezclada con fragancias de muchas otras especies de peces desconocidos, las damiselas realizaron la respuesta de alarma sólo cuando se exponían a la fragancia de alguna de las

especies antes desconocidas. Como sugiere el experimento con los peces damisela, el aprendizaje mediante condicionamiento clásico puede resultar en comportamiento adaptativo, como la evitación de depredadores novedosos.

Una forma más compleja de aprendizaje es el **aprendizaje por ensayo y error**, en el que los animales aprenden a través de la experiencia para asociar un comportamiento con un resultado positivo o negativo. Muchos animales se enfrentan con recompensas y castigos que ocurren de manera natural y aprenden a modificar sus comportamientos en respuesta a ellos. Por ejemplo, un sapo hambriento que captura una abeja aprende rápido a evitar futuros encuentros con abejas (**FIG. 26-6**). Después de sólo una experiencia con un aguijón en la lengua, un sapo ignora a las abejas e incluso a otros insectos que se le parezcan.

El aprendizaje por ensayo y error en ocasiones se conoce como **condicionamiento operante**, en especial cuando el aprendizaje resulta a partir de entrenamiento en un escenario de laboratorio. Por ejemplo, un animal puede aprender a realizar un



(a) Alimentación de un polluelo de cóndor



(b) Conducción de una parvada de cigüeñas

▲ **FIGURA 26-5 Impronta y especies en peligro de extinción** (a) Para evitar que los cóndores de California jóvenes generen improntas con los seres humanos, los cuidadores usan un guiñol cóndor para alimentarlos. Cuando las aves criadas en cautiverio se liberan en la vida silvestre, se sentirán atraídos hacia otros cóndores en lugar de hacia las personas. (b) Temprano en la vida, cigüeñas criadas en cautiverio se exponen a y generan impronta en aviones ultraligeros. Las cigüeñas jóvenes más tarde siguen a un ultraligero para aprender la ruta de su migración hacia el sur.



▲ **FIGURA 26-6** Aprendizaje mediante ensayo y error en un sapo

comportamiento (como empujar una palanca o picar un botón) para recibir una recompensa o evitar castigo. Esta técnica está más estrechamente asociada con el psicólogo B. F. Skinner, quien diseñó la “caja de Skinner”, donde se aísla a un animal y se le permite entrenarse a sí mismo. La caja puede contener una palanca que, cuando se presiona, expulsa una píldora de alimento. Si el animal por accidente presiona la palanca, aparece la recompensa de alimento. Después de algunas de tales ocurrencias, el animal aprende la conexión entre presionar la palanca y recibir alimento y comienza a presionar la palanca en repetidas ocasiones.

El condicionamiento operante se usa para entrenar animales para que ejecuten tareas mucho más complejas que presionar una palanca. Por ejemplo, se han entrenado taltuzas gigantes de Gambia para oler minas terrestres enterradas y, a cambio de una banana o cacahuets, rascan de manera vigorosa el suelo cuando encuentran una mina (**FIG. 26-7**). Las minas terrestres sin explotar representan una gran amenaza para la seguridad de millones de personas en países alrededor del mundo; más de 100 millones de minas permanecen enterradas donde fueron plantadas durante guerras pasadas y olvidadas. Las taltuzas son muy buenas para detectar minas y son demasiado ligeras como para detonar las que encuentran. Las taltuzas gigantes de Gambia también pueden detectar el olor de las bacterias que causan tuberculosis (TB) y se les ha entrenado para distinguir moco infectado con TB de moco no infectado. Esta habilidad pronto puede convertirse en la base de una prueba diagnóstica barata y efectiva para TB.

En el aprendizaje social, los animales aprenden de otros animales En el **aprendizaje social**, los animales aprenden com-

portamientos al observar o escuchar a otros de su especie. Al observar e imitar el comportamiento de otros, los animales pueden aprender cuáles alimentos comer, dónde encontrar alimento o sitios de crianza, o cómo evitar depredadores. Las aves canoras de muchas especies adquieren sus cantos al copiar los cantos de otras aves. En los animales que usan herramientas, la información acerca de cómo usarlas por lo general se obtiene al observar a otros animales usándolas. Por ejemplo, algunos delfines en Shark Bay, Australia, usan esponjas para proteger sus hocicos



▲ **FIGURA 26-7** Una taltuza gigante de Gambia en su trabajo, detectando minas terrestres

mientras excavan en busca de presas en el lecho marino rocoso (**FIG. 26-8a**). Los delfines jóvenes aprenden este comportamiento al observar a su madre realizarlo. De igual modo, los chimpancés pueden usar piedras para abrir nueces o varas para pescar termitas de sus montículos (**FIG. 26-8b**). Estas habilidades se transmiten de un chimpancé a otro mediante aprendizaje social.

La intuición es resolver problemas sin ensayo y error En ciertas situaciones, los animales parecen resolver problemas de manera súbita, sin el beneficio de experiencia previa. Este tipo de resolución de problemas en ocasiones se llama **aprendizaje intuitivo**, porque parece, al menos en apariencia, similar al proceso mediante el cual los seres humanos manipulan mentalmente conceptos para llegar a una solución. Desde luego, no es posible saber con seguridad si los animales no humanos experimentan estados mentales similares cuando resuelven problemas.

Una especie que parece ser buena para resolver problemas es el cuervo de Nueva Caledonia. Estas aves no sólo usan herramientas, también las fabrican, y dan forma de ganchos a varas y hojas que usan para extraer insectos de sus escondites. En un



(a) Delfín usando una esponja como herramienta



(b) Chimpancés pescando termitas

▲ **FIGURA 26-8 Aprendizaje social** Los animales pueden aprender comportamientos útiles de otros animales. Al observar a otros, (a) los delfines nariz de botella aprenden a usar una esponja arrancada del fondo marino como un protector de hocico, y (b) los chimpancés aprenden a usar una varita para extraer termitas de un montículo.



▲ **FIGURA 26-9 Aprendizaje intuitivo** Los cuervos de Nueva Caledonia aprenden a resolver problemas bastante complejos sin entrenamiento previo. Aquí un cuervo obtiene una recompensa al seleccionar el objeto que es más efectivo para elevar el nivel del agua en un tubo.

experimento de laboratorio, a un cuervo de Nueva Caledonia se le presentaron trozos rectos de alambre y un cubo con alimento que se colocó bajo un pozo, de modo que el ave no podía alcanzarlo. El cuervo usó con rapidez su pico para doblar el alambre en un gancho y lo usó para levantar el balde de modo que pudiera comer el alimento. Los cuervos de Nueva Caledonia también resuelven con facilidad, en el primer intento, acertijos con múltiples pasos que les requirieron usar un palo corto para alcanzar una vara larga que a su vez la usaron para alcanzar una recompensa de alimento. En experimentos que pusieron a prueba la habilidad de los cuervos para lograr acceso a recompensas de alimento que flotaban sobre el agua en el fondo de un tubo vertical transparente, los investigadores descubrieron que los cuervos reaccionaron con rapidez soltando objetos en el tubo, de modo que el nivel del agua subió, lo que llevó el alimento al alcance de las aves (**FIG. 26-9**). Es más: los cuervos soltaron objetos sólidos que se hundirían en lugar de objetos huecos que flotarían.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir evidencia de que los genes influyen el comportamiento?
- describir evidencia de que los ambientes físico y de experiencia influyen el comportamiento?
- explicar habituación, impronta, condicionamiento clásico, aprendizaje por ensayo y error, aprendizaje social y aprendizaje intuitivo?

26.2 ¿CÓMO LOS ANIMALES COMPITEN POR RECURSOS?

Los recursos como alimento, espacio y compañeros sexuales son escasos en relación con el potencial reproductivo de las poblaciones, lo que conduce a un concurso por la sobrevivencia y la reproducción. La competencia resultante subyace a muchos de los tipos más frecuentes de interacciones entre los animales.



▲ **FIGURA 26-10 Combate** La pelea puede ser peligrosa para los combatientes, como estos elefantes machos.

El comportamiento agresivo ayuda a asegurar recursos

Una de las manifestaciones más obvias de la competencia por recursos es la agresión entre miembros de la misma especie. El comportamiento agresivo incluye el combate físico entre rivales (**FIG. 26-10**). Sin embargo, una pelea puede lesionar a sus participantes; incluso el animal victorioso puede no sobrevivir para transmitir sus genes. Como resultado, la selección natural ha favorecido la evolución de despliegues simbólicos o rituales para resolver los conflictos. Los despliegues agresivos permiten a los competidores valorarse mutuamente y determinar un ganador sobre la base del tamaño, la fuerza y la motivación, en lugar de sobre la base de las lesiones infligidas. Gracias a estas demostraciones, los encuentros más agresivos terminan sin daño físico para los participantes. En la Sección 26.5 se estudian con más detalle las señales de agresión.

Las jerarquías de dominio ayudan a gestionar las interacciones agresivas

Aun cuando no causen lesiones, las interacciones agresivas usan mucha energía y pueden interrumpir otras tareas importantes, como la búsqueda de alimento, la observación de depredadores o la crianza de los juveniles. Por ende, existen ventajas para resolver los conflictos con agresión mínima. Cuando los animales viven en grupos sociales donde los individuos interactúan repetidamente, pueden formar una **jerarquía de dominio**, en la que cada animal establece un rango que determina su acceso a los recursos. Aunque los encuentros agresivos ocurren con frecuencia mientras se establece la jerarquía de dominio, una vez que cada animal aprende su lugar en la jerarquía, las disputas son raras y los individuos dominantes obtienen mayor acceso a los recursos necesarios para la reproducción, incluyendo alimento, espacio y parejas. Por ejemplo, las gallinas domésticas, después de algunos altercados iniciales, se ordenan en un “orden de picoteo” razonablemente estable. A partir de ahí, todas las aves en el grupo tienen deferencia con el ave dominante, todas menos el ave dominante ceden el paso a la segunda más dominante, etcétera. En las jaurías de lobos, un miembro de cada sexo es el individuo dominante, o “alfa”, a quien están subordinados todos los demás de dicho sexo.

Los animales pueden defender territorios que contienen recursos

En muchas especies animales, la competencia por recursos toma la forma de **territorialidad**, la defensa de un área donde se ubican recursos importantes. Como con las jerarquías de dominio, la territorialidad tiende a reducir la agresión, porque una vez establecido un territorio, a través de interacciones agresivas, una relativa paz prevalece conforme las fronteras se reconocen y respetan. Una razón para esta estabilidad es que un animal está muy motivado para defender su territorio y con frecuencia repelerá incluso animales más grandes y más fuertes que intenten invadirlo.

Usualmente los territorios son defendidos por machos individuales, pero pueden defenderlos hembras individuales, parejas apareadas, familias o grupos sociales más grandes. El área defendida puede incluir lugares para apareamiento, criar a los juveniles, alimentarse o almacenar alimento. Los territorios son tan diversos como los animales que los defienden. Por ejemplo, un territorio puede ser un árbol donde un carpintero almacene bellotas (**FIG. 26-11**), una pequeña depresión en el suelo de un lago usado como sitio de anidamiento por un cíclico, un agujero en la arena que es hogar de un cangrejo, o el cadáver de un ratón defendido por un par de escarabajos carroñeros cuya descendencia se desarrollará en su interior.

La territorialidad ocurre cuando los beneficios superan a los costos

Adquirir y defender un territorio requiere considerable inversión de tiempo y energía, pero hacer la inversión puede aumentar el éxito reproductivo de un animal lo suficiente como para compensar el costo. Por ejemplo, los colirrojos americanos son aves canoras migratorias que defienden territorios tanto en sus terrenos de crianza en los bosques septentrionales como en sus áreas de hibernación en los trópicos. Las aves que defienden los territorios de hibernación en los exuberantes bosques húmedos tienen mayor número de descendientes que las aves cuyos territorios de hibernación están en hábitats menos productivos. Por ende, en los colirrojos, los recursos adquiridos vía comportamiento territorial en la temporada no reproductiva tienen un importante



▲ **FIGURA 26-11 Un territorio de alimentación** Los carpinteros belloteros viven en grupos comunitarios que excavan agujeros del tamaño de bellotas en árboles muertos y rellenan los orificios con bellotas verdes para comer durante los meses invernales magros. El grupo defiende con vigor los árboles contra otros grupos de carpinteros belloteros y contra aves de otras especies que comen bellotas, como los arrendajos.

efecto sobre el éxito reproductivo meses después, tal vez porque las aves con buenos territorios de invierno están en mejor condición y pueden migrar al norte más rápido para adquirir los mejores territorios de crianza y comenzar pronto la reproducción.

Los costos y beneficios de defender un territorio pueden cambiar conforme cambian las condiciones, de modo que muchos animales son territoriales sólo en ciertas épocas o sólo bajo ciertas condiciones. Por ejemplo, las aguanieves que no están criando defienden sus territorios de alimentación cuando los invertebrados de los que se alimentan son relativamente escasos, pero abandonan la territorialidad cuando los animales presa son en especial abundantes. Cuando llega la época de apareamiento, los aguanieves macho defienden los territorios de manera continua, sin importar la abundancia de alimento. Si todo marcha bien para un macho, una hembra se unirá a él en el territorio. Muchas especies animales defienden los territorios sólo mientras crían, cuando es crucial monopolizar los recursos requeridos para producir descendencia.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir la función del comportamiento agresivo?
- explicar por qué la selección natural favoreció la evolución de señales y despliegues agresivos, jerarquías de dominio y territorialidad?

26.3 ¿CÓMO SE COMPORTAN LOS ANIMALES CUANDO SE APAREAN?

La selección sexual (véase el Capítulo 16) aumentó la evolución de comportamientos que ayudan a los animales a competir por el acceso a parejas sexuales y que les ayudan a elegir las parejas adecuadas. En la mayoría de los casos, los machos experimentan fuerte selección por rasgos que les ayudan a competir, y las hembras experimentan selección por rasgos que les ayudan a realizar elecciones ventajosas.

Los machos pueden pelear por una pareja sexual

Los comportamientos agresivos descritos en la Sección 26.2 con frecuencia ocurren en el contexto de la competencia entre machos por las oportunidades para aparearse. Por ejemplo, en la avispa *Sycosapter australis*, los machos con frecuencia deben pelear para poder aparearse. En esta especie, los huevos se desarrollan dentro de higos, y las avispas recién salidas del cascarón emergen en el espacio hueco dentro del fruto. Los machos eclosionan primero y se mueven en busca de hembras que salen para copular con ellas. Pero cuando los machos encuentran otros machos, combaten con fiereza. Las peleas son intensas; hasta un cuarto de los combatientes sufren heridas mortales. Los ganadores obtienen la posibilidad de aparearse.

En muchas especies, los machos compiten no por acceso directo a las hembras, sino por el control de un territorio que atraerá hembras. En tales especies, los machos que defienden con éxito los territorios tienen mayor oportunidad de apareamiento. Las hembras por lo general prefieren los territorios de gran calidad, que puedan tener características como gran tamaño, comida abundante y áreas de anidamiento seguras. Por ejemplo, los machos de los lagartos *Uta* que defienden territorios que contienen muchas rocas tienen más éxito para atraer parejas que los machos que defienden territorios con menos rocas. Los territorios rocosos



▲ **FIGURA 26-12 Regalos nupciales** Un macho de mosca danzante copula con una hembra que aceptó su regalo de un insecto muerto.

proporcionan más puntos ventajosos para detectar a los depredadores y mayor variedad de microclimas, lo cual es importante para los animales de “sangre fría” como los lagartos que regulan la temperatura corporal moviéndose entre los sitios más cálidos y los más fríos. Las hembras que seleccionan a los machos con los mejores territorios aumentan su propio éxito reproductivo. Cuando los experimentadores movieron rocas del territorio de un macho al de otro, las hembras prefirieron fuertemente asentarse en los territorios mejorados, lo que demuestra que su preferencia se basó sobre el territorio más que sobre el macho que lo defiende.

Los machos pueden ofrecer regalos a sus parejas sexuales

En algunas especies, las hembras son inducidas para aparearse por machos que les ofrecen recursos más directamente, en la forma de un alimento. Por ejemplo, las hembras de las moscas danzantes copulan sólo con los machos que les llevan un insecto muerto para comer (**FIG. 26-12**). La copulación ocurre mientras la hembra come al insecto. Si el insecto es muy pequeño, la copulación no dura lo suficiente como para que se transfieran los espermatozoides, de modo que los machos que presenten insectos más grandes tendrán mayor éxito reproductivo. Similares *regalos nupciales* los presentan los machos de algunas especies de arañas e insectos y pueden consistir en secreciones nutritivas en lugar de presas. Acaso lo máximo en regalos nutritivos lo presente el macho de la araña espalda roja. Después de la copulación, un macho avienta su propio cuerpo a las mandíbulas de la hembra mucho más grande, y ella por lo general lo agradece comiéndoselo. El costo reproductivo de este sacrificio tal vez sea pequeño, pues incluso los machos que no son comidos después de la cópula tienen muy pocas probabilidades de sobrevivir lo suficiente como para copular con una segunda hembra. Los diminutos machos tienen muchos depredadores, y entre los que no se sacrifican durante el apareamiento, casi todos mueren y son comidos antes de que puedan llegar a la red de una segunda hembra.

La competencia entre machos continúa después de la copulación

Entre las especies animales, es común que tanto machos como hembras copulen con múltiples parejas. Cuando las hembras tienen múltiples parejas, los machos pueden evolucionar comportamientos



▲ **FIGURA 26-13 Resguardo de la pareja** Después de copular, un macho puede resguardar a su pareja para evitar que copule con otros machos. Un macho de escarabajo algodoncillo resguarda a su pareja al viajar sobre su espalda.

que aumenten las probabilidades de que los espermatozoides de un macho, y no los de un competidor, fecunden los óvulos de la hembra. Por ejemplo, un macho puede resguardar a una hembra después de la copulación para evitar que se aparee con otros machos. En muchas especies de aves, lagartos, peces e insectos, los machos pasan días o semanas siguiendo estrechamente a las parejas sexuales previas, y repelen los avances de otros machos. En algunos casos, el macho incluso viaja sobre la hembra (**FIG. 26-13**).

Si un macho copula con una hembra y luego no la resguarda, su éxito reproductivo puede ser usurpado por competidores. Por ejemplo, en el acentor, una pequeña ave canora en la que una hembra puede copular con múltiples machos, un macho listo para copular primero pica la abertura genital de la hembra. En respuesta, la hembra expulsa cualquier espermatozoide de recientes copulaciones previas, lo que aumenta las probabilidades de que los espermatozoides del macho actual serán los que fecunden sus óvulos. Otros machos toman un enfoque incluso más directo. Antes de que un macho de caballito del diablo copule con una hembra que aterrizó en su territorio, usa la punta de su pene para sacar cualquier espermatozoide que haya dejado

un compañero sexual previo en el órgano de almacenamiento de espermatozoides de la hembra (**FIG. 26-14**).

La competencia reproductiva entre los machos puede continuar incluso después de la concepción. Los leones viven en grupos sociales llamados *manadas* que contienen algunos machos que mantienen acceso reproductivo exclusivo con un número más grande de hembras. Como gobernar una manada es la única forma en que un macho puede reproducirse, existe una competencia intensa por dicho papel; machos vagabundos sin manada pueden intentar destronar a los machos actuales de una manada y sacarlos del grupo. Si un intento de toma de poder tiene éxito, es probable que los nuevos machos maten a los cachorros presentes en la manada. Al eliminar la descendencia de otros machos, los nuevos machos aseguran que las hembras se reproducirán pronto de nuevo, esta vez invirtiendo su esfuerzo reproductivo en la descendencia de los nuevos machos. Este tipo de *infanticidio* está extendido entre los animales.

Pueden coexistir múltiples comportamientos de apareamiento

En algunas especies, un número relativamente pequeño de machos puede monopolizar una gran proporción de las oportunidades de reproducción. Por ejemplo, algunos machos en una población pueden ser en especial diestros para producir señales que las hembras encuentren atractivas, o la escasez de recursos puede permitir que sólo algunos machos aseguren un territorio.

Cuando algunos machos son excluidos de la forma óptima de reproducción, pueden surgir comportamientos de apareamiento alternativos. Por ejemplo, en las percas de agalla azul, dos tipos de machos, llamados “paternos” y “furtivos”, coexisten y presentan diferentes comportamientos de apareamiento muy distintos (**FIG. 26-15**). Los machos paternos son grandes, coloridos y territoriales; construyen y defienden nidos removiendo el lecho del río. Las hembras visitan los nidos y eligen un macho territorial con quien desovar y ponen sus huevos que mezclan con los espermatozoides del macho. Los machos furtivos son “pillos” muy pequeños que se ocultan en la vegetación cerca de un nido y esperan la oportunidad para depositar algo de semen en el nido de una pareja que desova sin ser notado por el poseedor del territorio. Cuando los machos furtivos crecen un poco más, pueden

convertirse en imitadores de hembras, mostrar los colores apagados que recuerdan a los de las hembras y comportarse como lo haría una hembra que desova. Este subterfugio puede permitir a un macho que imita a una hembra deslizarse entre una pareja que desova y agregar sus espermatozoides a la mezcla.



(a) Apareamiento de caballitos del diablo



(b) Pene de caballito del diablo

◀ FIGURA 26-14 Competencia de espermatozoides

(a) Durante la copulación, un caballito del diablo macho (el que se encuentra en la parte superior en la fotografía) sostiene a la hembra por detrás de su cabeza con sujetadores que tiene en su segmento posterior. El pene del macho se ubica en su parte inferior justo debajo de sus alas y transfiere espermatozoides a la abertura genital en el segmento posterior de la hembra, que ella balancea de ida y vuelta hacia el cuerpo del macho. Sin embargo, antes de copular, el macho usa su (b) pene espinoso para raspar cualquier espermatozoide que un macho competidor hubiera depositado en el órgano de almacenamiento de espermatozoides de la hembra.



(a) Macho territorial



(b) Machos furtivos se esconden cerca de una pareja que desova



(c) Un macho imitador de hembras se aproxima a una pareja que desova

▲ **FIGURA 26-15 Estrategias de apareamiento alternativas** En los machos de las percas de agalla azul coexisten diferentes comportamientos de apareamiento. (a) Algunos machos son territoriales y defienden los nidos que atraen a las hembras. (b) Otros machos son furtivos que no defienden territorios sino que de manera oportunista fecundan huevos. (c) Machos que imitan hembras parecen y actúan como hembras y los machos territoriales no pueden reconocerlos como competidores.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir algunos tipos de comportamiento que evolucionaron como resultado de la competencia por parejas sexuales?
- proporcionar ejemplos específicos de estos tipos de comportamiento?
- explicar por qué en una población pueden coexistir múltiples comportamientos de apareamiento?

26.4 ¿CÓMO SE COMUNICAN LOS ANIMALES?

Con frecuencia, los animales transmiten información. Si esta información provoca una respuesta de otros individuos, y si dicha respuesta tiende a beneficiar al emisor y al receptor, entonces puede formarse un canal de comunicación. La **comunicación** es la producción de una señal por parte de un organismo que hace que otro organismo cambie su comportamiento. Estos cambios en comportamiento, en promedio, benefician tanto al emisor como al receptor. Sin embargo, el beneficio global puede reducirse si el canal de comunicación es explotado por otros animales que dañen a los comunicadores.

Aunque animales de diferentes especies pueden comunicarse, como cuando un gato silba a un perro, la mayoría de los animales se comunican sobre todo con miembros de su propia especie. Las formas en las que los animales se comunican son sorprendentemente diversas y usan todos los sentidos. En las siguientes secciones estudiarás la comunicación mediante despliegues visuales, sonidos, químicos y tacto.

La comunicación visual es más efectiva a corta distancia

Los animales con ojos bien desarrollados usan señales visuales para comunicarse. La comunicación visual puede involucrar señales pasivas, en las que el tamaño, la forma o el color de la señal transmite información importante. Por ejemplo, cuando los mandriles hembra se vuelven sexualmente receptivas, desarrollan una gran hinchazón de color brillante sobre sus nalgas (**FIG. 26-16**). De manera alternativa, las señales visuales pueden ser activas, y son movimientos o posturas específicos que transmiten un

mensaje. Por ejemplo, un lobo señala agresión al bajar su cabeza, erizar su cogote (el pelo sobre su cuello y espalda) y exponer sus colmillos (**FIG. 26-17a**).

Como todas las formas de comunicación, las señales visuales tienen tanto ventajas como desventajas. En el lado positivo, comunican de manera instantánea, y las señales visuales activas pueden cambiar con rapidez para enviar diversos mensajes en un periodo corto. Por ejemplo, un lobo al inicio agresivo que encuentra un individuo más dominante rápidamente puede cambiar hacia un despliegue sumiso, al agacharse con sus ancas bajas y su cola encogida (**FIG. 26-17b**). La comunicación visual es silenciosa e improbable que alerte a depredadores distantes, aunque el emisor sí se vuelve notable para quienes están cerca. En el lado negativo, las señales visuales por lo general no son efectivas en vegetación densa o en la oscuridad, y están limitadas a comunicación de corto alcance.

La comunicación mediante sonidos es efectiva a grandes distancias

Las señales acústicas (mensajes transmitidos mediante sonidos) superan muchos de los inconvenientes de los despliegues visuales.



▲ **FIGURA 26-16 Señal visual pasiva** La colorida hinchazón en las nalgas de una hembra de mandril sirve como señal visual pasiva de que está fértil y lista para aparearse.



(a) Intención agresiva



(b) Sumisión

▲ **FIGURA 26-17 Señales visuales activas (a)** Un lobo comunica intención agresiva al enfrentar a su oponente, bajar su cabeza, erizar el pelo a lo largo de su lomo y exponer sus colmillos. Estas señales pueden variar en intensidad y comunicar diferentes niveles de agresión. **(b)** Un lobo comunica sumisión al bajar sus ancas y encoger su cola.

Al igual que las señales visuales, las señales acústicas llegan a los receptores de manera casi instantánea. Pero, a diferencia de las señales visuales, las acústicas pueden transmitirse a través de la oscuridad, de bosques densos y de agua turbia. También pueden ser efectivas a través de distancias más largas que las señales visuales. Por ejemplo, los estruendosos llamados bajos de los elefantes africanos pueden ser escuchados por elefantes a varios kilómetros de distancia, y los cantos de las ballenas jorobadas son audibles a cientos de kilómetros. Incluso la pequeña rata canguro produce un sonido (al golpear el suelo del desierto con sus pies desnudos) que es audible a 45 metros de distancia. Sin embargo, las ventajas de la transmisión a larga distancia son compensadas por una importante desventaja: los depredadores y otros receptores no deseados también pueden detectar una señal acústica a la distancia, y pueden usarla para ubicar al emisor.

Al igual que los despliegues visuales, las señales acústicas pueden variarse para transmitir con rapidez mensajes cambiantes. Un individuo puede enviar diferentes mensajes al variar el patrón, volumen o tono de un sonido. Por ejemplo, el repertorio vocal de un lobo incluye una variedad de ladridos, aullidos, gemidos y gruñidos.

Algunos animales se comunican con vibraciones similares a los estímulos que los seres humanos perciben como sonidos. Por ejemplo, los machos de los guérrios vibran sus patas y envían patrones de vibraciones específicos de la especie a través del agua para que los detecten otros guérrios (**FIG. 26-18**). Las orugas de algunas especies de polillas se comunican con otras orugas al raspar o tamborilear sobre una hoja con una estructura especializada, lo que en consecuencia envía vibraciones a través de la vegetación circundante.

Los mensajes químicos persisten más tiempo pero son difíciles de variar

Las sustancias químicas que producen los animales y que influyen en el comportamiento de otros miembros de la especie se llaman **feromonas**. A diferencia de las señales visuales o sonoras que pueden atraer depredadores, las feromonas por lo general no son detectables por otras especies. Además, una feromona puede actuar como un tipo de hito, persistir a través del tiempo y enviar un mensaje mucho después de la partida del animal que señaló.

Las feromonas pueden viajar mucho muy lejos en el aire o el agua y por tanto son efectivas para comunicación a larga distancia. Sin embargo, la comunicación química requiere que los animales sinteticen una sustancia diferente para cada mensaje. Como resultado, los sistemas de señalamiento químico comunican menos mensajes y más simples que los sistemas basados en la visión o el sonido. Además, las señales de feromonas no pueden enviar fácilmente mensajes que cambian con rapidez.

Los seres humanos explotan el poder de las feromonas para combatir plagas de insectos. Las feromonas de atracción sexual de algunas plagas agrícolas, como el escarabajo japonés y la polilla gitana, se han sintetizado con éxito. Estas feromonas sintéticas pueden usarse para perturbar el apareamiento o atraer a dichos insectos hacia trampas. El control de plagas con feromonas tiene grandes ventajas ambientales sobre los pesticidas convencionales, que matan insectos tanto benéficos como dañinos y aumentan la evolución de insectos resistentes a los pesticidas. En contraste,



▲ **FIGURA 26-18 Comunicación mediante vibración** El Gerridae de patas ligeras depende de la tensión superficial del agua para sostener su peso. Al vibrar sus patas, el guérrio envía señales que radian sobre la superficie del agua. Dichas vibraciones comunican la especie y el sexo del guérrio a otros que se encuentren cerca.

cada feromona es específica de una sola especie y no promueve la dispersión de resistencia porque los insectos resistentes a la atracción de sus propias feromonas no se reproducen con éxito.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Sexo y simetría

¿La simetría tiene una fragancia? En un estudio, investigadores midieron la simetría corporal de 80 hombres y luego entregaron una camiseta limpia a cada uno. Cada sujeto vistió su camiseta al dormir durante dos noches consecutivas. Un panel de 82 mujeres olió las camisetas y calificó sus fragancias para “agradable” y “sexualidad”. ¿Cuáles camisetas tuvieron las fragancias más sexuales y más agradables? Aquellas que usaron los hombres más simétricos. Los investigadores concluyeron que las mujeres pueden identificar a los hombres simétricos por su fragancia.

¿Qué otros tipos de mensajes envían los animales con las feromonas y otras señales? Descúbrelo más adelante, en la Sección 26.5.

La comunicación mediante contacto requiere proximidad

La comunicación mediante contacto físico, por razones obvias, está limitada al envío de señales entre animales que están muy próximos. Como resultado, es más común en las especies que pasan gran cantidad de tiempo en grupos sociales. Sin embargo, incluso los miembros de las especies no sociales pueden entrar en contacto cercano con otros individuos durante el cortejo o el combate. De modo que la comunicación mediante contacto también puede ocurrir en dichos contextos (FIG. 26-19).

Pueden explotarse canales de comunicación

Aun cuando el envío o recepción de una señal en general es benéfica, los comunicadores en ocasiones resultan dañados por organismos que explotan un canal de comunicación. El explotador



▲ **FIGURA 26-19 Comunicación mediante contacto** El contacto es importante en la comunicación sexual. Estos caracoles de tierra se involucran en comportamiento de cortejo que culminará en copulación.



▲ **FIGURA 26-20 Receptores ilegales** Los sonoros llamados de las ranas túngara pueden ser interceptados por un depredador como el murciélago de labios con flecos.

puede ser un receptor ilegal que intercepta una señal. Por ejemplo, moscas parásitas que ponen sus huevos en los cuerpos de grillos encuentran a sus huéspedes al moverse hacia los chirridos que producen los grillos machos. De igual modo, los depredadores murciélagos de labios con flecos encuentran a las ranas túngara para devorarlas al emitir los sonoros llamados de las ranas macho (FIG. 26-20).

El explotador de un canal de comunicación también puede ser un emisor ilegal. Por ejemplo, conforme las luciérnagas macho del género *Photinus* vuelan, emiten destellos con un patrón distintivo que los identifica como miembros de su especie. Si una hembra receptiva en el suelo observa los destellos, puede responder con destellos propios, y el macho baja para copular con ella. Sin embargo, las luciérnagas del género *Photuris* evolucionaron la capacidad para imitar el patrón de destellos de la hembra *Photinus*. Si un macho *Photinus* se aproxima a la señal falsa, la luciérnaga *Photuris* más grande lo mata y se lo come.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- comparar las ventajas y desventajas de las señales visuales, acústicas y químicas?
- describir ejemplos de señales visuales, acústicas, químicas y táctiles (o de contacto)?

26.5 ¿QUÉ COMUNICAN LOS ANIMALES?

La información compartida mediante comunicación ayuda a los animales a gestionar varias interacciones con otros animales. Los animales pueden comunicarse para ayudar a resolver conflictos. Pueden comunicarse acerca de sexo, acerca de alimento o acerca de depredadores. Los miembros de un grupo social pueden comunicarse para auxiliarse a coordinar actividades.



(a) Un papión macho

(b) *Neoclinus blanchardi*

▲ **FIGURA 26-21 Despliegues de agresividad** (a) Exhibición de amenaza del papión macho. A pesar de los colmillos potencialmente mortales mostrados de manera tan prominente, los encuentros agresivos entre papiones rara vez causan lesiones. (b) El despliegue agresivo de muchos peces machos, como estos *Neoclinus blanchardi*, incluye elevar las aletas y batir las cubiertas de las agallas, con lo que su cuerpo parece más grande.

Los animales se comunican para gestionar la agresión

Como aprendiste en la anterior discusión acerca de la agresión, los costos del combate directo promovieron la evolución de señales que comunican agresión. Durante los despliegues agresivos, los animales pueden mostrar armas, como garras y colmillos (**FIG. 26-21a**), y con frecuencia se hacen ver más grandes (**FIG. 26-21b**). Los competidores con frecuencia se yerguen y erizan su pelaje, plumas, orejas o aletas. Estas señales visuales en general están acompañadas por señales vocales como gruñidos, rugidos o gorjeos. Las peleas tienden a ser un último recurso cuando los despliegues fracasan para resolver una disputa.

Además de los despliegues agresivos visuales y vocales, muchas especies animales se involucran en combates ritualizados. Armas mortales pueden chocar de manera inofensiva (**FIG. 26-22**) o pueden mostrarse sin contactar al oponente. Por ende, el ritual permite a los competidores valorar la fuerza y la motivación de sus rivales, y el perdedor se retira. Los concursos rituales con frecuencia involucran comunicación mediante contacto, como cuando dos machos de *Pinguipedidae* traban sus bocas en lucha ritualizada, o dos cebras macho comienzan un concurso acerca del acceso a las hembras al colocar sus cabezas sobre los hombros del rival.

Los despliegues agresivos visuales y vocales casi siempre se despliegan en defensa territorial. Por ejemplo, un macho de corzo advierte a los intrusos que se alejen de su territorio mostrando su cornamenta y un macho de lagarto anole lo hace al mostrar la colorida papada que se extiende desde su garganta. Un león marino macho defiende una tira de playa nadando arriba y abajo frente a ella, emitiendo llamados continuos. Un grillo macho usa una estructura especial sobre sus alas para producir chirridos que comunican su propiedad de esta madriguera. Las usualmente hermosas y elaboradas vocalizaciones de las aves



▲ **FIGURA 26-22 Despliegues de fuerza** Las exageradas tenazas de los cangrejos violinistas, que podrían lesionar de forma severa a otro animal, se asen de manera inofensiva. Con el tiempo, un cangrejo, al percibir mayor vigor en su oponente, se retira sin daños.

canoras también se usan en defensa del territorio. Por ejemplo, el ronco gorjeo del gorrión sabanero marino advierte a otros machos para que se mantengan alejados de su territorio.

Un animal que tiene un territorio pero no siempre puede estar presente puede usar feromonas para marcar con aroma las fronteras. Por ejemplo, los machos de los murciélagos embalonúridos usan secreciones de sus glándulas de la mandíbula para marcar el perímetro del pequeño territorio que defiende cada macho dentro de un sitio de percha comunitario que se ocupa sólo durante el día. El marcaje con aromas también es útil para territorios que son muy grandes para la monitorización continua de sus fronteras. Un tigre solitario, por ejemplo, usa feromonas para marcar su presencia en un territorio que puede ser tan grande como 1000 kilómetros cuadrados.

Las señales de apareamiento codifican sexo, especie y cualidad individual

Antes de que los animales puedan aparearse con éxito, deben identificarse mutuamente como miembros de la misma especie, como miembros del sexo opuesto y como sexualmente receptivos. En muchas especies, encontrar una potencial pareja adecuada sólo es el primer paso. Con frecuencia el macho debe demostrar su calidad antes de que la hembra lo acepte como pareja. La necesidad de satisfacer todos estos requisitos resultó en la evolución de una diversa y fascinante variedad de señales de cortejo.

Con frecuencia, los animales usan sonidos para indicar su sexo y especie. Los saltamontes y grillos machos indican su sexo y especie con chirridos, y un macho de mosca de la fruta lo hace con un zumbido que produce al vibrar un ala. Las señales acústicas también pueden usarse para que las potenciales parejas comparen pretendientes rivales. Durante la época de apareamiento, los murciélagos cabeza de martillo machos se reúnen y producen un coro de sonoros graznidos. Los machos tienen una cabeza muy grande que les ayuda a resonar las vocalizaciones (**FIG. 26-23**). Las hembras vuelan entre los machos reunidos, y escuchan sus llamados antes de elegir un macho para aparearse.

Muchas especies usan exhibiciones visuales para cortejar. Los lagartos esgrimistas macho, por ejemplo, balancean sus cabezas en un ritmo específico de la especie, y las hembras prefieren el



▲ **FIGURA 26-23 Vocalizaciones sexuales** La enorme cabeza de un murciélago cabeza de martillo macho actúa con resonador que amplifica las sonoras llamadas de cortejo del macho.

ritmo de su propia especie. Los elaborados proyectos de construcción de los machos de aves de emparrado (*Ptilonorhynchidae*) y la garganta escarlata de los fregata macho sirven como ostentosos anuncios del sexo, la especie y la calidad del macho (**FIG. 26-24**).

Las feromonas también pueden tener un importante papel en el comportamiento reproductivo. Una hembra sexualmente receptiva de polilla de la seda, por ejemplo, se sienta en silencio y libera un mensaje químico que pueden detectar los machos hasta a cinco kilómetros de distancia. Los receptores exquisitamente sensibles y selectivos sobre las antenas de los machos de polilla de la seda responden sólo a algunas moléculas de la sustancia, lo que les permite viajar contra el viento a lo largo de un gradiente de concentración para encontrar a la hembra (**FIG. 26-25a**). El agua es un excelente medio para dispersar señales químicas, y los peces en general utilizan una combinación de feromonas y elaborados movimientos de cortejo para asegurar la liberación sincrónica de gametos. Los mamíferos, con su sentido del olfato tan desarrollado, con frecuencia dependen de las feromonas liberadas por la hembra durante sus periodos fértiles para atraer a los machos (**FIG. 26-25b**).



(a) Entramado de aves de emparrado



(b) Fregata macho

◀ **FIGURA 26-24 Exhibiciones sexuales** (a) Durante el cortejo, un macho de *Ptilonorhynchidae* construye un entramado con ramas y lo decora con objetos coloridos que él recolecta. (b) Un macho de fregata infla el saco escarlata de su garganta para atraer a las hembras que se aproximan.

PENSAMIENTO CRÍTICO El macho de *Ptilonorhynchidae* no ofrece protección, alimento u otros recursos a su pareja o descendencia. ¿Por qué, entonces, las hembras comparan cuidadosamente las enramadas de diferentes machos antes de elegir un compañero?



(a) Las antenas detectan feromonas



(b) Las narices detectan feromonas

▲ **FIGURA 26-25 Feromonas sexuales** (a) Las polillas macho encuentran a las hembras no al verlas, sino al seguir en el aire feromonas liberadas por las hembras. Dichos aromas los perciben receptores en las enormes antenas del macho, cuya enorme área superficial maximiza las posibilidades de detectar la fragancia femenina. (b) Cuando los perros se reúnen, por lo general se huelen mutuamente cerca de la base de la cola. Las glándulas odoríferas ubicadas ahí transmiten información acerca del sexo y el interés de apareamiento del portador.

PENSAMIENTO CRÍTICO Las perras usan una feromona para señalar la disposición a la copulación, pero los mandriles hembras (véase la Fig. 26-16) indican la disposición a la copulación con una señal visual. ¿Qué diferencias predecirías entre los métodos de búsqueda de alimento para las dos especies?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Sexo y simetría

Si las hembras se sienten atraídas por los machos simétricos, uno esperaría que ellas valoraran la simetría de las señales visuales de los machos que funcionan en la atracción de las parejas. Por ejemplo, un macho de pinzón doméstico tiene un parche de brillantes plumas rojas sobre la corona de su cabeza, y los investigadores han demostrado que los machos cuyos parches de corona están brillantemente coloreados tienen más probabilidad de atraer una pareja que los machos con parches opacos. Pero los machos con parches que son *tanto* coloridos *como* enormemente simétricos tienen el mayor éxito reproductivo de todos.

Los animales se advierten mutuamente acerca de los depredadores

Los animales pueden comunicarse acerca de amenazas, en especial aquellas provenientes de los depredadores. Cuando a los pulgones los ataca un depredador, secretan una feromona de alarma que hace que los receptores dejen de alimentarse y se alejen de la señal. Si una ardilla de Belding divisa a un depredador que se aproxima, produce un llamado de alarma que envía a las ardillas cercanas en busca de seguridad. En algunos casos, variadas señales de alarma pueden transmitir mensajes diferentes. Por ejemplo, los cercopitecos verdes producen diferentes llamados en respuesta a las amenazas de cada uno de sus principales depredadores: serpientes, leopardos y águilas. La respuesta de los cercopitecos que escuchan cada uno de estos llamados es adecuada al depredador particular. El “ladrido” que advierte de un leopardo u otro carnívoro de cuatro patas hace que los monos en el suelo suban a los árboles, y los que están en los árboles suban más alto.

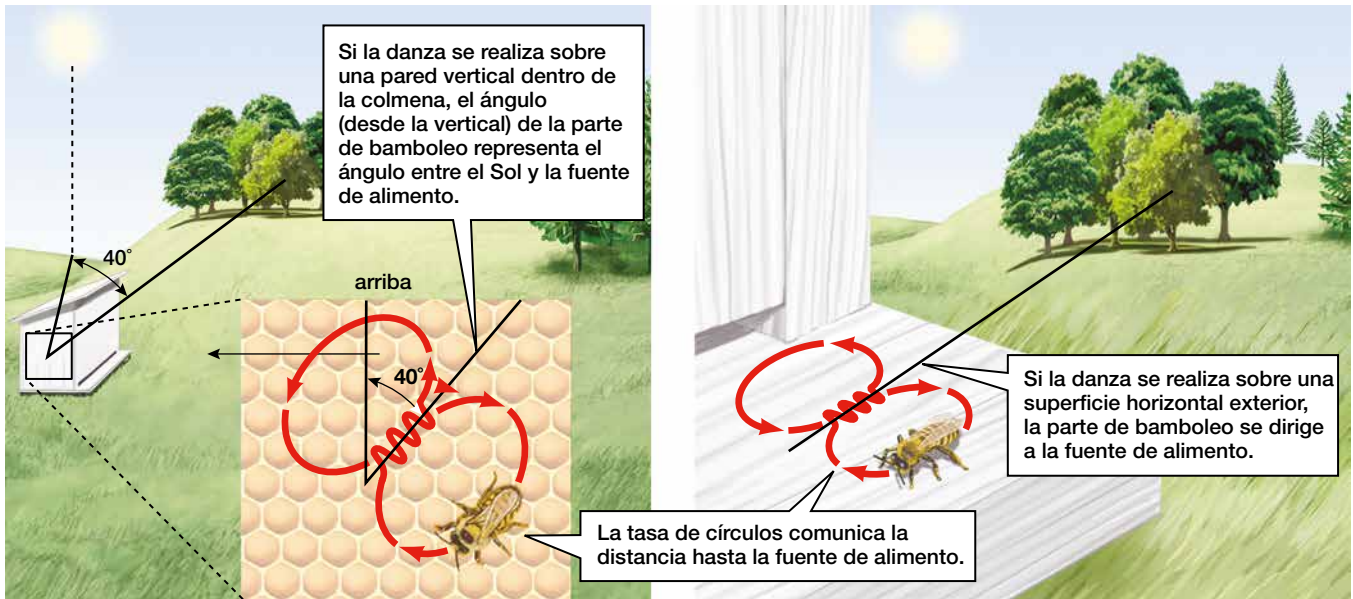
El llamado “rraup”, que advierte la presencia de un águila u otra ave cazadora, hace que los monos en el suelo miren hacia arriba y busquen refugio, mientras que los monos que ya están en los árboles caen hacia el cobijo de las ramas más bajas y más densas. El llamado “cascada” que indica la presencia de una serpiente hace que los monos se yergan y busquen al depredador en el suelo.

Los animales comparten información acerca de los alimentos

Los animales que viven en grupos pueden compartir información acerca de la comida. Por ejemplo, las termitas forrajeras que descubren alimento tienden un rastro de feromonas desde el alimento hasta el nido, y otras termitas siguen el rastro (**FIG. 26-26**).



▲ **FIGURA 26-26 Comunicación acerca de la comida** Un rastro de feromonas, secretada por termitas desde su propia colonia, orienta a las termitas forrajeras hacia una fuente de alimento.



▲ **FIGURA 26-27 Lenguaje de las abejas: la danza de las abejas** Una forrajera, que regresa de una rica fuente de néctar, realiza una danza de abejas que comunica la distancia y dirección de la fuente de alimento conforme otras forrajeras se reúnen alrededor de ella, y la tocan con sus antenas. La abeja se mueve en línea recta mientras sacude su abdomen de ida y vuelta (“bambolea”) y zumba sus alas. Ella repite este baile una y otra vez en la misma ubicación, y forma círculos en direcciones alternas.

Las abejas melíferas comparten información acerca de la ubicación de alimento mediante una **danza de abejas** (FIG. 26-27) que por lo general se realiza en la oscuridad dentro de una colmena. Otras abejas se apiñan alrededor de la bailarina y, mediante las vibraciones desde las alas y el cuerpo en movimiento de la bailarina, se transmite un mensaje.

La comunicación ayuda a la cohesión social

Los lazos sociales entre los animales pueden establecerse o reforzarse a través de la comunicación mediante el tacto. Por ejemplo, el regreso de un individuo familiar a su grupo se facilita por el contacto, como cuando un elefante pone su trompa en la boca de un recién llegado, dos coyotes reunidos tocan sus narices, o una

hormiga toca con sus antenas a un miembro de la colonia que regresa. La señalización social a través del contacto es en especial evidente en los primates, que tienen muchos gestos (incluidos besos, caricias con el hocico, palmaditas, arrumacos y acicalamiento) que facilitan la cohesión social (FIG. 26-28).

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir cómo funcionan las señales en la agresión, el cortejo y el apareamiento?
- describir cómo los animales comparten información acerca de los depredadores y la comida?



▲ **FIGURA 26-28 Acicalamiento** Un papión olivo adulto acicala a un juvenil. El acicalamiento tanto refuerza las relaciones sociales como remueve detritus y parásitos del pelaje.

26.6 ¿POR QUÉ JUEGAN LOS ANIMALES?

Muchos animales juegan. Los hipopótamos pigmeos se empujan unos a otros, se sacuden y lanzan sus cabezas, chapotean en el agua y hacen piruetas sobre sus patas traseras. Las nutrias se deleitan en elaboradas acrobacias. Los delfines nariz de botella balancean peces sobre sus hocicos, lanzan objetos y los llevan en sus bocas mientras nadan. Los bebés vampiro se persiguen, luchan y palmean unos a otros con sus alas. Incluso se ha visto que los pulpos practican un juego: empujan objetos lejos de ellos y hacia una corriente, luego esperan a que los objetos floten a la deriva, sólo para empujarlos de vuelta hacia la corriente y comenzar de nuevo el ciclo.

Aunque el comportamiento de juego parece fácil de reconocer, es desafiante formular una definición precisa de juego. Una definición muy utilizada describe al **juego** como un comportamiento que parece carecer de alguna función inmediata, y que con frecuencia incluye versiones modificadas de comportamientos usados en otros contextos.



(a) Chimpancés



(b) Osos polares



(c) Zorros rojos

◀ **FIGURA 26-29** Animales jóvenes durante el juego

Los animales juegan solos o con otros animales

El juego puede ser solitario, como cuando un solo animal manipula un objeto, como un gato con una bola de lana, o cuando un macaco elabora y juega con una bola de nieve. El juego también puede ser social. Con frecuencia, los animales jóvenes de la misma especie juegan juntos, pero los progenitores pueden unirlos. Por lo general, el juego social incluye persecuciones, huidas, luchas, patadas y mordidas suaves (**FIG. 26-29**).

Los animales jóvenes juegan con más frecuencia que los adultos. En general, el juego toma prestados movimientos de otros comportamientos (ataque, huida, acechar, etcétera) y usa considerable energía. Además, el juego es potencialmente peligroso. Muchos seres humanos jóvenes y otros animales son lesionados, y algunos mueren, durante el juego. Además, el juego puede distraer a un animal de la presencia del peligro mientras se hace visible a los depredadores. De modo que, ¿por qué juegan los animales?

El juego ayuda al desarrollo comportamental

Es probable que el juego tenga valor de supervivencia y que la selección natural ha favorecido a aquellos individuos que se involucran en actividades lúdicas. Una de las mejores explicaciones para el valor de supervivencia del juego es la *hipótesis práctica*. Dicha hipótesis sugiere que el juego permite a los animales jóvenes adquirir experiencia en comportamientos que usarán como adultos. Al realizar estos actos de manera repetitiva en el juego, el animal practica habilidades que más tarde serán importantes para la caza, la huida o las interacciones sociales.

El juego es más intenso temprano en la vida, cuando el cerebro se desarrolla y se forman conexiones neuronales cruciales. Las especies con cerebros grandes tienden a ser más juguetonas que aquellas con cerebros pequeños. Puesto que los cerebros más grandes por lo general están vinculados con mayor capacidad de aprendizaje, esta relación apoya la hipótesis de que las habilidades adultas se aprenden durante el juego juvenil. Observa los juegos bruscos de los niños o cómo juegan a perseguirse, y verás cómo el juego puede aumentar la fuerza y la coordinación y desarrolla habilidades que habrían ayudado a la supervivencia de los ancestros humanos cazadores.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir las características del juego animal y algunos ejemplos del mismo?
- describir una hipótesis acerca de la función del juego?

26.7 ¿QUÉ TIPOS DE SOCIEDADES FORMAN LOS ANIMALES?

La sociabilidad, la tendencia a asociarse con otros y formar grupos, es una característica muy extendida de la vida animal. La mayoría de los animales interactúan al menos un poco con otros miembros de su especie. Muchos pasan toda su vida en la compañía de otros, y algunas especies desarrollaron sociedades complejas enormemente estructuradas.

La vida en grupo tiene ventajas y desventajas

Vivir en un grupo tiene tanto costos como beneficios, y una especie no evolucionará comportamiento social a menos que los beneficios de hacerlo superen los costos. Los beneficios para los animales sociales incluyen los siguientes:

- Aumenta las habilidades para detectar, repeler y confundir depredadores.
- Aumenta la eficiencia de caza o la habilidad para marcar recursos alimenticios localizados.
- Resultan ventajas del potencial para la división de la mano de obra dentro del grupo.
- Aumenta la probabilidad de encontrar parejas.

En el lado negativo, los animales sociales pueden encontrar:

- Aumento de la competencia por recursos limitados.
- Aumento del riesgo de infección por enfermedades contagiosas.
- Aumento del riesgo de que otros miembros del grupo maten a la descendencia.
- Aumento del riesgo de ser detectado por los depredadores.

La sociabilidad varía entre especies

El grado en el que cooperan los animales de la misma especie varía de una especie a otra. Algunos tipos de animales, como el puma, son básicamente solitarios; las interacciones entre adultos constan de breves encuentros agresivos y apareamiento. Otros animales forman grupos sociales poco organizados, como los bancos de peces, las parvadas de aves y las manadas de bueyes almizcleros (**FIG. 26-30**). Incluso otros forman grupos sociales más estructurados que pueden incluir relaciones más complejas entre los miembros. Por ejemplo, los miembros de una tropa de papiones con frecuencia forman alianzas; si un papión es amenazado por otro en la tropa, los demás miembros de su alianza pueden llegar a su defensa. De igual modo, los machos de los delfines nariz de botella con frecuencia forman alianzas de dos o tres animales que cooperan para monopolizar y defender a las hembras



▲ **FIGURA 26-30** Cooperación en grupos sociales poco organizados

Una manada de bueyes almizcleros funciona como una unidad cuando es amenazada por depredadores como los lobos. Los machos forman un círculo, con los cuernos hacia afuera, alrededor de las hembras y los juveniles.



▲ **FIGURA 26-31** Cooperación en una sociedad compleja Las ratas topo lampiñas son roedores enormemente sociales. Los individuos en una colonia pertenecen a diferentes castas.

reproductivas. Diferentes alianzas de delfines pueden unirse para formar superalianzas que se involucran en concursos con otras superalianzas para “robar” hembras.

En algunas especies, el comportamiento social incluye división del trabajo. Considera a la araña *Anelosimus studiosus*. Estas arañas viven en grupos de hasta 50 que construyen grandes redes comunitarias que capturan presas más grandes de las que una araña solitaria podría atrapar por cuenta propia. Los miembros del grupo cooperan para criar a todos los descendientes del grupo. En esta sociedad arácnida, diferentes miembros realizan distintos papeles. Algunas cuidan los huevecillos y regurgitan alimento para alimentar a las arañas jóvenes. Otras mantienen las redes, capturan presas y defienden la colonia.

La división del trabajo es más extrema en las sociedades rígidamente estructuradas de muchas abejas, hormigas y termitas, y de las ratas topo lampiñas (**FIG. 26-31**). En estas sociedades, los individuos nacen en una de varias castas. Por ejemplo, en las ratas topo lampiñas, que viven en grandes colonias subterráneas en el sur de África, la colonia está dominada por la *reina*, la única hembra reproductiva, a quien todos los otros miembros son *trabajadores* subordinados. Algunos trabajadores limpian los túneles y recolectan alimento. Otros cavan nuevos túneles o defienden la colonia contra los depredadores y los miembros de otras colonias.

La colmena de las abejas melíferas también contiene una sola reina. Su principal función es producir huevos (hasta mil al día). Las abejas macho, llamados *zánganos*, sirven sólo como parejas sexuales para la reina y mueren tan pronto como se completan sus labores de apareamiento. La colmena es operada por trabajadoras hembras estériles. Las labores de las trabajadoras incluyen transportar alimento a la reina y las larvas en desarrollo, producir celdas hexagonales de cera donde la reina deposita sus huevos, limpiar la colmena y remover a los muertos, proteger la colmena contra intrusos y forrajear el alimento mediante la recolección de polen y néctar para la colmena.

La reciprocidad o el parentesco promueven la evolución de la cooperación

En las sociedades animales descritas, los individuos en ocasiones se comportan en formas que ayudan a otros pero parecen colocar a quien ayuda en una desventaja inmediata. Un papión ayuda a

defender a otro, y se pone a sí mismo en riesgo de lesión. Una araña social pasa tiempo y energía capturando insectos para que coman otras arañas. Las abejas trabajadoras pasan sus vidas haciendo trabajo duro pero no se reproducen. Existen muchos otros ejemplos: los vampiros pueden regurgitar parte de la sangre que comieron para alimentar a otros vampiros que no encontraron alimento; las ardillas terrestres pueden arriesgar su propia seguridad al advertir al resto de su grupo acerca de un depredador que se aproxima; las charas floridananas maduras jóvenes, en lugar de aparearse, pueden permanecer en el nido de sus progenitores y ayudarlos a criar nidadas posteriores.

A primera vista, dicho comportamiento cooperador parece ser **altruismo**, comportamiento que reduce el éxito reproductivo de un individuo para beneficio de otro. Pero el altruismo verdadero presenta un enigma evolutivo. Si los individuos realizan autosacrificio que reduce su supervivencia y reproducción, ¿por qué los alelos que contribuyen a este comportamiento no se eliminan de la poza génica?

Una posibilidad es que los comportamientos de cooperación que reducen la capacidad de un individuo sobre el corto plazo en realidad lo aumentan a largo plazo. Por ejemplo, ayudar a otro individuo ahora puede pagar beneficios más tarde, cuando el favor se regrese. Es más probable que tal *reciprocidad* sea la base de la cooperación en los grupos que permanecen unidos durante un tiempo prolongado y donde los individuos se reconocen y recuerdan unos a otros. La cooperación también puede ser favorecida cuando otros miembros del grupo son parientes cercanos del individuo altruista. Puesto que los parientes cercanos comparten alelos, el individuo altruista puede promover la sobrevivencia de sus propios alelos a través de comportamientos que maximizan la sobrevivencia de sus parientes cercanos. Este concepto se llama **selección de linaje**. Se cree que la selección de linaje subyace a la cooperación en muchas sociedades animales, acaso incluyendo a las de los insectos sociales como las abejas melíferas, cuyo distintivo sistema de determinación sexual produce trabajadoras hembras que genéticamente son muy similares unas a otras.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- mencionar las ventajas y desventajas de vivir en un grupo y describir los diferentes grados de sociabilidad que ocurren entre los mamíferos?
- describir algunas hipótesis para la evolución de la cooperación en las sociedades animales?

26.8 ¿LA BIOLOGÍA PUEDE EXPLICAR EL COMPORTAMIENTO HUMANO?

Los comportamientos de los seres humanos, como el de todos los demás animales, tienen una historia evolutiva. Por tanto, los métodos y conceptos que ayudan a entender y explicar el comportamiento de otros animales también pueden ayudar a entender y explicar el comportamiento humano.

El comportamiento de los recién nacidos tiene un gran componente innato

Puesto que los recién nacidos no han tenido tiempo de aprender, puede suponerse que gran parte de su comportamiento es innato. El movimiento rítmico de la cabeza de un infante en busca del



▲ **FIGURA 26-32 Un instinto humano** Chuparse el pulgar es un hábito difícil de erradicar en los niños pequeños, porque el succionar objetos de tamaño adecuado es un comportamiento instintivo de búsqueda de alimento. Este feto chupa su pulgar aproximadamente a los cuatro meses de desarrollo.

pecho de su madre es un comportamiento innato que se expresa en los primeros días después del nacimiento. El succionar, que se puede observar incluso en un feto humano, también es innato (**FIG. 26-32**). Otros comportamientos observados en los recién nacidos incluyen asir con manos y pies y realizar movimientos de caminata cuando el cuerpo se mantiene erecto y con soporte.

Otro ejemplo es la sonrisa, que puede ocurrir poco después del nacimiento. Al principio, la sonrisa puede ser inducida por casi cualquier objeto que se aproxime al recién nacido. Sin embargo, esta respuesta innata inicial pronto se modifica por la experiencia. Los infantes de hasta dos meses de edad sonreirán en respuesta a un estímulo que consta de dos manchas del tamaño de un ojo, que en esta etapa de desarrollo es un estímulo más potente para la sonrisa que una representación más precisa de un rostro humano. Pero conforme continúa el desarrollo del niño, el aprendizaje y mayor desarrollo del sistema nervioso interactúan para limitar la respuesta a representaciones más correctas de un rostro.

Los recién nacidos prefieren las voces de su madres a las de otras voces femeninas. Incluso en sus primeros tres días de vida, los infantes pueden condicionarse a producir ciertos ritmos de succión cuando se usa la voz de su madre como reforzamiento (**FIG. 26-33**). La capacidad del infante para aprender la voz de su madre y responder positivamente a ella dentro de días de su nacimiento tiene fuertes paralelos con la impronta y puede ayudar a iniciar el apego con la madre.

Los seres humanos juveniles adquieren lenguaje con facilidad

Uno de los conocimientos más importantes a partir de los estudios de aprendizaje animal es que los animales tienen una tendencia innata por tipos específicos de aprendizaje que son importantes para el modo de vida de su especie. En los seres humanos, una de tales tendencias innatas es para la adquisición de lenguaje. Los niños pequeños son capaces de adquirir lenguaje rápidamente y casi sin esfuerzo; por lo general adquieren un vocabulario de 28 mil palabras antes de los 8 años de edad.



▲ **FIGURA 26-33** Los recién nacidos prefieren la voz de su madre Con un chupón conectado a una computadora que reproduce cintas de audio, el investigador William Fifer demostró que los recién nacidos pueden condicionarse a succionar a tasas específicas con la finalidad de escuchar la voz de su madre a través de los audífonos. Por ejemplo, si el infante succiona más rápido que lo normal, se reproduce la voz de su madre; si succiona más lentamente, se reproduce la voz de otra mujer. Los investigadores descubrieron que los infantes aprenden con facilidad y están ansiosos de trabajar duro en esta tarea sólo para escuchar la voz de su madre, se supone que es porque se acostumbraron a su voz en el útero.

La investigación sugiere que los seres humanos nacen con un cerebro que ya está listo para esta disposición temprana con el lenguaje. Por ejemplo, un feto humano comienza a responder a sonidos durante el tercer trimestre de embarazo, e investigadores demostraron que los infantes pueden distinguir entre sonidos consonantes hacia las seis semanas después del nacimiento. En un experimento, infantes succionaban un chupón que contenía un transductor de fuerza para registrar la tasa de succión. Los infantes fueron condicionados para succionar a una tasa más alta en respuesta a la reproducción de voces adultas que emitían varios sonidos consonantes. Cuando un sonido (como “ba”) se presentaba repetidamente, los infantes se habituaban y reducían su tasa de succión. Pero cuando se presentaba un nuevo sonido (como “pa”), aumentaba la tasa de succión, lo que revela que los infantes percibían el nuevo sonido como diferente.

Los comportamientos compartidos por diversas culturas pueden ser innatos

Otra forma de estudiar las bases innatas del comportamiento humano es comparar actos simples realizados por personas de diversas culturas. Este enfoque comparativo ha revelado varios gestos que parecen formar un sistema de señalización humano universal, y por tanto tal vez innato. Tales gestos incluyen expresiones faciales para placer, ira y desdén, y movimientos de saludo como una mano levantada o el “destello de ojos” (en el que los ojos se abren mucho y las cejas se elevan con rapidez). Se presume que la evolución de las vías neuronales subyacentes a estos gestos dependió de las ventajas que se acumulaban tanto en el emisor

como en el receptor al compartir información acerca del estado emocional e intenciones del emisor. Un método de comunicación entre toda la especie tal vez fue en especial importante antes de la llegada del lenguaje y más tarde siguió siendo útil durante los encuentros entre personas que no compartían lenguaje común.

Ciertos comportamientos sociales complejos están extendidos entre diversas culturas. Por ejemplo, el tabú del incesto (evitación del apareamiento con parientes cercanos) parece ser universal a través de las culturas humanas (e incluso a través de muchas especies de primates no humanos). Sin embargo, parece improbable que una creencia compartida pueda codificarse en los genes. Algunos biólogos sugieren que el tabú es más una expresión cultural que un comportamiento adaptativo evolutivo. De acuerdo con esta hipótesis, el contacto cercano entre miembros de la familia temprano en la vida suprime el deseo sexual, y esta respuesta surge debido a las consecuencias negativas de la consanguinidad (como una mayor incidencia de enfermedades genéticas). La hipótesis no requiere suponer una creencia social innata, más bien propone la herencia de un programa de aprendizaje que hace que los seres humanos experimenten un tipo de impronta temprano en la vida.

Los seres humanos pueden responder a las feromonas

Aunque los principales canales de comunicación humana son a través de ojos y oídos, los seres humanos también parecen responder a mensajes químicos. En un experimento, por ejemplo, investigadores pidieron a nueve voluntarias que usaran almohadillas de algodón en sus axilas durante 8 horas cada día durante su ciclo menstrual. Luego las almohadillas se desinfectaban con alcohol y se frotaban sobre los labios superiores de otro conjunto de 20 mujeres (quienes reportaron que no podían detectar olores distintos al alcohol sobre las almohadillas). Las sujetos estuvieron expuestas a las almohadillas de esta forma cada día durante dos meses, con la mitad del grupo oliendo secreciones de axilas de mujeres en la parte temprana (preovulatoria) del ciclo menstrual, y la otra mitad expuesta a secreciones de axila más tarde en el ciclo (postovulación). Las mujeres expuestas a secreciones de ciclo temprano tuvieron ciclos menstruales más cortos que lo usual, y las mujeres expuestas a secreciones de ciclo tardío tuvieron menstruación demorada. Parece que las mujeres liberan

¿TE HAS PREGUNTADO...

Los sonidos más fuertes que unos 120 decibeles son dolorosos para el oído humano, pero algunos animales producen sonidos que son mucho más fuertes que esto. Los cantos de las ballenas azules, por ejemplo, pueden alcanzar 188 decibeles, más sonoro que el ruido que escucharías si te pararas junto a un avión jet durante el despegue. Pero el sonido conocido más fuerte de un animal lo produce un organismo mucho más pequeño, el camarón pistola. El camarón pistola no canta, sino que usa una garra especialmente modificada para disparar un chorro de agua a alta rapidez que aturde a su presa. Detrás del chorro se forma una burbuja de aire, y cuando la burbuja colapsa bajo la presión del agua circundante, la implosión produce un sonido que puede alcanzar 200 decibeles, mucho más sonoro que un arma disparando justo junto a tu oreja.

cuál es el animal más ruidoso del mundo?

diferentes feromonas, con distintos efectos sobre los receptores, en diferentes puntos del ciclo menstrual.

Otra investigación sugiere que las personas también pueden detectar los indicios químicos del miedo o el estrés. Por ejemplo, investigadores realizaron un experimento en el que recolectaron muestras de sudor de 144 personas. La mitad de las personas se muestrearon durante un salto en paracaídas por primera vez, con un minuto de caída libre; la otra mitad (los controles) se muestrearon durante un periodo de ejercicio. Después, los sujetos de prueba olieron uno de los dos tipos de muestras mientras se sometían a escaneo cerebral. Una región del cerebro llamada amígdala, que se asocia con emociones fuertes como el miedo y la ira, se activó en los sujetos que olieron el “sudor de estrés” de los paracaidistas, mas no en los sujetos que olieron el sudor de ejercicio. Al parecer, un químico presente en el sudor de las personas emocionalmente estresadas disparó una emoción similar, o al menos una respuesta cerebral similar, en las personas expuestas al químico.

Aunque los experimentos descritos ofrecen fuerte evidencia para la existencia de feromonas humanas, poco más se sabe acerca de la comunicación química en los seres humanos. Las moléculas reales que causan los efectos documentados por estos y otros experimentos permanecen desconocidas. En los seres humanos todavía no se descubren los receptores de mensajes químicos, y no se sabe si las “feromonas menstruales” y las “feromonas de estrés” son ejemplos de un importante sistema de comunicación o sólo son casos aislados de una capacidad vestigial. A pesar de los alentadores anuncios publicitarios de “feromonas de atracción sexual” en la televisión nocturna, la comunicación química en los seres humanos es un misterio científico que aguarda una solución.

ESTUDIO DE CASO / OTRO VISTAZO

Sexo y simetría

En el experimento descrito al comienzo de este capítulo, las mujeres encontraron que los hombres con los cuerpos más simétricos tienen los rostros más atractivos. Pero, ¿cómo supieron las mujeres cuáles hombres eran más simétricos? Después de todo, la medición de los investigadores de la simetría masculina se basó



▲ **FIGURA 26-34 Rostros con simetría variable** Investigadores usaron software avanzado para modificar la simetría facial. El rostro a la izquierda no está alterado; el que está a la derecha se modificó para ser más simétrico.

La investigación biológica del comportamiento humano es controversial

El estudio del comportamiento humano heredado y evolucionado es controversial, en especial entre los no científicos, porque desafía la creencia persistente de que el ambiente es el determinante más importante del comportamiento humano. Como se estudió antes en este capítulo, ahora se reconoce que todo el comportamiento tiene cierta base genética y que el comportamiento complejo en los animales no humanos por lo general combina elementos de comportamientos innatos y aprendidos. Por ende, parece cierto que el comportamiento humano está influido tanto por su historia evolutiva como por su herencia cultural. El debate acerca de la importancia relativa de la herencia y el ambiente en la determinación del comportamiento humano continúa, y es improbable que alguna vez se resuelva por completo. El estudio científico del comportamiento humano se ha dificultado porque uno no puede verse con objetividad desprendida ni experimentar con personas como si fuesen ratas de laboratorio. A pesar de estas limitaciones, hay mucho por aprender acerca de la interacción del aprendizaje y las tendencias innatas en los seres humanos.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir evidencia de que algunos comportamientos humanos y predisposiciones de aprendizaje sean innatos?
- describir evidencia de que el comportamiento humano está influido por feromonas?
- explicar por qué la investigación biológica del comportamiento humano es controversial?

en pequeñas diferencias en los tamaños de partes corporales que los jueces mujeres ni siquiera vieron durante el experimento.

Tal vez la simetría corporal masculina se refleja en la simetría facial, y las mujeres prefieren los rostros simétricos. Para poner a prueba esta hipótesis, un grupo de investigadores usó computadoras para alterar fotografías de rostros masculinos, ya sea aumentando o reduciendo su simetría (**FIG. 26-24**). Después, observadores mujeres heterosexuales calificaron cada rostro por su atractivo. Las observadoras tuvieron una fuerte preferencia por los rostros más simétricos.

¿Por qué las hembras preferirían aparearse con machos simétricos? La explicación más probable es que la simetría indica buena condición física. Las perturbaciones del desarrollo embriológico normal pueden hacer que los cuerpos sean asimétricos, de modo que un cuerpo enormemente simétrico indica desarrollo normal sano. Es probable que las hembras que se aparean con individuos cuya salud y vitalidad se anuncian mediante sus cuerpos simétricos tengan descendencia que sea igualmente saludable y vital.

CONSIDERA ESTO ¿La percepción de la belleza humana está determinada por estándares culturales o es parte de la constitución biológica, el producto de la herencia evolutiva? ¿Qué evidencia te persuadiría de que la belleza es un fenómeno biológico? ¿De qué es un fenómeno cultural?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

26.1 ¿Cómo surge el comportamiento?

Todo el comportamiento animal está influido tanto por factores genéticos como ambientales. Los biólogos distinguen entre comportamientos innatos, cuyo desarrollo no depende mucho de factores externos, de los comportamientos aprendidos, que requieren experiencias más extensas con estímulos ambientales para su desarrollo. Los comportamientos innatos pueden realizarse de manera adecuada la primera vez que un animal encuentra el estímulo adecuado, mientras que el comportamiento cambia en respuesta al ambiente social y físico del animal.

26.2 ¿Cómo los animales compiten por recursos?

Aunque muchas interacciones de competencia se resuelven mediante agresión, son raras las lesiones serias. La mayoría de los encuentros agresivos se resuelven mediante despliegues que comunican la motivación, el tamaño y la fuerza de los combatientes. Algunas especies establecen jerarquías de dominio que minimizan la agresión y determinan el acceso a los recursos. Sobre la base de encuentros agresivos iniciales, cada animal adquiere un estatus en el que se somete a individuos más dominantes y, a su vez, domina a los subordinados. La territorialidad, un comportamiento en el que los animales defienden áreas donde se localizan recursos importantes, también minimiza los encuentros agresivos.

26.3 ¿Cómo se comportan los animales cuando se aparean?

La selección sexual ha favorecido los rasgos que ayudan a los machos a lograr acceso a las hembras y rasgos que ayudan a las hembras a elegir machos benéficos. Los machos pueden combatir para obtener hembras, ofrecerles regalos alimenticios para inducirlos a aparearse, o defender territorios que las atraen. Las hembras prefieren aparearse con machos que ganan concursos, ofrecen regalos de alta calidad o defienden territorios de alta calidad. Los machos también pueden competir al resguardar a sus hembras o al matar a la descendencia de otros machos. En una especie pueden coexistir múltiples comportamientos alternativos para el apareamiento.

26.4 ¿Cómo se comunican los animales?

La comunicación permite a los animales de la misma especie interactuar de manera efectiva en su búsqueda de parejas, alimento, cobijo y otros recursos. Los animales se comunican a través de señales visuales, acústicas, químicas (feromonas) y de contacto. La comunicación visual es silenciosa y puede transmitir información que cambia rápidamente. Las señales visuales son activas (movimientos corporales) o pasivas (forma y color corporales). La comunicación sonora también puede transmitir información que cambia rápidamente, y es efectiva cuando la visión es imposible. Las feromonas pueden detectarse después de que el emisor partió, y envía mensajes simples a lo largo del tiempo. Los animales que se asocian proximidad cercana pueden comunicarse mediante el tacto. En promedio, emisores y receptores se benefician de la comunicación, pero los canales de comunicación en ocasiones son explotados por animales que dañan a los comunicadores.

26.5 ¿Qué comunican los animales?

Los animales se comunican para gestionar las interacciones agresivas y reducir la ocurrencia de combates potencialmente peligrosos.

Las señales de apareamiento ayudan a los animales a reconocer la especie, el sexo, la receptividad sexual y la calidad de las potenciales parejas. Las señales de alarma advierten a otros animales de la presencia de depredadores. Los miembros de un grupo social pueden usar señales para compartir información acerca de la ubicación de alimento. El contacto físico refuerza los lazos sociales y es parte de muchos rituales previos al apareamiento.

26.6 ¿Por qué juegan los animales?

Los animales de muchas especies se involucran en comportamiento lúdico aparentemente desechable (y en ocasiones peligroso). El comportamiento lúdico en los animales jóvenes se ha favorecido por la selección natural, tal vez porque proporciona oportunidades para practicar y perfeccionar comportamientos que más tarde serán cruciales para la sobrevivencia y la reproducción.

26.7 ¿Qué tipos de sociedades forman los animales?

La vida social tiene tanto ventajas como desventajas, y las especies varían en el grado en el que cooperan sus miembros. Algunas especies forman sociedades cooperativas. Las más rígidas y muy organizadas son las de los insectos sociales como la abeja melífera, en la que los miembros siguen a lo largo de su vida papeles rígidamente definidos.

26.8 ¿La biología puede explicar el comportamiento humano?

Los investigadores aumentan cada vez más sus estudios acerca de si el comportamiento humano está influido por factores evolutivos genéticamente heredados. Este campo emergente es controversial. Puesto que no es posible experimentar libremente con seres humanos, y dado que el aprendizaje tiene un gran papel en casi todo comportamiento humano, los investigadores deben apoyarse en estudios de infantes recién nacidos y estudios culturales comparativos. Cada vez es mayor la evidencia de que la herencia genética tiene un papel en la personalidad, la inteligencia, los gestos universales simples, las respuestas a ciertos estímulos y la tendencia a aprender cosas específicas como el lenguaje en etapas particulares del desarrollo.

Términos clave

agresión 468	condicionamiento
altruismo 485	operante 470
aprendizaje 468	danza de las abejas 482
aprendizaje intuitivo 472	feromona 477
aprendizaje por ensayo y error 470	habituaación 469
aprendizaje social 471	impronta 469
comportamiento 467	innato 467
comunicación 476	jerarquía de dominio 473
condicionamiento clásico 470	juego 482
	selección de linaje 485
	territorialidad 473

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

1. Cuando un lagarto macho defiende cierta área, exhibe
 - a. aprendizaje intuitivo.
 - b. selección de linaje.
 - c. territorialidad.
 - d. altruismo.

2. Los beneficios para un individuo de vivir en un grupo social incluyen
 - a. aumento de la protección contra depredadores.
 - b. reducción en la competencia por alimento.
 - c. menos competencia por parejas sexuales.
 - d. menor incidencia de enfermedades infecciosas.
3. Muy temprano en sus vidas, los polluelos se encojen con temor cuando una hoja flota sobre su cabeza. Más tarde aprenden a ignorarla. Este tipo de aprendizaje se llama
 - a. impronta.
 - b. habituación.
 - c. condicionamiento operante.
 - d. aprendizaje intuitivo.
4. Las tortugas marinas juveniles se dirigen al océano de inmediato al salir del cascarón. Es muy probable que este comportamiento sea
 - a. innato.
 - b. aprendido a través de ensayo y error.
 - c. condicionado clásicamente.
 - d. resultado de la habituación.
5. Cuando los animales se involucran en _____, con frecuencia realizan despliegues que los hacen parecer tan grandes y peligrosos como sea posible.
 - a. cortejo
 - b. altruismo
 - c. selección de linaje
 - d. agresión

Llena los espacios

1. En general, los comportamientos animales surgen de una interacción entre la _____ del animal y su _____. Algunos comportamientos se realizan correctamente la primera vez que un animal encuentra el _____ adecuado. Tales comportamientos se describen como _____.
2. El juego casi seguramente es un comportamiento adaptativo porque usa considerable _____, y puede distraer al animal de la observación de _____. La explicación más probable a por qué los animales juegan es la "hipótesis _____", que afirma que el juego enseña al animal joven _____ que serán útiles cuando _____. Esta hipótesis es apoyada por la observación de que los animales que tienen _____ más grandes tienen más probabilidad de jugar.
3. Una de las formas más simples de aprendizaje es _____, que se define como un declive en respuesta a un estímulo _____ inofensivo. Un tipo diferente de aprendizaje en el que el sistema nervioso de un animal está rígidamente programado para aprender cierto comportamiento durante cierto periodo de su vida se llama _____. El marco temporal durante el cual ocurre tal aprendizaje se llama _____.
4. Con frecuencia, los animales lidian con competencia por recursos mediante comportamiento _____. Dichos conflictos por lo general se resuelven a través de _____, que permite a los animales que compiten valorarse mutuamente sin _____ uno a otro. Los animales que resuelven conflictos de esta forma con frecuencia muestran su _____ y hacen que sus cuerpos parezcan _____.
5. La defensa de un área donde se ubican recursos importantes se llama _____. Los ejemplos de recursos importantes que pueden defenderse incluyen lugares para _____, _____, _____ y _____. Dichos recursos más comúnmente los defiende, ¿cuál sexo? _____. ¿Tales espacios por lo general se defienden contra miembros de la misma o de diferente especie? _____.
6. Después de cada forma de comunicación, menciona una gran ventaja en el primer espacio y una gran desventaja en el segundo espacio. Feromonas: _____; _____. Despliegues visuales: _____; _____.

Preguntas de repaso

1. Explica por qué juegan los animales. Incluye las características del juego en tu respuesta.
2. Menciona cuatro sentidos a través de los cuales se comuniquen los animales, y proporciona un ejemplo de cada forma de comunicación. Para cada sentido mencionado, presenta tanto ventajas como desventajas de dicha forma de comunicación.
3. Un ave ignorará una ardilla en su territorio, pero actuará agresivamente hacia un miembro de su propia especie. Explica por qué.
4. ¿Por qué la mayoría de los encuentros agresivos entre los miembros de la misma especie son relativamente inocuos?
5. Discute las ventajas y desventajas de vivir en grupo.
6. ¿Qué tipos de evidencia pueden indicar que un comportamiento humano particular es innato?

Aplicación de conceptos

1. Los mosquitos macho se orientan hacia el zumbido de tono agudo de la hembra, y los mosquitos hembra, el único sexo que succiona sangre, son atraídos hacia el calor, la humedad y el dióxido de carbono exudado por su presa. Con esta información, diseña una trampa para mosquitos que explote los comportamientos innatos de un mosquito. Luego, diseña uno para polillas.
2. Describe y proporciona un ejemplo de una jerarquía de dominio. ¿Qué papel tiene en el comportamiento social? Proporciona un paralelo humano y describe su papel en la sociedad humana. ¿Los dos papeles son similares? ¿Por qué sí o por qué no? Repite este ejercicio para comportamiento territorial en seres humanos y en otro animal.
3. Tú eres el administrador de un aeropuerto. Los aviones están en peligro por el gran número de aves voladoras, que pueden ser succionadas por los motores y dañarlos. Sin dañar a las aves, ¿qué puedes hacer para desalentarlas de anidar y volar cerca del aeropuerto y sus aviones?

ESTUDIO DE CASO

El regreso de los elefantes marinos

En el siglo XIX y comienzos del siglo XX, el aceite para las lámparas y para lubricar partes mecánicas con frecuencia se obtenía de las ballenas. A mediados del siglo XIX, conforme la cacería agotó las poblaciones de ballenas en el Pacífico oriental cerca de California y México, los balleneros voltearon hacia los elefantes marinos septentrionales como una fuente alternativa de aceite. Un macho grande, que podía medir 4.5 m y pesar más de 2200 kg, podía producir más de 350 litros de aceite.

Aunque nadie lo sabe con certeza, tal vez había un par de cientos de miles de elefantes marinos a mediados del siglo XIX. Cada año, al comenzar el invierno, miles de machos salían del Pacífico hacia las playas en las islas fuera de las costas del sur de California y Baja California, México. Uno o dos meses después, hembras más pequeñas, pero mucho más abundantes, se arrastraban en las mismas playas. Algunas playas estaban tan repletas de elefantes marinos, que los cazadores tenían que esperar a que los animales se quitaran del camino antes de que pudieran dejar sus botes.

Al ser blancos tan fáciles, los elefantes marinos fueron diezmados en decenas de miles. En más o menos 20 años, los elefantes marinos casi habían desaparecido. Entre 1884 y 1892, no se vio un solo elefante marino por ninguna parte. Puesto que los elefantes marinos se volvieron tan raros, expediciones museológicas buscaban año tras año especímenes para sus colecciones. En 1892, una expedición del Smithsonian encontró nueve elefantes marinos en la Isla de Guadalupe, más o menos a 240 km de la

Los elefantes marinos septentrionales fueron cazados casi hasta su extinción en el siglo XIX. En la actualidad, son un atractivo turístico en la costa central de California.



costa de Baja California (y mataron a siete como especímenes). La investigación molecular moderna sugiere que, a finales del siglo XIX, quedaban entre 10 y 20 elefantes marinos. Estos pocos ejemplares se reprodujeron en playas aisladas y la población aumentó con lentitud. Sin embargo, una intensa búsqueda de la Isla de Guadalupe en 1922 sólo descubrió 264 elefantes marinos. El gobierno mexicano prohibió entonces la muerte o captura de elefantes marinos e incluso puso soldados en la Isla de Guadalupe para reforzar la prohibición. Poco después, Estados Unidos prohibió la cacería de elefantes marinos.

En la actualidad, existen alrededor de 200 mil elefantes marinos, que se reproducen tanto en islas como en playas continentales, incluidos sitios de avistamiento populares como Año Nuevo y San Simeón en la parte central de California. En este capítulo estudiarás el crecimiento de las poblaciones, desde las bacterias a los elefantes marinos hasta las personas. ¿Cuán rápido pueden crecer las poblaciones? ¿Cuánto tiempo pueden seguir creciendo? Dado que la Tierra no está cubierta con elefantes marinos o cualquiera otra especie de planta o animal, debe haber condiciones naturales que lentifiquen y detengan el crecimiento poblacional; ¿cuáles son algunos de estos factores limitantes?

DE UN VISTAZO

27.1 ¿Qué es una población y cómo cambia su tamaño?

27.2 ¿Cómo se regula el crecimiento poblacional?

27.3 ¿Cómo difieren las estrategias de historia de vida entre las especies?

27.4 ¿Cómo se distribuyen los organismos en las poblaciones?

27.5 ¿Cómo cambia la población humana?

27.1 ¿QUÉ ES UNA POBLACIÓN Y CÓMO CAMBIA SU TAMAÑO?

Una **población** está formada por todos los miembros de una especie particular que viven en un área específica y potencialmente pueden reproducirse mutuamente (véase la Fig. 1-10). Cada población forma parte de una **comunidad**, definida como un grupo de poblaciones en interacción de múltiples especies que viven en la misma área. Una comunidad y los componentes no vivientes del área (por ejemplo, suelo, aire y agua) forman un **ecosistema** (del griego *oikos*, que significa “lugar para vivir”). Un ecosistema natural puede ser tan pequeño como un charco o tan grande como un océano; puede ser un campo, un bosque o una isla. Todos los ecosistemas en toda la superficie habitable de la Tierra abarcan la **biosfera**. La **ecología** es el estudio de las interrelaciones de los organismos entre ellos y con su ambiente no vivo. Tu exploración de la ecología comienza con un panorama de las poblaciones.

Los cambios en el tamaño poblacional resultan del aumento natural y la migración neta

En los ecosistemas naturales, algunas poblaciones permanecen bastante estables en tamaño a lo largo del tiempo, algunas experimentan ciclos anuales, e incluso otras cambian, con frecuencia de manera dramática, en respuesta a complejas variables ambientales. Por ejemplo, si los miembros de una especie invaden nuevos territorios, como una isla, su población puede crecer rápidamente durante un momento, pero luego por lo general o se estabiliza o se derrumba.

Las poblaciones cambian de tamaño a través de nacimientos, muertes y migración neta. El **aumento natural** de una población es la diferencia entre nacimientos y muertes. Aunque puede sonar extraño, el aumento natural puede ser negativo (una disminución) si las muertes superan a los nacimientos. La migración neta de una población es la diferencia entre **inmigración** (migración hacia la población) y **emigración** (migración fuera de la población). Una población crece cuando la suma de aumento natural y la migración neta es positiva, y declina cuando esta suma es negativa. La ecuación para el cambio en el tamaño de la población dentro de un tiempo dado es:

cambio en tamaño poblacional = aumento natural (nacimientos – muertes) + migración neta (inmigración – emigración)

En la vida silvestre, la mayoría de las migraciones son emigraciones de animales jóvenes fuera de una población. Por ejemplo, el término “lobo solitario” proviene de los lobos jóvenes que emigran desde sus manadas de origen e inmigran hacia nuevas áreas donde pueden unirse a una manada existente o (si encuentran una pareja sexual) comenzar una manada propia. Conforme

los miembros de una población se reproducen, la emigración puede ayudar a mantener la población original en un tamaño que es relativamente estable y consistente con los recursos disponibles para sostenerla. Aunque la migración es significativa en algunas poblaciones naturales, en este texto, por simplicidad, se ignorará la migración y sólo se usarán las tasas de natalidad y mortalidad en los cálculos del crecimiento poblacional.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

El regreso de los elefantes marinos

En 1960, alrededor de 14 mil elefantes marinos usaron las playas de la Isla de Guadalupe, más de 90% de la población total en dicha época. Conforme Guadalupe se saturó, los elefantes marinos buscaron nuevas playas. Puesto que muchos elefantes migraron hacia nuevo territorio en California, la inmigración fue un factor importante en el crecimiento poblacional de los elefantes marinos en las playas e islas de California durante mediados y finales del siglo XX. Pero, ¿por qué se saturaron las playas mexicanas? ¿Y por qué las playas de California se están saturando con elefantes marinos en la actualidad?

La tasa de natalidad, la tasa de mortalidad y el tamaño poblacional inicial afectan el crecimiento de las poblaciones

Las poblaciones que crecen agregan individuos en proporción al tamaño de la población, en forma muy parecida a una cuenta bancaria que acumula interés compuesto: las cuentas bancarias grandes ganan más dinero por el interés que las pequeñas, incluso si la tasa de interés es la misma. La **tasa de crecimiento** (r) de una población es el cambio en el tamaño poblacional por individuo por unidad de tiempo (en los ejemplos de este libro se usará un año). La tasa de crecimiento de una población es igual a su **tasa de natalidad** (b), los nacimientos por individuo por unidad de tiempo, menos su **tasa de mortalidad** (d), las muertes por individuo por unidad de tiempo:

$$b - d = r$$

(tasa de natalidad) (tasa de mortalidad) (tasa de crecimiento)

Si la tasa de natalidad supera la de mortalidad, la tasa de crecimiento poblacional será positiva y el tamaño de la población crecerá. Si la tasa de mortalidad supera la de natalidad, la tasa de crecimiento será negativa y el tamaño de la población declinará. Las tasas de natalidad y de mortalidad se expresan como porcentajes o fracciones decimales; por ejemplo, si la mitad de la población muere cada año, entonces la tasa de mortalidad es 50%, o 0.5.

Calcula la tasa de crecimiento de una manada de 100 ciervos cola blanca adultos, con 50 machos y 50 hembras. Las hembras adultas de colas blancas en general dan a luz a gemelos cada año, de modo que la población produce 100 cervatillos (50 hembras $\times$ 2 cervatillos por hembra = 100 cervatillos). Por tanto, la tasa de natalidad es 1.0 nacimiento por individuo por año.

Se simplificará la biología del ciervo cola blanca y se supondrá que los cervatillos hembra maduran y producen sus propios cervatillos al año siguiente. Los depredadores y la caza matan muchos cervatillos y algunos adultos, quizá 70 al año, para una tasa de mortalidad de 0.7. En consecuencia, la tasa de crecimiento anual por individuo es 0.3:

$$1.0 - 0.7 = 0.3$$

(tasa de natalidad) (tasa de mortalidad) (tasa de crecimiento)

Para calcular el crecimiento poblacional por unidad de tiempo (G), se multiplica la tasa de crecimiento (r) por el tamaño poblacional (N) al comienzo del intervalo de tiempo:

$$G = r \times N$$

(crecimiento poblacional por unidad de tiempo) (tasa de crecimiento) (tamaño poblacional)

El crecimiento de la manada de ciervos durante el primer año (G) es $0.3 \times 100 = 30$. A una tasa de crecimiento (r) constante, G y N aumentan ambos con cada intervalo de tiempo sucesivo. En el ejemplo, la manada comienza su segundo año con 130 ciervos (el nuevo valor de N). Si r permanece igual, entonces la manada agrega 39 ciervos (el nuevo valor de G) durante este segundo año ($0.3 \times 130 = 39$), para una población total de 169. En el tercer año, la manada agrega 51 ciervos ($0.3 \times 169 = 51$), etcétera.

Desde luego, las poblaciones reales nunca siguen de manera exacta esta ecuación. En vez de ello, la ecuación sólo proporciona estimaciones de tamaños poblacionales a lo largo del tiempo. Más aún: las condiciones ambientales nunca permanecen iguales durante mucho tiempo, de modo que las tasas de natalidad y de mortalidad de las poblaciones reales fluctúan de año en año.

Una tasa de crecimiento positivo constante resulta en crecimiento exponencial

Como muestra este ejemplo, una tasa de crecimiento positiva constante agrega números cada vez mayores a una población durante cada periodo sucesivo; a esto se le llama **crecimiento exponencial**. Si el tamaño de una población que crece de manera exponencial se grafica contra el tiempo, se producirá una forma característica llamada **curva J** (FIG. 27-1). Observa que el crecimiento exponencial no requiere tasas de crecimiento altas. Como puedes ver en la figura 27-1, el crecimiento exponencial ocurre a cualquier tasa positiva constante de crecimiento.

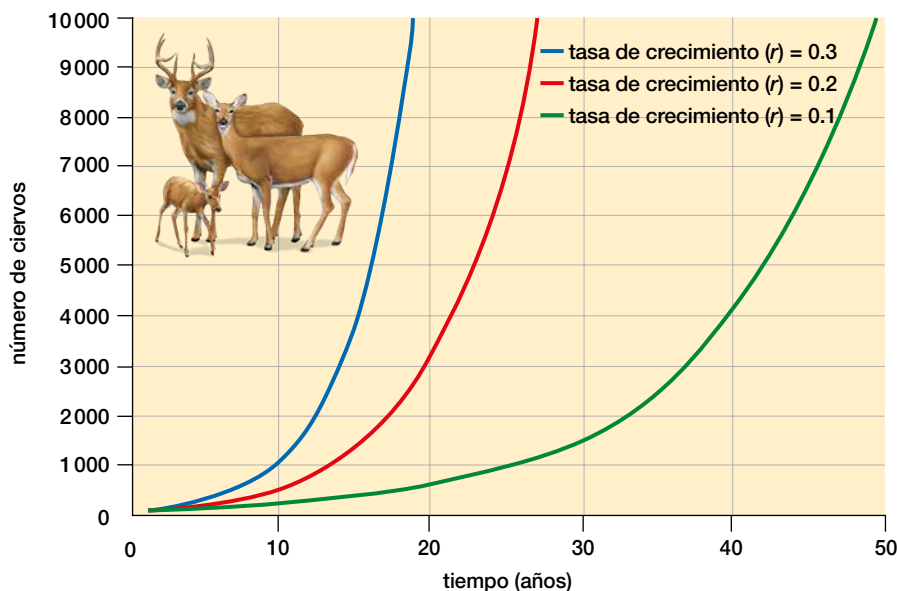
Pueden ocurrir diferencias en las tasas de crecimiento entre poblaciones o durante condiciones ambientales variables debido a diferencias en las tasas de natalidad, tasas de mortalidad o ambas. Por ejemplo, la manada de ciervos puede cambiar de una tasa de crecimiento de 0.3 a una de 0.1 ya sea por una reducción en la tasa de natalidad (por decir, de 1.0 a 0.8 por individuo por año, acaso debido a que las ciervas no obtienen suficiente comida en un año de sequía) o por un aumento en la tasa de mortalidad (de 0.7 a 0.9, si el número de depredadores aumenta). Desde luego, muchas diferentes combinaciones de cambios en las tasas de natalidad y de mortalidad también podrían reducir la tasa de crecimiento a 0.1 por individuo por año.

El potencial biótico es la tasa máxima a la que puede crecer una población

Cuántos descendientes puede producir un organismo es un rasgo heredado. Aunque el número promedio de descendientes que produce un individuo cada año varía de millones (para una ostra) hasta uno o menos (para seres humanos, puerco espines o elefantes), un organismo sano de cualquier especie tiene el potencial para reemplazarse muchas veces durante su vida reproductiva. El **potencial biótico** es la tasa máxima a la que una población particular puede aumentar. Las estimaciones de potencial biótico para cada especie suponen condiciones ideales (recursos ilimitados, no depredadores, no muertes) que permiten una tasa de natalidad máxima y una tasa de mortalidad mínima.

Los factores que influyen al potencial biótico incluyen los siguientes:

- La edad de la primera reproducción
- La frecuencia de la reproducción
- El número promedio de descendientes producidos cada vez que el organismo se reproduce
- La duración de la vida reproductiva del organismo
- La tasa de mortalidad bajo condiciones ideales



◀ **FIGURA 27-1 Crecimiento exponencial** La gráfica muestra el crecimiento de tres poblaciones hipotéticas de ciervos, cada una a partir de 100 adultos con la misma tasa de natalidad (1.0 por individuo por año), pero diferentes tasas de mortalidad (0.7 a 0.9 por individuo por año), lo que produce tres diferentes tasas de crecimiento: 0.3, 0.2 y 0.1 por individuo por año. Cualquier tasa positiva de crecimiento produce una curva de crecimiento exponencial (curva J), pero las tasas de crecimiento más altas conducen a poblaciones mayores mucho más rápidamente.

¿TE HAS PREGUNTADO ...

En tiempos modernos, Michelle Duggar, de Arkansas, tal vez estuvo cerca de demostrar el potencial biótico real de los seres humanos. Entre 1988 y 2009 parió 19 hijos (incluidos dos pares de gemelos), todos los cuales seguían sanos al 2015. Duggar también tuvo dos abortos. Si todos sus embarazos hubieran llegado a término, habría parido en promedio un hijo al año, durante poco más de 20 años. Para ver el crecimiento poblacional que puede producir este potencial biótico, comienza con una mujer que tenga un hijo cada año de los 20 a los 40 años de edad. Supón que la mitad de sus hijos son hembras y que seguirán teniendo hijos a esta misma tasa reproductiva, y luego factoriza estimaciones razonables para tasas de mortalidad a diversas edades. En 100 años, esta sola mujer podría tener 2.5 millones de descendientes, y en 200 años, ¡podría tener casi 3 billones!

cuántos niños puede tener una mujer?

Una especie con potencial biótico bajo, como los elefantes (las hembras pueden reproducirse sólo una vez cada 5 años), pueden tardar varios años en llegar al mismo tamaño poblacional que podría alcanzar en pocos meses una especie con un potencial biótico muy alto, como las moscas domésticas (que se reproducen cada pocas semanas). Sin embargo, sin importar el potencial biótico de una especie, el crecimiento exponencial sin control, incluso a tasas muy bajas, con el tiempo resultaría en un tamaño poblacional impactante.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo la migración y los incrementos naturales hacen que cambien los tamaños poblacionales?
- describir cómo se calcula el crecimiento poblacional y cómo la tasa de crecimiento interactúa con el tamaño poblacional para determinar cómo crecen las poblaciones por unidad de tiempo?
- definir *potencial biótico* y mencionar los factores que lo afectan?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

El regreso de los elefantes marinos

Los elefantes marinos hembra alcanzan la madurez sexual a los tres o cuatro años de edad y producen un cachorro cada año. Los elefantes marinos se reproducen estilo harem, con un gran macho único que por lo general monopoliza e insemina de 30 a 100 hembras. Aunque los machos alcanzan la madurez sexual a los cinco o siete años de edad, pocos son suficientemente poderosos como para adquirir un harem hasta los 7 o 10 años de edad; algunos nunca pueden competir. Más aún, aunque la esperanza de vida máxima es de alrededor de 20 años para las hembras, y de 15 años para los machos, sólo alrededor de uno en cinco sobreviven más allá de los cinco años de edad. Estos factores se combinan para producir un potencial biótico de alrededor de 12% al año. Pero las poblaciones de elefantes marinos casi nunca se reproducen a su potencial biótico. ¿Por qué?

27.2 ¿CÓMO SE REGULA EL CRECIMIENTO POBLACIONAL?

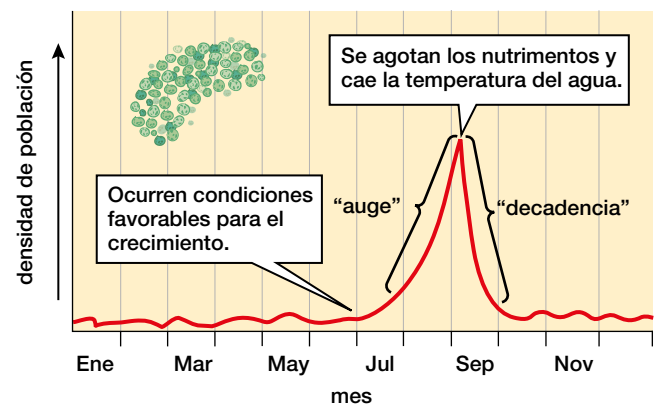
En 1859, Charles Darwin escribió: “No hay excepción a la regla de que cada ser orgánico aumenta de manera natural a una tasa tan alta que, si no se destruye, la Tierra pronto estaría cubierta por la progenie de un solo par”. En otras palabras: una población no puede seguir creciendo de manera indefinida. En las siguientes secciones se estudia cómo el tamaño poblacional resulta a partir de la interacción entre el potencial biótico y la **resistencia ambiental**, que consta de todos los factores que limitan el crecimiento poblacional, impuestos tanto por las partes vivientes del ambiente como por las no vivientes. La resistencia ambiental incluye interacciones entre organismos, como la depredación y la competencia por recursos limitados, y eventos como el clima congelante, tormentas, incendios, inundaciones y sequías.

El crecimiento exponencial en las poblaciones naturales siempre es temporal

La resistencia ambiental garantiza que ninguna población natural experimente crecimiento exponencial durante mucho tiempo.

El crecimiento exponencial ocurre en poblaciones con ciclos de auge y decadencia

El crecimiento exponencial ocurre en poblaciones que experimentan ciclos regulares en los que el crecimiento poblacional rápido es seguido por una súbita muerte masiva. Estos **ciclos de auge y decadencia** ocurren en varios organismos. Muchas especies de vida corta y reproducción rápida, desde microbios fotosintéticos hasta insectos, tienen ciclos poblacionales estacionales ligados a cambios en las lluvias, la temperatura o la disponibilidad de nutrientes, como se muestra para una población de bacterias fotosintéticas en la **FIGURA 27-2**. Los ciclos de auge y decadencia en estos y otros microorganismos acuáticos pueden impactar la salud humana, como se describe en el “Guardián de la Tierra: Los ciclos de auge y decadencia pueden ser malas noticias” en la página 494.



▲ **FIGURA 27-2** Un ciclo poblacional de auge y decadencia en bacterias fotosintéticas La densidad de una población hipotética de bacterias fotosintéticas en un lago. Estos microorganismos persisten a un nivel bajo hasta julio. Luego las condiciones se vuelven favorables para el crecimiento, y el crecimiento exponencial ocurre hasta principios de septiembre, cuando la población cae de manera vertiginosa.



Los ciclos de auge y decadencia pueden ser malas noticias

Aunque se han documentado desde tiempos bíblicos, durante las últimas décadas, en todo el mundo, han ocurrido con creciente frecuencia explosiones poblacionales de protistas y bacterias fotosintéticas unicelulares en ocasiones tóxicas. Llamadas colectivamente *floreCIMIENTO de algas nocivas* (HAB, por sus siglas en inglés), estas explosiones poblacionales de microorganismos tóxicos matan peces y enferman personas. También causan grandes pérdidas económicas a la industria pesquera porque almejas, mejillones y veneras se alimentan de estos organismos y concentran los venenos en sus cuerpos, lo que representa un peligro para los consumidores. Algunos de los venenos más dañinos son las neurotoxinas producidas por dinoflagelados (protistas), como la *Karenia brevis* (FIG. E27-1), que pueden alcanzar densidades de 20 millones por litro de agua. Ésta y otras especies de protistas pueden causar mareas rojas (véase la Fig. 21-9) que resultan en muertes masivas de peces, por lo general a finales de verano.

Muchas de las bacterias y protistas que producen explosiones de algas dañinas son residentes comunes de lagos y aguas costeras. ¿Qué hace que estas poblaciones “florezcán y exploten”? Aunque las razones son complejas y varían con la especie, siempre se requieren temperaturas cálidas de agua y nutrientes adecuados, como fósforo y nitrógeno. La escorrentía de estos nutrientes a partir de las actividades agrícolas humanas aumenta la frecuencia e intensidad de las HAB a lo largo del mundo. El cambio climático global también puede contribuir al problema, porque las aguas más calientes alientan el crecimiento más rápido de estos protistas y extienden su época de crecimiento. Las poblaciones que florecen entran

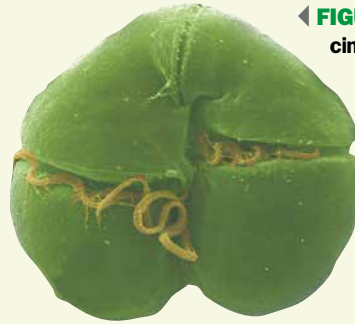


FIGURA E27-1 Una causa del florecimiento de algas nocivas El dinoflagelado *Karenia brevis* (visto en esta micrografía electrónica de barrido con color artificial) provoca florecimientos de algas nocivas en las aguas costeras de Florida y el Golfo de México. Estos florecimientos en ocasiones se conocen como mareas rojas, aunque los colores reales varían.

en “decadencia” cuando las enormes poblaciones de células agotan los nutrientes del agua local y la caída de las temperaturas del agua en otoño e invierno reduce aún más su tasa de reproducción.

PENSAMIENTO CRÍTICO Existen tres formas principales para minimizar los efectos de las HAB: evitar su ocurrencia, interrumpir o destruir los florecimientos en marcha, y (para reducir los impactos humanos) educar a las personas acerca de las acciones a tomar en caso de un florecimiento. Busca más acerca de cada uno de estos remedios. ¿Cuál sería preferible a largo plazo? ¿Cuáles son aplicables justo ahora? ¿Cuáles son sus costos y probables beneficios?

En los climas templados, las poblaciones de insectos crecen muy rápido durante la primavera y el verano, luego se desploman con los helados climas de invierno. Por ejemplo, las hembras de las moscas domésticas ponen alrededor de 120 huevos a la vez. Los huevos eclosionan y las moscas resultantes maduran en dos semanas. En consecuencia, en muchos climas, durante primavera y verano pueden ocurrir siete generaciones. Si no hubiera resistencia ambiental, la séptima generación “florecería” hasta alrededor de seis billones de moscas, todas descendientes de una sola hembra preñada. Desde luego, la población real sería menor que esto, porque muchas serían comidas por aves y murciélagos o morirían por infecciones bacterianas u otras causas, pero la población de moscas a comienzos del otoño todavía puede ser muy grande. La parte de “decadencia” del ciclo ocurre debido a que las duras heladas en el otoño casi matan a todos los adultos. Sin embargo, un número relativamente pequeño de huevos sobreviven el invierno para comenzar de nuevo el ciclo la primavera siguiente.

Factores más complejos pueden producir ciclos de auge y decadencia de unos tres a cuatro años para roedores pequeños como los campañoles y lemmings (FIG. 27-3), y ciclos poblacionales más largos para liebres, musarañas y urogallos. Las poblaciones de lemmings, por ejemplo, pueden crecer hasta que agotan su frágil ecosistema de tundra ártica. La falta de alimento, las crecientes poblaciones de depredadores y la tensión social causada por la sobrepoblación pueden contribuir a una súbita mortalidad elevada. Muchas más muertes ocurren conforme olas de lemmings emigran desde regiones de alta densidad poblacional. Durante estas migraciones masivas, los lemmings son blancos fáciles para los depredadores. Muchos otros se ahogan cuando encuentran cuerpos de agua que intentan atravesar a nado. Con el tiempo, la reducida población de lemmings contribuye

a un declive en el número de depredadores, así como a la recuperación de las plantas de las que se alimentan los lemmings. Estas respuestas, a su vez, montan el escenario para la siguiente ronda de crecimiento explosivo en la población de lemmings.

El crecimiento exponencial puede ocurrir temporalmente si se reduce la resistencia ambiental

No obstante, en poblaciones que no experimentan ciclos de auge y decadencia, el crecimiento exponencial puede ocurrir bajo cir-

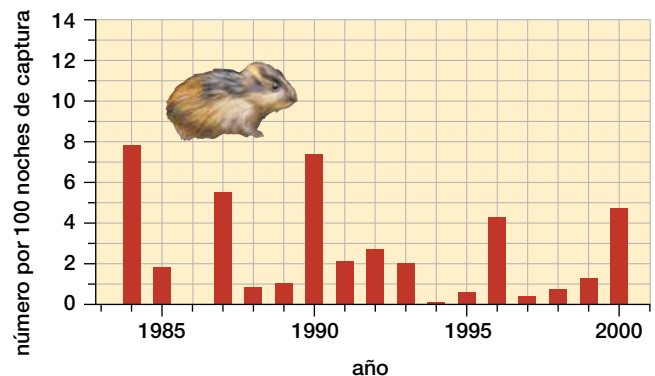
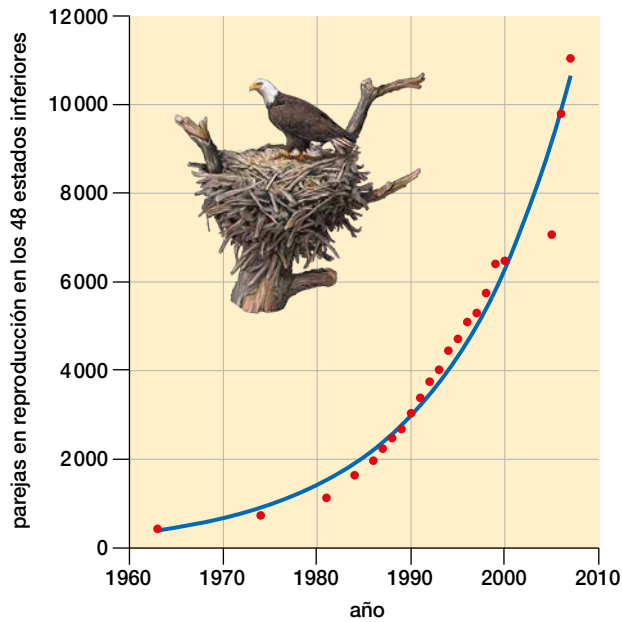


FIGURA 27-3 Ciclos poblacionales de auge y decadencia en una población de lemmings en el Ártico canadiense Esta población sigue un ciclo de auge y decadencia de alrededor de tres a cuatro años. Los datos se basan sobre capturas vivas.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Qué factores pueden hacer que estos datos poblacionales sean un tanto erráticos?



▲ **FIGURA 27-4** Crecimiento exponencial de la población de águilas calvas en los 48 estados inferiores de Estados Unidos La cacería y el pesticida DDT redujeron la población de águilas calvas en los 48 estados inferiores a menos de 500 parejas anidadas a principios de la década de 1960. La protección ante la cacería y la prohibición del DDT permitieron que la población de águilas creciera de manera exponencial durante varias décadas, a más de 11 mil parejas hacia 2007. La línea suave es una curva J exponencial que ajusta los puntos de datos. Datos tomados del U.S. Fish and Wildlife Service y del Center for Biological Diversity.

cunstances especiales, por ejemplo, si la fuente de alimento o el hábitat aumentan, si la depredación se reduce, o si mejoran otras condiciones ambientales. Por ejemplo, antes de 1940, las águilas calvas en Estados Unidos fueron cazadas, como lo fueron algunas de sus especies presa favoritas. La cacería, la perturbación de los nidos o el acoso a las águilas se prohibieron en 1940, pero poco después de la Segunda Guerra Mundial se usó ampliamente el insecticida DDT. Un efecto colateral indeseado del DDT fue hacer que las águilas pusieran huevos con cáscaras delgadas; los progenitores con frecuencia los rompían durante la incubación (véase “Guardián de la salud: Magnificación biológica de las sustancias tóxicas” en el Capítulo 29 para más información). Hacia comienzos de la década de 1960 sólo había algunos cientos

de parejas de águilas calvas en reproducción en los 48 estados inferiores. El DDT se prohibió en Estados Unidos en 1972. La protección ante la cacería y la reducción del DDT en el ambiente permitieron que las poblaciones de águilas calvas crecieran de forma exponencial entre comienzos de la década de 1960 y 2007, hasta alrededor de 11 mil parejas anidando (**FIG. 27-4**).

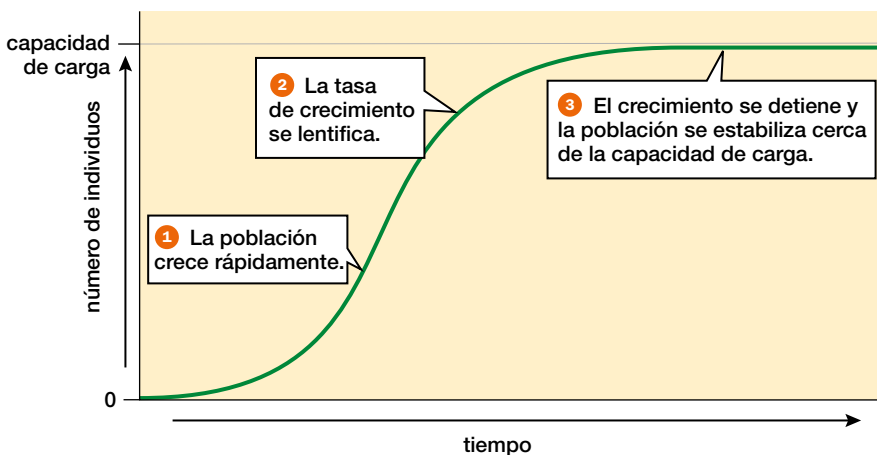
El crecimiento exponencial también puede ocurrir cuando individuos invaden un nuevo hábitat con condiciones favorables y poca competencia. Las **especies invasoras** (véase el Capítulo 28) son organismos con alto potencial biótico que se introducen (deliberada o accidentalmente) en ecosistemas donde no evolucionaron y donde encuentran poca resistencia ambiental. Con frecuencia, las especies invasoras muestran crecimiento poblacional explosivo. Por ejemplo, personas introdujeron algunos miles de sapos de caña en Australia en la década de 1930 para controlar los escarabajos que destruían los cultivos de caña de azúcar. En su nuevo ambiente, los sapos de caña, con su piel venenosa, sufrieron muy poca depredación. Los sapos de caña también tienen un alto potencial biótico; las hembras ponen de 7 mil a 35 mil huevos a la vez. Al dispersarse desde su punto de liberación, los sapos de caña ahora habitan un área de más de un millón de kilómetros cuadrados en Australia y migran con rapidez hacia nuevos hábitats, en la actualidad a una tasa de casi 50 kilómetros al año. Se estima que la población del sapo de caña ahora está muy por arriba de 200 millones, y sigue creciendo. Pero incluso los sapos de caña no pueden aumentar su población por siempre. ¿Por qué no?

La resistencia ambiental limita el crecimiento poblacional a través de mecanismos dependientes de la densidad e independientes de la densidad

En todas las poblaciones, con el tiempo, la resistencia ambiental detiene el crecimiento exponencial.

El crecimiento logístico ocurre cuando las poblaciones nuevas se estabilizan como resultado de la resistencia ambiental

El tamaño poblacional máximo que puede sostenerse de manera indefinida sin daño a un ecosistema se llama **capacidad de carga (K)**. Nutrientes, energía y espacio son los principales determinantes de la capacidad de carga en muchas especies. El **crecimiento poblacional logístico** es característico de poblaciones que aumentan hasta la capacidad de carga de su ambiente y luego se estabilizan (**FIG. 27-5**). La curva que resulta cuando se grafica el



◀ **FIGURA 27-5** Crecimiento poblacional logístico Durante el crecimiento logístico, una población comienza a crecer de forma exponencial, pero la tasa de crecimiento se lentifica conforme la población encuentra creciente resistencia ambiental dependiente de la densidad. Por último, el crecimiento poblacional cesa en o cerca de la capacidad de carga (K). El resultado es una curva con forma de “S holgada”

CON MÁS DETALLE | Crecimiento poblacional logístico

La ecuación para el crecimiento poblacional logístico es:

$$G = rN \frac{(K - N)}{K}$$

Esta ecuación comienza con la fórmula para crecimiento exponencial, $G = r \times N$, y el lado derecho se multiplica por un factor, $(K - N)/K$, que modela la resistencia ambiental dependiente de la densidad. Este nuevo factor limita cada vez más el crecimiento conforme el tamaño poblacional se aproxima a la capacidad de carga de su ambiente.

Para ver por qué, comienza con el valor $(K - N)$. Cuando restas la población actual (N) de la capacidad de carga (K), obtienes el número de individuos que pueden agregarse a la población actual antes de llegar a la capacidad de carga.

Ahora, si divides este número entre K , obtienes una fracción que expresa cuán lejos está la población de la capacidad de carga. Si la fracción está cerca de 1.0, entonces la población es muy pequeña en relación con la capacidad de carga; conforme la fracción tiende a 0, la población se acerca cada vez más a su capacidad de carga.

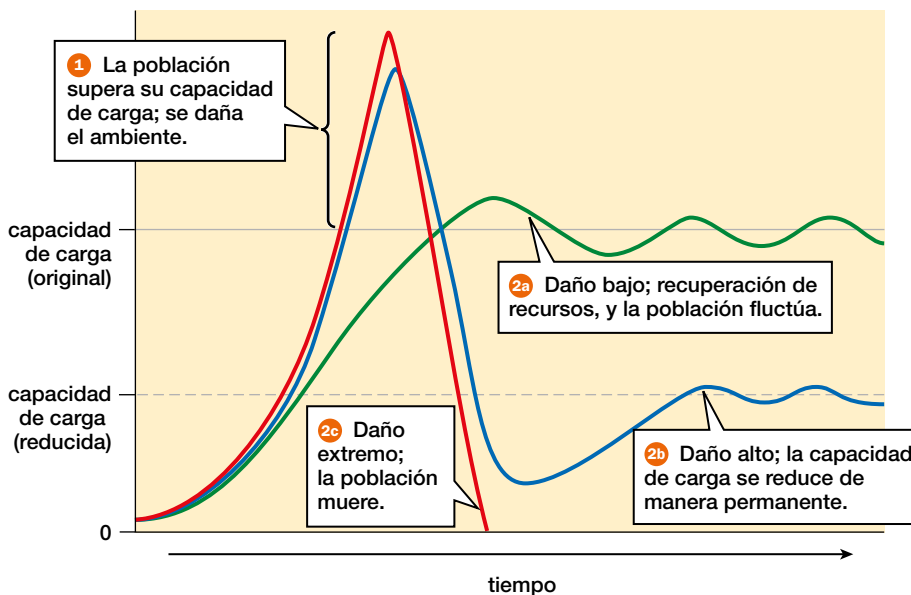
Por ejemplo, considera una población de 10 zorros introducida en una isla con una capacidad de carga de 1 000 zorros. La población inicial ($N = 10$) es pequeña, y el factor $(K - N)/K = (1\,000 - 10)/1\,000 = 990/1\,000$, o 0.99. Por tanto, la ecuación de crecimiento logístico se convierte en $G = r \times N \times 0.99$, que es casi idéntica a la ecuación de crecimiento exponencial, $G = r \times N$. Sin

embargo, conforme N aumenta con el tiempo, $K - N$ se vuelve cada vez más pequeña, y la curva de crecimiento poblacional comienza a estabilizarse. Cuando hay 900 zorros, $(1\,000 - 900)/1\,000 = 0.1$, de modo que la ecuación de crecimiento logístico se convierte en $G = r \times N \times 0.1$, y la tasa de crecimiento poblacional ahora sólo es un décimo de rápida de lo que predeciría la ecuación de crecimiento exponencial. Cuando N es igual a K , entonces $(K - N) = 0$, y el crecimiento poblacional cesará: $G = r \times N \times 0 = 0$, como se ilustra con la porción horizontal final de la curva logística (véase la Fig. 27-5). Por tanto, cuando la población de zorros alcanza la capacidad de carga de 1 000 de la isla, se estabiliza más o menos en este número.

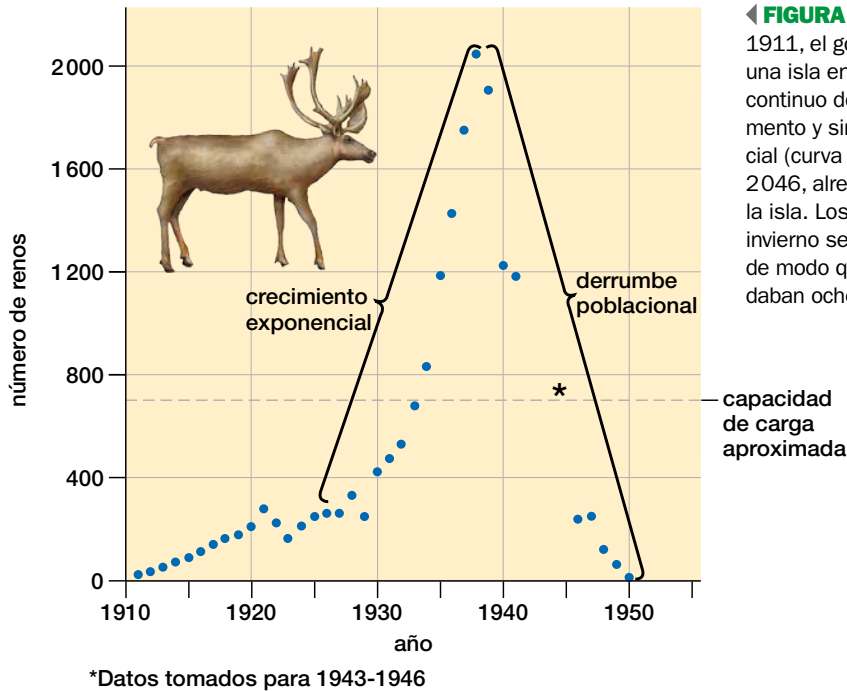
crecimiento logístico se llama **curva S**, debido a su forma general. En el recuadro “Con más detalle: Crecimiento poblacional logístico” se explica por qué el crecimiento poblacional logístico resulta en una población que se estabiliza a la capacidad de carga.

Un aumento en tamaño poblacional por arriba de la capacidad de carga puede sostenerse durante corto tiempo. Sin embargo, una población por arriba de su capacidad de carga vive a expensas de recursos que no pueden regenerarse tan rápido como se agotan. A un pequeño exceso por arriba de K es probable que lo siga una disminución en la población, hasta un nivel por abajo de la capacidad de carga original, hasta que los recursos se recuperen y se restaure la capacidad de carga original. Episodios repetidos de pequeños excesos y disminuciones resultan en un tamaño poblacional que fluctúa alrededor de la capacidad de carga (línea verde en la FIG. 27-6).

Si una población supera con mucho la capacidad de carga de su ambiente, las consecuencias son más severas, porque en esta situación es probable que las demandas en exceso impuestas sobre el ecosistema destruyan recursos esenciales que tal vez ya no puedan recuperarse. Esto puede reducir K , de forma permanente y severa, y hacer que la población decline hasta una fracción de su tamaño anterior y luego se estabilice (la línea azul en la Fig. 27-6) o que desaparezca por completo (la línea roja en la Fig. 27-6). Por ejemplo, cuando se introdujeron renos en St. Paul, una isla fuera de la costa de Alaska que carece de grandes depredadores, la población de renos aumentó con rapidez, lo que agotó seriamente los líquenes que eran su principal fuente de alimento. Después, la hambruna hizo que la población de renos cayera de forma abrupta, como se muestra en la FIGURA 27-7.

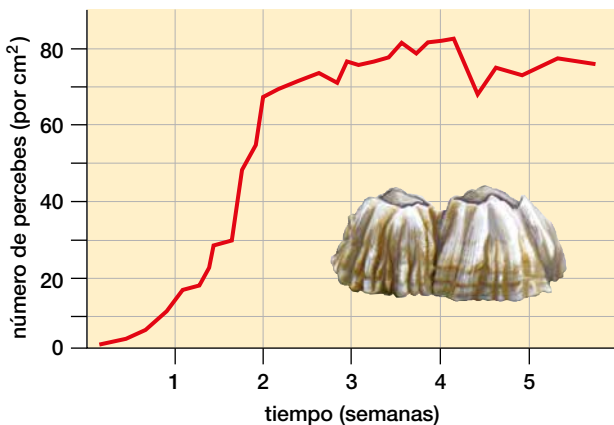


◀ **FIGURA 27-6 Consecuencias de exceder la capacidad de carga** Las poblaciones pueden superar la capacidad de carga (K), pero sólo durante un tiempo limitado. Se ilustran tres posibles resultados.



◀ **FIGURA 27-7 Efectos de exceder la capacidad de carga** En 1911, el gobierno estadounidense introdujo 25 renos en St. Paul, una isla en las costas de Alaska, para proporcionar un suministro continuo de carne a los residentes de la isla. Con abundante alimento y sin depredadores, la manada creció de manera exponencial (curva J inicial). Hacia 1938, la manada había aumentado a 2046, alrededor de tres veces la capacidad de carga estimada de la isla. Los líquenes de los que se alimentaban los renos durante el invierno se sobreexplotaron seriamente y no pudieron recuperarse, de modo que los renos murieron de hambre. Hacia 1950, sólo quedaban ocho renos.

El crecimiento poblacional logístico puede ocurrir en la naturaleza cuando una especie se mueve hacia un nuevo hábitat, como demostró el ecólogo Joseph Connell para poblaciones de percebes que colonizaron roca desnuda a lo largo de una costa rocosa (**FIG. 27-8**). Al inicio, los nuevos colonizadores pueden encontrar condiciones ideales que permitan a sus poblaciones crecer de manera exponencial. Sin embargo, conforme aumenta la densidad poblacional, los individuos compiten entre ellos cada vez más, en particular por espacio, energía y nutrimentos. Experimentos de laboratorio con moscas de la fruta han demostrado que la competencia por recursos puede controlar el tamaño poblacional al reducir tanto la tasa de natalidad como la esperanza de vida promedio. Durante el crecimiento poblacional logístico, conforme aumenta la resistencia ambiental, el crecimiento poblacional se lentifica y con el tiempo se detiene cerca de la capacidad de carga del ambiente. En la naturaleza, las condiciones



▲ **FIGURA 27-8 Una curva logística en la naturaleza** Los percebes son crustáceos cuyas larvas son transportadas por las corrientes oceánicas hacia playas rocosas donde se asientan, se adhieren de manera permanente a la roca y crecen hasta la forma adulta con concha. En una roca descubierta, el número de larvas que se asientan y los juveniles recién metamorfoseados producen una curva de crecimiento logístico conforme la competencia por espacio limita su densidad de población.

nunca son del todo estables, de modo que tanto la capacidad de carga como el tamaño poblacional por lo general fluctúan un poco de año en año (las líneas verde y azul en la Fig. 27-6).

Dos formas de resistencia ambiental restringen el crecimiento poblacional. Los factores **independientes de la densidad** limitan el tamaño de la población sin importar la densidad poblacional (el número de individuos por unidad de área). Los factores **dependientes de la densidad**, en contraste, aumentan su efectividad conforme aumenta la densidad de población.

Los factores independientes de la densidad limitan las poblaciones sin importar la densidad

Los más importantes factores naturales independientes de la densidad son el tiempo (condiciones atmosféricas a corto plazo, como temperatura, lluvia y viento) y el clima (patrones climáticos a largo plazo), que son responsables de la mayoría de los ciclos poblacionales auge-decadencia. Por ejemplo, en climas templados, las poblaciones de insectos y plantas anuales están limitadas en tamaño por el número de individuos que pueden producirse antes de la primera helada severa. Dichas poblaciones están controladas por el clima porque en general no llegan a la capacidad de carga antes de que se establezca el invierno. Huracanes, inundaciones, sequías e incendios también pueden tener profundos efectos sobre poblaciones locales, sin importar su densidad.

Los factores dependientes de la densidad se vuelven más efectivos conforme aumenta la densidad de población

Para las especies de vida larga, los elementos más importantes de resistencia ambiental son factores dependientes de la densidad, como interacciones consumidor-presa (incluidos depredación y parasitismo) y la competencia, que limita el crecimiento poblacional con más fuerza conforme aumenta la densidad de población.

Los depredadores ejercen controles dependientes de la densidad sobre las poblaciones Los **depredadores** son organismos que comen otros organismos, llamados su **presas**. En este libro se



(a) Con frecuencia, los depredadores matan presas débiles



(b) Con frecuencia, las poblaciones de depredadores aumentan cuando las presas son abundantes

▲ **FIGURA 27-9** Los depredadores ayudan a controlar las poblaciones de presas (a) Una jauría de lobos grises derribó un alce que tal vez estaba débil por la edad o por parásitos. (b) El búho nival produce más polluelos cuando las presas (como los lemmings) son abundantes.

usará una definición amplia de depredadores, para incluir tanto *carnívoros* (animales que comen otros animales) como *herbívoros* (animales que comen plantas). Con frecuencia, las presas se matan directamente y se comen (**FIG. 27-9a**), pero no siempre. Por ejemplo, cuando los ciervos comen los brotes de arbustos y árboles jóvenes, o cuando las larvas de polilla gitana se alimentan de las hojas de roble, las plantas son dañadas, pero por lo general no mueren.

Con frecuencia, los depredadores comen una variedad de presas, dependiendo de cuál sea más abundante y más fácil de encontrar. Los coyotes pueden comer más ratones de campo cuando la población de ratones es alta, pero cambian a comer más ardillas conforme la población de ratones declina. De esta forma, los depredadores con frecuencia ejercen control poblacional dependiente de la densidad sobre más de una población de presas.

Las poblaciones de depredadores con frecuencia crecen conforme sus presas se vuelven más abundantes, lo que las hace incluso más efectivas como agentes de control. Para depredadores como el zorro ártico y el búho nival, que dependen mucho de los lemmings para alimentarse, el número de descendientes que pueden producir está determinado por la abundancia de presas. Los búhos navales (**FIG. 27-9b**) empollan a 12 polluelos cuando los lemmings

son abundantes, pero pueden no reproducirse en absoluto en años cuando la población de lemmings cae de manera estrepitosa.

En algunos casos, un aumento en depredadores puede provocar un declive dramático en la población de presas, lo que a su vez puede resultar en un posterior declive en la población del depredador. Este patrón puede resultar en **ciclos poblacionales** fuera de fase de depredadores y presas. En ecosistemas naturales, tanto depredadores como presas están sujetos a muchas otras influencias, de modo que ejemplos bien definidos de tales ciclos en la naturaleza son raros. Sin embargo, los ciclos poblacionales fuera de fase de depredadores y su presa se han demostrado bajo condiciones de laboratorio controladas (**FIG. 27-10**).

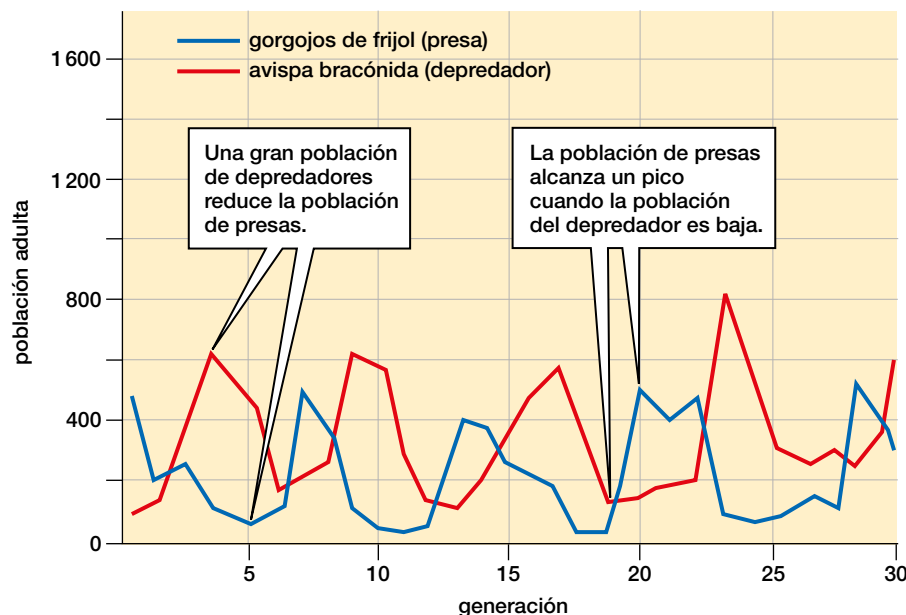
Los depredadores pueden contribuir a la salud global de las poblaciones de presas al sacrificar a aquellos individuos que están pobremente adaptados, debilitados por edad o enfermedad, o son incapaces de encontrar alimento y cobijo adecuados. De esta forma, la depredación puede mantener las poblaciones de presas sanas cerca de una densidad que pueda sostenerse con los recursos del ecosistema.

Los parásitos se dispersan más rápidamente en poblaciones densas Un **parásito** es un organismo que vive en o sobre un organismo más grande, llamado su **huésped**, alimentándose del huésped y dañándolo. Aunque algunos matan a sus huéspedes, muchos parásitos se benefician al dejar que su huésped siga vivo. Los parásitos incluyen tenias que viven en los intestinos de mamíferos, garrapatas que se cuelgan a la piel o el pelaje de un huésped, y microorganismos patógenos. Los parásitos son factores dependientes de la densidad: dado que la mayoría de los parásitos no puede viajar largas distancias con facilidad, se dispersan más fácilmente entre huéspedes con poblaciones densas. Por ejemplo, las enfermedades vegetales con frecuencia se dispersan con rapidez a lo largo de cultivos muy plantados, y las enfermedades infantiles se dispersan rápidamente a lo largo de escuelas y guarderías. Incluso cuando los parásitos no matan de forma directa a sus huéspedes, influyen en el tamaño de la población al debilitarlos y hacerlos más susceptibles a la muerte por otras causas, como clima severo o depredadores. Los organismos debilitados por parásitos también tienen menos probabilidad de reproducirse. Los parásitos, como los depredadores, con frecuencia contribuyen a la muerte de los individuos menos aptos, lo que produce un equilibrio en el que la población huésped es regulada, mas no eliminada.

Este equilibrio puede destruirse si parásitos o depredadores se introducen en regiones donde las especies presa locales no han tenido oportunidad de evolucionar defensas contra ellos. Por ejemplo, el virus de la viruela, transportado de forma inadvertida por los viajeros europeos durante la época colonial, causó enormes pérdidas de vidas entre los habitantes nativos de América del Norte, Hawái, América del Sur y Australia. El chancro del castaño, introducido desde Asia, casi ha eliminado los árboles de castaño silvestres de los bosques estadounidenses. Los depredadores introducidos, como ratas y mangostas, han exterminado varias poblaciones de aves nativas de Hawái.

La competencia por recursos ayuda a controlar las poblaciones

Los recursos que por lo general determinan la capacidad de carga (espacio, energía y nutrimentos) pueden ser inadecuados para sostener a todos los organismos que los necesitan. La **competencia**, las interacciones entre individuos que intentan usar los mismos recursos finitos, limita el tamaño de la población en una



◀ **FIGURA 27-10 Ciclos experimentales depredador-presa** Las avispas braconídas ponen sus huevos sobre larvas de gorgojos de frijol, que proporcionan alimento para las larvas de avispa recién salidas del cascarón. Una gran población de gorgojos garantiza una alta tasa de sobrevivencia para la descendencia de las avispas, lo que aumenta la población del depredador. Entonces, bajo depredación intensa, la población de gorgojos se desploma, lo que reduce el alimento disponible para la siguiente generación de avispas, cuya población declina como resultado. Entonces la depredación reducida permite que la población de gorgojos aumente con rapidez, y se repite el ciclo.

forma dependiente de la densidad. Existen dos formas principales de competencia: **competencia interespecífica** (entre individuos de diferentes especies) y **competencia intraespecífica** (entre individuos de la misma especie). Dado que las necesidades de los miembros de la misma especie por agua y nutrientes, cobijo, sitios de reproducción y otros recursos son casi idénticas, la competencia intraespecífica es un mecanismo de control poblacional dependiente de la densidad muy importante.

Cuando las densidades poblacionales aumentan y la competencia se vuelve más intensa, algunos tipos de animales, por ejemplo, lemmings y langostas, reaccionan con emigración. Los enjambres migratorios de langostas plagan periódicamente partes de África, y consumen toda la vegetación a su paso (**FIG. 27-11**).

Los factores independientes de la densidad y los dependientes de la densidad interactúan

El tamaño de una población en un momento dado es resultado de complejas interacciones entre formas independientes de la densidad y formas dependientes de la densidad de resistencia ambiental. Por ejemplo, un grupo de pinos debilitados por la sequía (un factor independiente de la densidad) puede convertirse con más facilidad en víctima del escarabajo de pino (dependiente de la densidad). Del mismo modo, un caribú debilitado por el hambre (dependiente de la densidad) y atacado por parásitos (dependiente de la densidad) tiene más probabilidad de morir en un invierno excepcionalmente frío (independiente de la densidad). Las actividades humanas imponen sobre las poblaciones naturales cada vez más limitaciones tanto independientes como dependientes de la densidad. Los ejemplos incluyen destrucción

de pastizales y sus montículos de perritos de la praderas para construir centros comerciales y viviendas, o derrumbar bosques lluviosos para sustituirlos con sembradíos: un alto porcentaje de los perritos de las praderas o de los animales del bosque lluvioso se exterminarán, sin importar la densidad de población antes de que la tierra se limpie, de modo que el efecto inicial de estas acciones humanas es independiente de la densidad. Sin embargo, algunos de los animales pueden moverse hacia hábitats cercanos no perturbados, lo que aumenta la densidad de población en estas áreas. La creciente competencia resultante por alimentos, lugares de anidada, y otros satisfactores básicos ejercerá controles dependientes de la densidad sobre estas poblaciones ahora más grandes. En algunos casos, el aumento en la densidad de población podría resultar en sobreexplotación de recursos vitales como los animales presa o las plantas nutritivas, lo que producirá derrumbes poblacionales (véanse Figs. 27-6 y 27-7).

▶ **FIGURA 27-11 Emigración** En respuesta a la sobrepoblación y la falta de alimento, las langostas emigran en enjambres y devoran casi toda la vegetación (e incluso se comen entre ellas) conforme avanzan.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Qué beneficios proporciona la emigración masiva a animales como las langostas o lemmings? ¿Puedes ver algún paralelismo con la emigración humana?



COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir el crecimiento exponencial, las condiciones bajo las cuales ocurre y qué forma de curva produce?
- explicar las etapas de la curva de crecimiento logístico y describir los posibles resultados cuando las poblaciones sobrepasan la capacidad de carga?
- describir las dos formas principales de resistencia ambiental y proporcionar ejemplos de cada una?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

El regreso de los elefantes marinos

Las poblaciones de elefantes marinos experimentaron resistencia ambiental tanto dependiente de la densidad como independiente de la densidad. Los factores dependientes de la densidad incluyen la depredación por parte de los grandes tiburones blancos y las orcas (tal vez un factor menor), potencial escasez de alimentos (impacto desconocido) y muertes durante la reproducción, que acaso son el principal factor dependiente de la densidad. Los machos dominantes alejan a los retadores de sus harenes, lo que estresa a las hembras y en ocasiones los cachorros mueren aplastados bajo toneladas de machos en persecución; mientras más densa sea la población de elefantes marinos sobre la playa, más cachorros se pierden. Los años con clima *El Niño* con frecuencia llevan fuertes tormentas a California, lo que produce resistencia ambiental independiente de la densidad. Las tormentas erosionan las playas; mareas y olas altas a veces sumergen las playas y se llevan cachorros. En años severos de *El Niño*, puede perderse hasta la mitad de los cachorros en una colonia. Sin embargo, de manera global, los elefantes marinos tienen sitios seguros de crianza, comida abundante y pocos depredadores, y sus poblaciones son estables o en crecimiento. ¿Esto significa que su futuro está asegurado? Descúbrelo en el “Estudio de caso: Otro vistazo” al final del capítulo.

27.3 ¿CÓMO DIFIEREN LAS ESTRATEGIAS DE HISTORIA DE VIDA ENTRE LAS ESPECIES?

Como aprendiste en el Capítulo 15, la selección natural favorece los rasgos que promueven la producción de descendencia que, a su vez, sobrevive y se reproduce. Todos los organismos tienen recursos limitados para invertir en su descendencia y en su propia supervivencia; ningún organismo puede producir descendencia ilimitada y proporcionar cuidado paterno extenso para toda ella. Las estrategias de **historia de vida** resultantes (cuándo reproducirse, cuántos descendientes producir al mismo tiempo, y cuánta energía y recursos dedicar a cada descendiente) varían mucho entre las especies.

Múltiples factores influyen las estrategias de historia de vida. Consideraciones importantes son la estabilidad del ambiente de una especie, la tasa de mortalidad, la posibilidad de múltiples oportunidades para reproducirse antes de morir, y la de que una población pueda alcanzar, y permanecer en, la capacidad de carga de su ambiente. Las especies que ocupan los dos extremos de las estrategias de historia de vida con frecuencia se llaman especies selección *r* y especies selección *K*, llamadas así por los términos *r* (tasa de crecimiento) y *K* (capacidad de carga), respectivamente,

en la ecuación de crecimiento logístico (consulta el “Con más detalle: Crecimiento poblacional logístico”).

En un extremo, las **especies selección *r*** por lo general viven en un ambiente impredecible rápidamente cambiante y es improbable que alcancen la capacidad de carga antes de que intervenga una catástrofe: una dura helada en climas templados, meses de sequía en un desierto o (para los parásitos) la muerte de un huésped. Estas especies por lo general evolucionaron características que favorecen la reproducción rápida (de ahí el término selección *r*). Maduran rápidamente, tienen una vida corta, producen gran cantidad de pequeños descendientes y proporcionan poco cuidado paterno (**FIG. 27-12a**). Es común que las especies selección *r* se reproduzcan sólo algunas veces, en ocasiones sólo



(a) Selección *r*: Una hembra de mosquito *Culex* pone una balsa de 100 a 300 huevecillos cada pocos días.



(b) Selección *K*: Una elefanta africana y su cría.

▲ FIGURA 27-12 Especies típicas selección *r* y selección *K*

(a) La mayoría de los mosquitos del género *Culex* tienen vidas cortas, producen numerosos huevos pequeños y no proporcionan cuidado paterno. La mayoría de los descendientes son comidos por depredadores en la etapa larvaria. (b) Los elefantes africanos tienen vidas largas, producen un solo descendiente después de un embarazo de 21 meses de duración y nutren a sus crías durante varios años. Aunque algunos infantes mueren presa de leones, los elefantes no tienen depredadores naturales significativos. A menos que sean víctimas de cazadores furtivos humanos, los elefantes tienen una oportunidad muy grande de sobrevivir hasta la vejez.

una, en su vida. La gran mayoría de los descendientes mueren jóvenes. Reconocerás estos rasgos como típicos de las especies auge y decadencia.

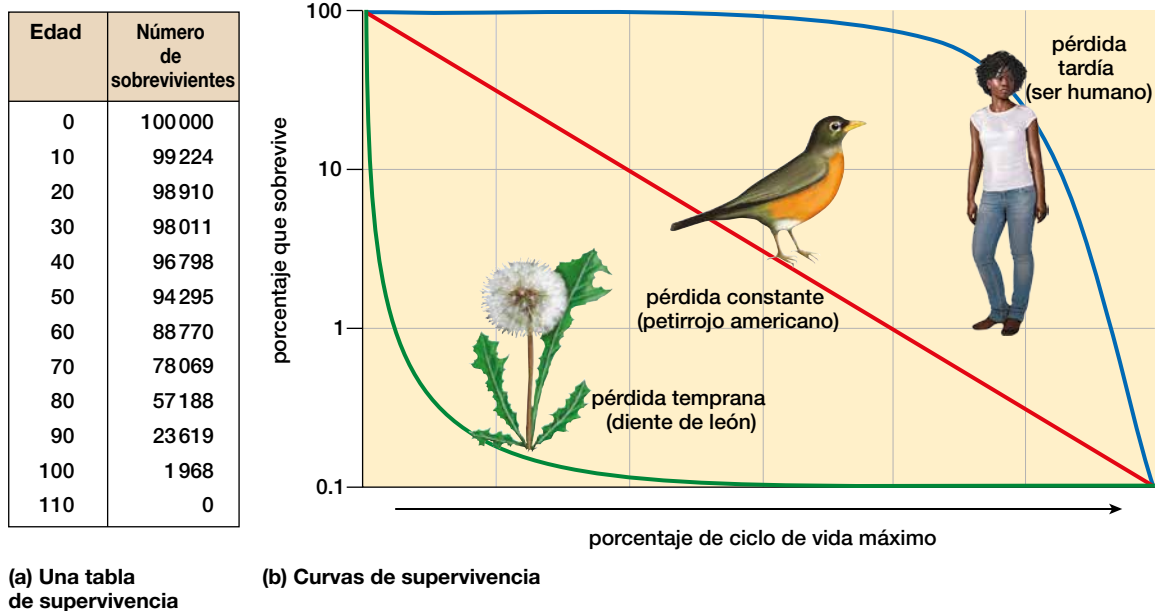
En el otro extremo, las **especies selección K** por lo general viven en ambientes estables y con frecuencia desarrollan poblaciones que persisten cerca de la capacidad de carga de su ambiente durante largos periodos (de ahí el término selección K). Las especies selección K por lo general maduran lentamente, tienen una vida larga, producen pequeña cantidad de descendientes bastante grandes, y/o proporcionan cuidado paterno significativo (como hacen los mamíferos grandes) o empaquetan bastantes nutrimentos junto con el embrión (como en las bellotas, nueces y otros árboles de semillas grandes). Esta inversión paterna permite que un porcentaje bastante grande de sus descendientes vivan hasta la madurez (**FIG. 27-12b**). Muchas especies selección K producen descendencia una o más veces al año durante varios años, en ocasiones muchos.

La mayoría de las especies no encajan con claridad en estas dos categorías extremas, pero tienen una combinación de rasgos de los dos extremos. Por ejemplo, las almejas gigantes viven sobre todo en ambientes oceánicos tropicales estables, son lentos para madurar (de cinco a 10 años) y engendran varias veces en una vida típica de muchos años. Sin embargo, producen cientos de millones de huevos a la vez, tienen muy pocos nutrimentos empacados en sus huevos y no proporcionan cuidado paterno. Como resultado, tal vez sólo un huevo en mil millones madura exitosamente hasta convertirse en almeja adulta. De igual modo, las secuoyas viven en un clima costero leve, por lo general maduran a los cinco a 15 años de edad, y pueden reproducirse cada año durante 500 a 1000 años, pero la gran mayoría de sus cientos de miles de pequeñas semillas nunca echan brotes. Ambas especies con frecuencia tienen poblaciones que persisten cerca de

la capacidad de carga de sus ambientes durante siglos, o incluso milenios. Por otra parte, los ratones, que son considerados como selección *r*, invierten significativo cuidado paterno en sus descendientes, incluidas alrededor de tres semanas de embarazo y otras tres semanas de crianza antes de que las crías se desteten. Esto no es mucho comparado con un ser humano o un elefante, pero mucho más que almejas, insectos o dientes de león. Como ilustran estos ejemplos, existen muchos factores en interacción que contribuyen a la historia de vida de una especie. Muchos ecólogos evolutivos sugieren que una simple dicotomía “selección *r*” frente a “selección K” no hace justicia a los aspectos vitales de la evolución de una especie y las interacciones con los componentes vivientes y no vivientes de su ecosistema.

La historia de vida de una especie predice las tasas de supervivencia a lo largo del tiempo

Las especies difieren mucho en sus posibilidades de morir en alguna fase de su ciclo de vida. Las **tablas de supervivencia** rastrean grupos de organismos (nacidos al mismo tiempo) a lo largo de sus vidas, y registran cuántos sobreviven en cada año sucesivo u otra unidad de tiempo (**FIG. 27-13a**). Cuando la proporción de la población que sobrevive se grafica contra la esperanza de vida de la especie, las resultantes **curvas de supervivencia** son características de la especie en el ambiente donde se recolectaron los datos (las poblaciones de la misma especie pueden mostrar curvas de supervivencia un tanto diferentes si viven en distintos ambientes). También puede diferir la sobrevivencia de machos y hembras. En la **FIGURA 27-13b** se muestran los tres principales tipos de curvas de supervivencia: pérdida tardía, pérdida constante y pérdida temprana, de acuerdo con la parte del ciclo de vida durante el cual ocurre la mayoría de las muertes. El eje *y* usa



▲ **FIGURA 27-13 Supervivencia** (a) Una tabla de supervivencia para la población estadounidense en 2010, que muestra cuántas personas se espera sigan vivas a edades crecientes por cada 100 mil personas nacidas. Al graficar estos datos, se produce una curva similar a la curva azul de la parte (b). (b) Se muestran tres tipos de curvas de supervivencia; observa el eje logarítmico *y*. Los datos de la parte (a) se tomaron de Arias, E. 2014. “United States Life Tables, 2010.” *National Vital Statistics Reports* 63(7): 1-63.

una escala logarítmica para comparar la *proporción de la población* que sobrevive en diferentes momentos en el ciclo de vida.

Las **poblaciones con pérdida tardía** tienen tasas de mortalidad juvenil relativamente bajas, y muchos individuos sobreviven a edades maduras. La curva de supervivencia resultante es convexa. Las curvas de supervivencia de pérdida tardía son características de seres humanos y otros grandes animales de larga vida, como elefantes y argalies. Dichas especies producen relativamente pocos descendientes, que protegen y nutren sus padres durante la vida temprana.

Las **poblaciones con pérdida constante** constan de individuos que tienen igual posibilidad de morir en cualquier momento durante su ciclo de vida, lo que produce una curva de supervivencia en línea recta. Este patrón se ve en algunas aves, como las gaviotas y el petirrojo americano, y en poblaciones de laboratorio de organismos que se reproducen asexualmente, como la hydra y las bacterias. Por lo general, las especies selección *K* tienen curvas de supervivencia de pérdida tardía o pérdida constante.

Las **poblaciones con pérdida temprana** tienen una alta tasa de mortalidad temprano en la vida, de modo que la curva de supervivencia es cóncava. Aunque la tasa de mortalidad es muy alta entre los juveniles, aquellos individuos que llegan a la adultez tienen una oportunidad razonable de sobrevivir hasta la vejez. Las curvas de supervivencia de pérdida temprana son características de los organismos que producen gran cantidad de descendientes, pero que les otorgan poco o ningún cuidado después de salir del cascarón o germinar. La mayoría de los invertebrados (incluidas las almejas gigantes), muchos peces y anfibios, y la mayoría de las plantas (incluidas las secuoyas) muestran curvas de supervivencia de pérdida temprana. La mayoría de las especies selección *r* tienen curvas de supervivencia de pérdida temprana.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar los factores importantes que determinan la historia de vida de una especie?
- describir y graficar los tres tipos principales de curvas de supervivencia?

27.4 ¿CÓMO SE DISTRIBUYEN LOS ORGANISMOS EN LAS POBLACIONES?

Las poblaciones de diferentes especies muestran espaciamientos característicos de sus miembros, determinados tanto por su comportamiento como por su ambiente. La distribución espacial puede variar con el tiempo, y cambiar con la época de reproducción y crianza, por ejemplo. Los ecólogos reconocen tres tipos principales de distribución espacial: agrupada, uniforme y aleatoria (**FIG. 27-14**).

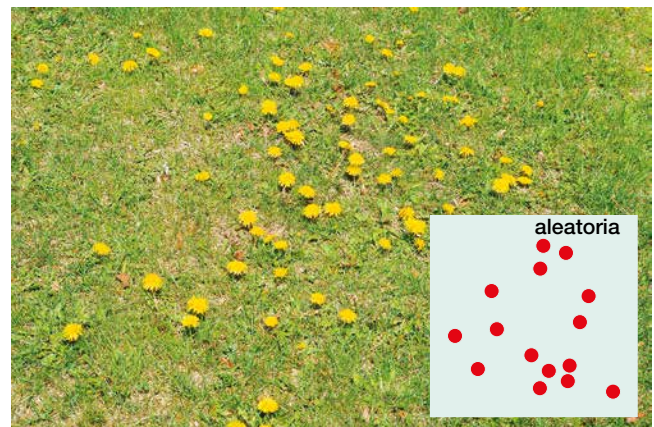
Las poblaciones cuyos miembros viven en cúmulos tienen una **distribución agrupada**. Los ejemplos incluyen los agrupamientos familiares o sociales, como los rebaños de elefantes, las jaurías de lobos, las parvadas de aves y los bancos de peces (**FIG. 27-14a**). ¿Cuáles son las ventajas del agrupamiento? Las aves en las parvadas se benefician de muchos ojos para distinguir alimento, como un árbol lleno de frutos. Los bancos de peces y las parvadas de aves también pueden confundir a los depredadores con su gran número. Los depredadores, a su vez, en ocasiones cazan en grupos y cooperan para derribar presas más grandes (véase la Fig. 27-9a). Algunas especies, como los elefantes marinos, forman grupos temporales para aparearse y cuidar de sus juveniles. Otras poblaciones de plantas o animales



(a) Distribución agrupada



(b) Distribución uniforme



(c) Distribución aleatoria

▲ **FIGURA 27-14 Distribución espacial en poblaciones** (a) Un banco de peces puede confundir a los depredadores con su número. (b) Las colonias de alcatraces constan de un patrón notablemente uniforme de nidos, cada uno sólo a un picotazo de distancia de sus vecinos. (c) Los dientes de león y otras plantas con semillas que transporta el viento con frecuencia tienen distribuciones poblacionales aleatorias porque las semillas germinan en cualquier parte donde las deposite el viento.

se agrupan porque los recursos son localizados. En las praderas norteamericanas, por ejemplo, hileras de álamos se agrupan a lo largo de los bancos de los ríos, porque los ríos usualmente son los únicos lugares con suficiente humedad en el suelo para que crezcan los álamos.

Los organismos con una **distribución uniforme** mantienen una distancia relativamente constante entre individuos. Entre las plantas, los arbustos maduros de chaparral con frecuencia se espacian de manera muy equitativa. Este espaciamiento resulta de la competencia entre sus sistemas de raíces, que ocupan un área aproximadamente circular alrededor de cada planta. Las raíces absorben de manera eficiente agua y otros nutrientes del suelo del desierto, lo que reduce la supervivencia de las plantas cercanas. Entre los animales también puede ocurrir una distribución uniforme, como las aves canoras, que defienden territorios durante su época de reproducción, lo que en consecuencia los distribuye de manera bastante uniforme a lo largo del hábitat adecuado. En ocasiones una distribución uniforme sólo es una forma de evitar el acoso constante por parte de los vecinos. Algunas aves, incluidos pingüinos, gaviotas y alcatraces, anidan en colonias; con frecuencia, sus nidos están equitativamente espaciados, justo al alcance de un picotazo uno de otro (FIG. 27-14b).

Los organismos con una **distribución aleatoria** son raros. Los individuos de las especies con distribución aleatoria ni se atraen ni se repelen, y no forman agrupamientos sociales. Los recursos que necesitan deben estar más o menos igualmente disponibles a través del área que habitan y deben ser suficientemente abundantes, lo que minimiza la competencia. Los dientes de león en tu jardín con frecuencia están distribuidos de manera aleatoria, ya que brotan de semillas transportadas por el viento que aterrizan en ubicaciones aleatorias en suelo bien fertilizado (FIG. 27-14c). Tal vez no haya especies de vertebrados que mantengan una distribución aleatoria

todo el año; la mayoría interactúan en forma social, al menos durante la época de reproducción.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

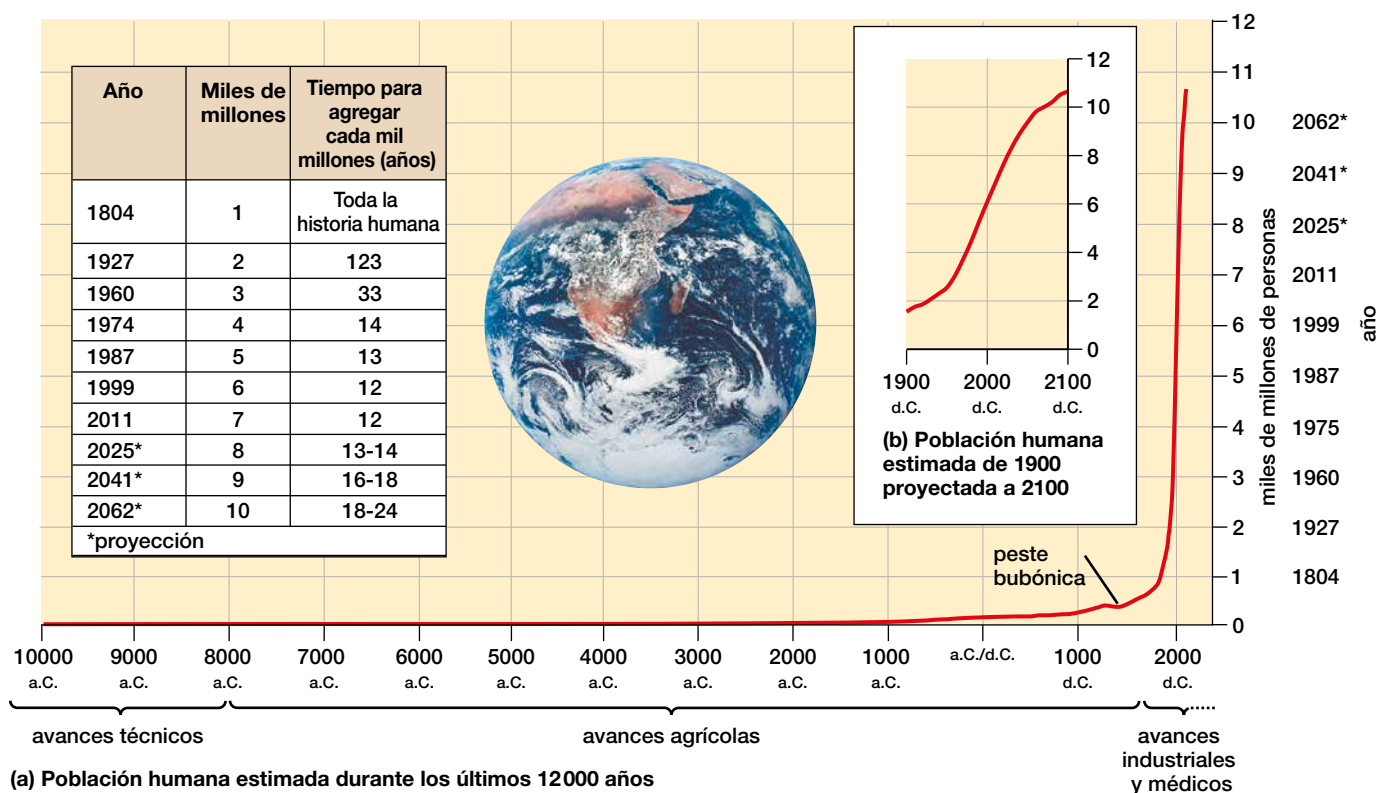
- describir los tres tipos de distribución espacial y las características típicas de las poblaciones con cada tipo de distribución?

27.5 ¿CÓMO CAMBIA LA POBLACIÓN HUMANA?

Los seres humanos poseen enorme poder cerebral y manos hábiles que pueden dar forma al ambiente a su voluntad. Conforme la especie evolucionó, la selección natural favoreció a aquellos con la capacidad y el impulso para tener y nutrir muchos descendientes, lo que ayudó a garantizar que algunos sobrevivirían. De manera irónica, esta característica ahora puede amenazarlos, y a la biosfera de la cual dependen.

La población humana ha crecido exponencialmente

Compara la gráfica del crecimiento poblacional humano en la FIG. 27-15a con las curvas de crecimiento exponencial de las Figuras 27-1 y 27-2: cada una tiene la característica curva J del



▲ **FIGURA 27-15 Crecimiento poblacional humano** (a) La población humana desde la edad de piedra hasta el presente muestra crecimiento exponencial continuo conforme varios avances superaron la resistencia ambiental. Observa los intervalos de tiempo sobre los cuales se agregaron miles de millones adicionales. (b) Un eje x expandido para los años 1900 a 2100 indica que el crecimiento poblacional humano se está lentificando. Sin embargo, observa que los datos de población después de 2015 son proyecciones. El crecimiento poblacional real puede no coincidir con estas proyecciones. Fotografía cortesía de la NASA.

crecimiento exponencial. Al inicio, la población humana creció de manera lenta. Tal vez la población era de alrededor de un millón de personas en 10000 a.C. (desde luego, nadie lo sabe con certeza), y alcanzó más o menos un mil millones a comienzos del siglo XIX, casi 12 mil años después. Pero el segundo mil millón se agregó más o menos en 125 años, y menos de 100 años después de ello, la población alcanzó siete mil millones (véase la tabla en la Fig. 27-15a). La población humana ha aumentado tan rápido que alrededor de 6% de todas las personas que han vivido *alguna vez* sobre la Tierra siguen vivas en la actualidad.

Sin embargo, aunque la población humana sigue creciendo con rapidez, puede que ya no crezca de manera exponencial (**FIG. 27-15b**). De acuerdo con la Oficina de Censos estadounidense, la tasa de crecimiento anual del mundo (tasa de aumento natural) declinó de 2.2% en 1963 a 1.1% en 2015. Los seres humanos ahora crecen en alrededor de 78 millones cada año, abajo de un pico de más o menos 88 millones en 1990. ¿Los seres humanos comienzan a entrar a la parte final de una curva de crecimiento logístico con forma de S (véase la Fig. 27-5), lo que con el tiempo conducirá a una población estable? Sólo el tiempo lo dirá. No obstante, hacia 2050, se espera que la población humana supere los nueve mil millones, y seguirá creciendo, aunque más lentamente que en la actualidad. ¿Cómo la humanidad ha gestionado para sostener tan prolongado y rápido crecimiento poblacional? ¿Las poblaciones humanas están exentas de los efectos de la resistencia ambiental?

No, los seres humanos no están exentos, pero responden a la resistencia ambiental con el diseño de formas de superarla. Para alojar al creciente número de seres humanos, se alteró la faz del globo. ¿Existe un límite final para la capacidad de carga de la Tierra? ¿Ya se alcanzó o acaso se superó? Estas preguntas se exploran en el “Guardián de la Tierra: ¿Hemos superado la capacidad de carga de la Tierra?” en la página 508.

Las personas han aumentado la capacidad de la Tierra para sostener su población

El crecimiento poblacional humano ha sido posible por los avances que superaron varios tipos de resistencia ambiental, lo que en consecuencia aumentó la capacidad de carga de la Tierra para los seres humanos. Los *avances técnicos* de los primeros seres humanos incluyeron el control del fuego, la invención de herramientas y armas, la construcción de refugios y el diseño de vestimenta protectora. Herramientas y armas permitieron a los seres humanos cazar de manera más efectiva y aumentar obtener alimento adicional de alta calidad, mientras que el refugio y la vestimenta aumentaron las áreas habitables del globo.

Los cultivos y animales domesticados suplieron la cacería y la recolección en muchas partes del mundo hace alrededor de 8000 a 10000 años. Estos *avances agrícolas* proporcionaron a las personas un mayor suministro de alimento más confiable. El aumento en las fuentes de alimento resultó en una esperanza de vida más larga y más años de crianza infantil. Sin embargo, una alta tasa de mortalidad debida a las enfermedades restringió el crecimiento poblacional durante miles de años hasta que grandes *avances industriales y médicos* permitieron una explosión poblacional, que comenzó a mediados del siglo XVIII. El mejoramiento de la sanidad y el avance médico, incluido el descubrimiento de los antibióticos y las vacunas, se combinaron para reducir de forma dramática la tasa de mortalidad debida a enfermedades infecciosas.

El crecimiento poblacional mundial está distribuido de manera desigual

Como es cierto para cualquier población, la población de un país individual es una función del aumento natural y la migración. En algunos países, como Estados Unidos, la inmigración es una causa significativa del crecimiento poblacional. Sin embargo, en la mayoría de los países, el aumento natural es la principal causa de los cambios poblacionales. A largo plazo, el aumento natural depende de la *tasa de fertilidad* de una población: el número promedio de hijos que tiene cada mujer. Si inmigración y emigración son iguales, una población con el tiempo se estabilizará si los progenitores, en promedio, tienen sólo un número de hijos requerido para reemplazarlos; a esto se le llama **fertilidad a nivel del reemplazo (FNR)**. La fertilidad a nivel del reemplazo es 2.1 hijos por mujer (en lugar de exactamente 2) porque no todos los hijos sobreviven hasta la madurez. Como se verá a continuación, incluso a la fertilidad a nivel de reemplazo, una población con una gran proporción de hijos seguirá creciendo durante muchos años, un fenómeno llamado *momentum*, ya que este gran número de hijos maduran y tienen familias propias.

En la actualidad, los países con frecuencia se describen como más o menos desarrollados. Las personas en los **países más desarrollados** (incluidos Australia, Nueva Zelanda, Japón y países de América del Norte y Europa) se benefician de un estándar de vida relativamente alto, con acceso a tecnología moderna y atención médica, incluida contracepción asequible. El ingreso promedio es alto, las oportunidades de educación y empleo están disponibles para ambos sexos, y las tasas de mortalidad por enfermedades infecciosas son bajas. Las poblaciones por lo general son estables o están en declive. Sin embargo, menos de 20% de la población mundial vive en los países más desarrollados. En los **países menos desarrollados** de América Central y del Sur, África y gran parte de Asia, hogar de 80% de la humanidad, la persona promedio carece de estas ventajas. Además, la población de los países menos desarrollados por lo general está en expansión, a veces de manera muy rápida. ¿Cómo el desarrollo afecta al crecimiento poblacional?

Los países avanzan de menos desarrollados a más desarrollados a través de la transición demográfica

La tasa histórica de crecimiento poblacional en los países más desarrollados cambió con el tiempo en etapas razonablemente predecibles, lo que produce un patrón llamado **transición demográfica (FIG. 27-16)**. Antes de que ocurrieran los grandes avances industriales y médicos, los países más desarrollados de la actualidad estaban en la *etapa preindustrial*, con poblaciones relativamente pequeñas, estables o de lento crecimiento, en las cuales las altas tasas de natalidad se equilibraban con altas tasas de mortalidad. A esto siguió la *etapa de transición*, en la que aumentó la producción de alimento y mejoró la atención a la salud. Estos avances provocaron la caída de las tasas de mortalidad, mientras que las tasas de natalidad permanecieron elevadas, lo que condujo a una tasa explosiva de aumento natural. Durante la *etapa industrial*, las tasas de natalidad cayeron conforme más personas se mudaron de las granjas pequeñas hacia las ciudades (donde los niños eran menos importantes como fuente de mano de obra), los anticonceptivos estuvieron disponibles con más facilidad y las oportunidades para las mujeres aumentaron. Los países más desarrollados ahora están en la *etapa postindustrial* de

la transición demográfica y, en la mayoría de los casos, sus poblaciones son estables, o incluso decrecientes, con tasas bajas de natalidad y de mortalidad.

En los países menos desarrollados, como la mayoría de los países en América Central y del Sur, Asia (no incluidos China y Japón) y África, los avances médicos han reducido las tasas de mortalidad y aumentado la esperanza de vida, pero las tasas de natalidad siguen siendo relativamente altas. Aunque China también es considerado un país menos desarrollado, hace años, conforme su población se aproximaba a mil millones, el gobierno chino reconoció el impacto negativo del crecimiento poblacional continuo e instituyó políticas (muchas de ellas punitivas e impopulares) que llevaron la tasa de fecundidad de China abajo del nivel de reemplazo. Como resultado, la población de China casi ha dejado de crecer, y se espera que India se convierta en el país más poblado del mundo hacia 2025. China ha relajado un poco sus políticas de “hijo único”; todavía está por verse si aumentará su tasa de natalidad.

La mayoría de los países menos desarrollados están en la etapa de transición tardía o en la etapa industrial de la transición demográfica. En muchas de estas naciones, los hijos adultos brindan seguridad financiera a los padres que envejecen. Los hijos jóvenes también pueden contribuir de manera significativa al ingreso familiar al trabajar en granjas o en fábricas. Factores sociales impulsan el crecimiento poblacional en los países donde los hijos confieren prestigio y donde las creencias religiosas promueven familias grandes. Además, en los países menos desarrollados, muchas personas a quienes les gustaría limitar el tamaño de su familia carecen de acceso a los anticonceptivos. Por ejemplo, en la nación africana de Nigeria, menos de 20% de las parejas usan métodos anticonceptivos modernos, y la mujer promedio cría 5.2 hijos. Nigeria sufre de erosión del suelo, contaminación del agua y pérdida de bosques y vida salvaje. Con 43% de sus 182 millones de personas bajo la edad de 15 años, el crecimiento poblacional continuo es inevitable.

Como en Nigeria, el crecimiento poblacional es más alto en los países que menos pueden costearlo, como resultado de realidad positiva, en la que el crecimiento poblacional pasado y presente tienden a promover futuros aumentos en la población. Conforme más personas compiten por los mismos recursos limitados, la pobreza continúa. La pobreza aleja a los niños de las escuelas y los conduce hacia actividades que ayudan a sostener a sus familias. Entonces, la falta de educación y de acceso a anticonceptivos contribuye a continuas tasas de natalidad altas. Como resultado, la población aumenta, lo que tiende a mantener a la gente pobre, de modo que el ciclo continúa. De los 7.2 mil millones de personas sobre la Tierra en 2015, alrededor de seis mil millones residían en países menos desarrollados. Aunque las tasas de natalidad en algunos países menos desarrollados, como Brasil, declinaron debido a cambios sociales y al aumento en el acceso a anticonceptivos, la mayoría todavía está por arriba de la FNR. Por tanto, la población humana seguirá creciendo durante muchos años, en los países menos desarrollados y en el mundo entero.

La estructura etaria de una población predice su crecimiento futuro

Los **diagramas de estructura etaria** muestran los grupos de edad sobre el eje vertical y el número o porcentaje de individuos en cada grupo etario sobre el eje horizontal, con hombres y mujeres mostrados en lados opuestos. Estos diagramas de estructura etaria no sólo ilustran las distribuciones etarias actuales, también predicen el futuro crecimiento poblacional. Los diagramas de estructura etaria se elevan hasta un pico que refleja la esperanza de vida humana máxima, pero la forma del resto del diagrama revela si la población se expande, es estable o se encoje. Si los adultos en el grupo en edad reproductiva (15 a 44 años) tienen más hijos (el grupo etario de 0 a 14 años) de los que se necesitan para reemplazarlos, la población está por arriba de la FNR y se expande. Su estructura etaria será aproximadamente triangular

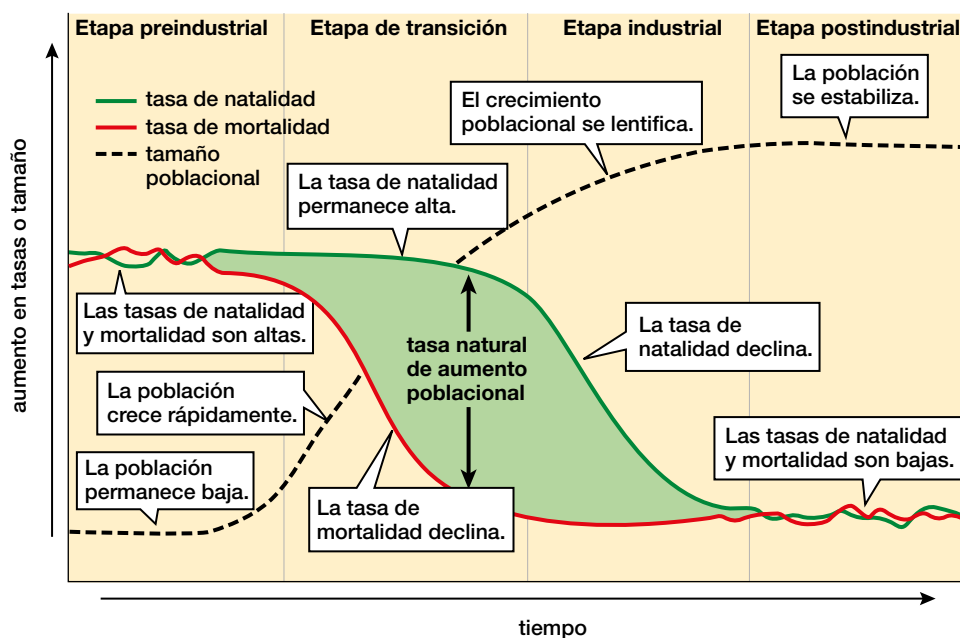


FIGURA 27-16 La transición demográfica Una transición demográfica casi siempre comienza con una población relativamente estable y pequeña, con tasas de natalidad y mortalidad elevadas. Primero declinan las tasas de mortalidad, lo que provoca que la población aumente. Luego declinan las tasas de natalidad, lo que provoca que la población se estabilice en un tamaño más grande con tasas de natalidad y mortalidad relativamente bajas.

(FIG. 27-17a). Si los adultos en edad reproductiva tienen justo el número de hijos necesarios para reemplazarlos, la población está en FNR. Una población que ha estado en FNR durante muchos años tendrá un diagrama de estructura etaria con lados relativamente rectos (FIG. 27-17b). En las poblaciones que se encogen, los adultos que se reproducen tienen menos hijos que los requeridos para reemplazarlos, lo que hace que el diagrama de estructura etaria se estreche en la base (FIG. 27-17c).

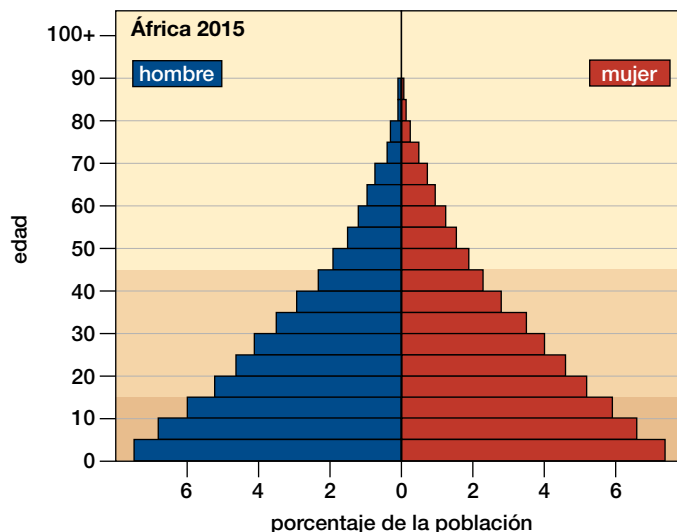
La FIGURA 27-18 muestra las estructuras etarias para las poblaciones de países desarrollados y en desarrollo para 2015, con proyecciones para 2050. Incluso si los países con crecimiento rápido logran FNR de inmediato, sus poblaciones seguirían creciendo durante décadas. ¿Por qué? Cuando el número de hijos supera el número de adultos que se reproducen, esto crea *momentum* para el crecimiento futuro, conforme estos hijos maduran y entran a sus años reproductivos. Por ejemplo, cuando China alcanzó la FNR a comienzos de la década de 1990, aproximadamente 28% de su población tenía menos de 15 años de edad; en una población humana estable, menos de 20% son niños. Debido a este *momentum*, China desde entonces ha crecido en casi 200 millones de personas. Sin embargo, China tal vez tendrá una población estable pronto, porque ahora sólo 17% de sus habitantes tienen menos de 15 años de edad. En contraste, los niños constituyen alrededor de 40% de la población de África, de modo que su población seguirá creciendo rápidamente.

La fecundidad en algunas naciones está por abajo del nivel de reemplazo

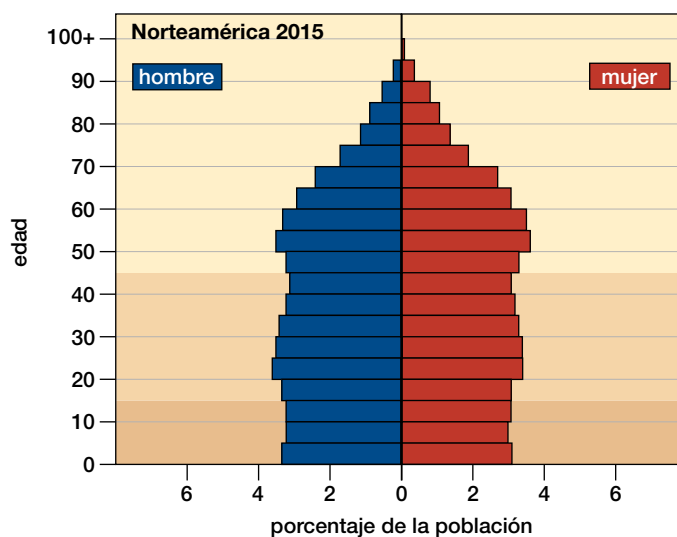
Aunque una población reducida a final de cuentas ofrecerá tremendos beneficios tanto para las personas del mundo como para la biosfera que los sustenta, las estructuras económicas actuales de muchos países se basan en poblaciones crecientes. Los difíciles ajustes necesarios conforme las poblaciones declinan, o incluso simplemente se estabilizan, motivan a los gobiernos a adoptar políticas que alientan más nacimientos y crecimiento continuo.

La TABLA 27-1 proporciona tasas de crecimiento para varias regiones del mundo. En Europa, la población se reduce un poco, en 0.1% al año, y la tasa de fecundidad promedio es 1.6, sustancialmente por abajo de la FNR, pues muchas mujeres posponen o renuncian a tener hijos. Esta situación levanta preocupaciones acerca de la disponibilidad de futuros trabajadores y contribuyentes para sostener el aumento resultante en el porcentaje de ancianos. Como resultado, varios países europeos ofrecen o consideran incentivos (como grandes estímulos fiscales) para las parejas que tengan hijos.

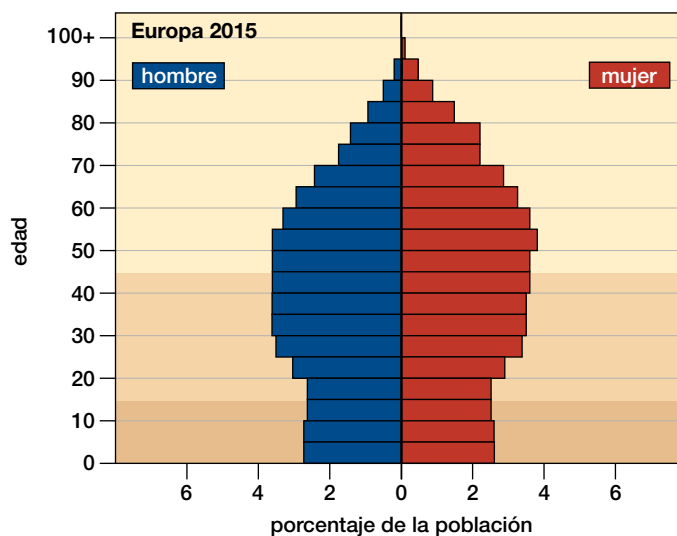
► **FIGURA 27-17 Diagramas de estructura etarias (a)** La estructura etaria para África ilustra una población en rápido crecimiento que se proyecta a casi el doble para 2050. **(b)** Norteamérica representa una población con crecimiento más lento que todavía se proyecta agregue más de 100 millones de personas para 2050 (un aumento de alrededor de 24%). **(c)** La estructura etaria de Europa es de una población que se reduce lentamente, y se proyecta que decline en más de 35 millones (alrededor de 5%) para 2050. Los colores de fondo, de abajo arriba, indican grupos etarios: hijos pre-reproductivos (0 a 14 años), adultos en edad reproductiva (15 a 44 años) y adultos postreproductivos (45 a 100 años). Datos tomados del U.S. Census Bureau, Base de Datos Internacionales.



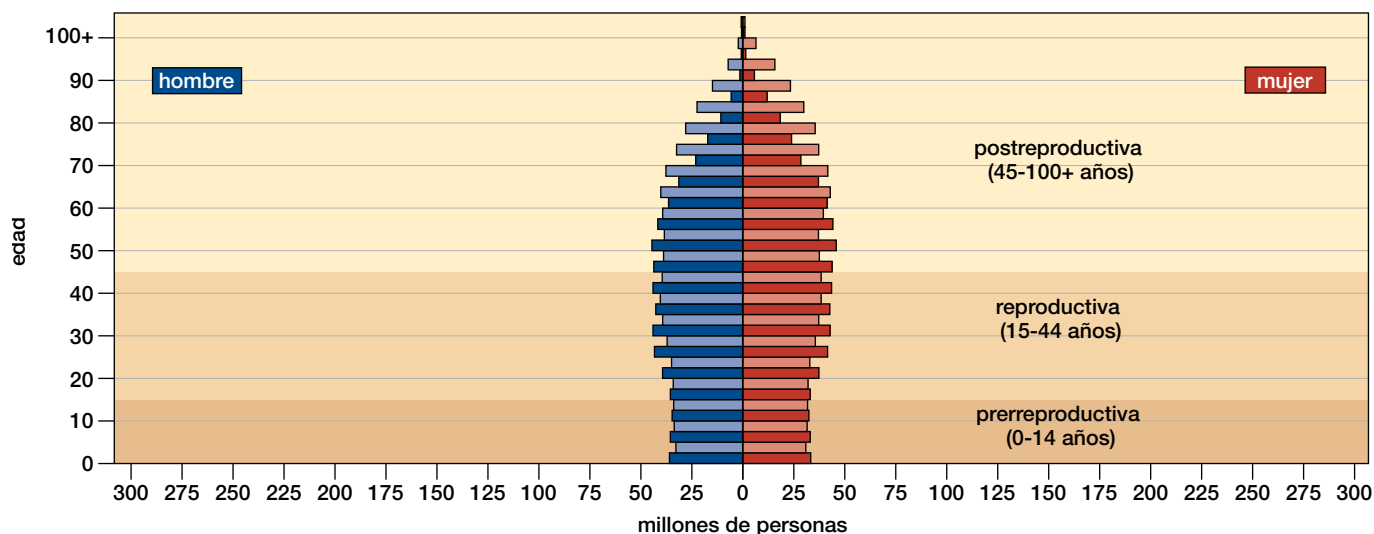
(a) África: una población de crecimiento rápido



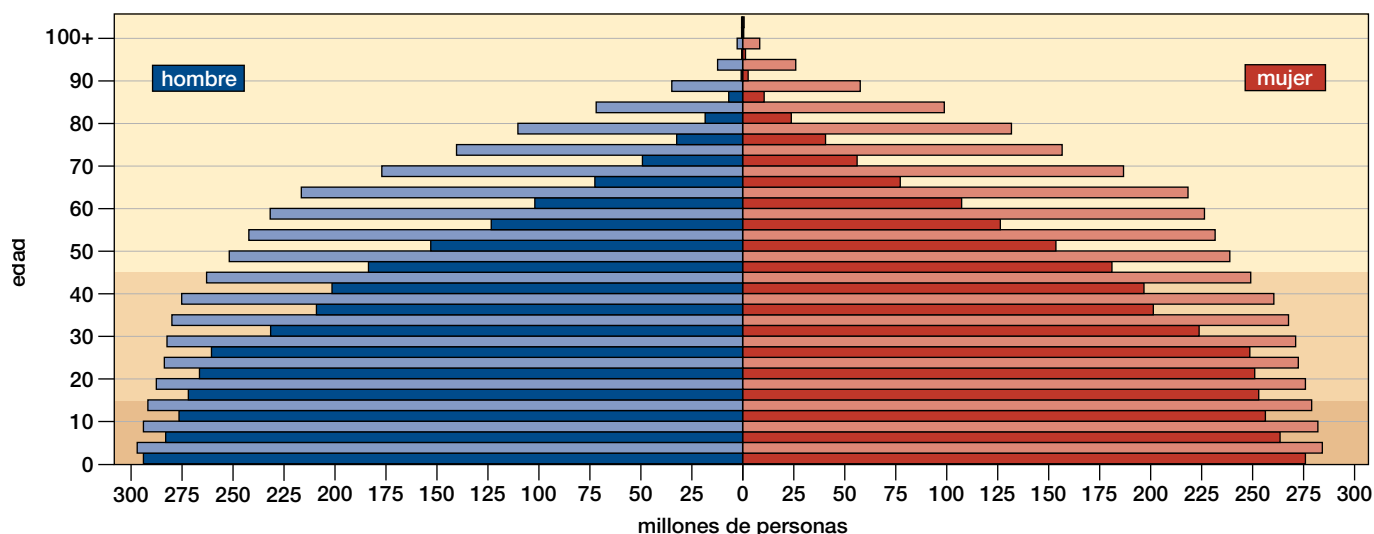
(b) Norteamérica: una población de crecimiento lento



(c) Europa: una población de reducción lenta



(a) Países más desarrollados



(b) Países menos desarrollados

▲ **FIGURA 27-18** Diagramas de estructura etaria de países más desarrollados y menos desarrollados. Observa que la diferencia predicha en la proporción de niños comparada con la proporción de adultos en los países menos desarrollados es menor en 2050 que en 2015, conforme dichas poblaciones se aproximan a FNR. Sin embargo, el gran número de jóvenes en los países menos desarrollados que entrará a sus años de criar hijos provocará un crecimiento poblacional continuo. Datos tomados del U.S. Census Bureau, Base de Datos Internacionales.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cómo una tasa de fecundidad por arriba de la FNR produce realimentación positiva (en la que un cambio crea una situación que se amplifica a sí misma) para el crecimiento poblacional?

TABLA 27-1**Estadísticas de población promedio por región del mundo: 2015**

Región	Tasa de fecundidad	Tasa de aumento natural (%)
Mundo	2.4	1.1
Países menos desarrollados	2.5	1.1
África	4.3	2.3
Latinoamérica/Caribe	2.1	1.1
Asia*	2.5	1.4
China	1.6	0.4
Países más desarrollados	1.7	0.1
Europa	1.6	-0.1
Norteamérica	2.0	0.5

*No incluye China.

Datos tomados del U.S. Census Bureau, Base de Datos Internacionales.



¿Hemos superado la capacidad de carga de la Tierra?

En Côte d'Ivoire (Costa de Marfil), un país en África occidental, el gobierno libra una batalla para proteger de miles de cazadores, granjeros y talamontes ilegales algunas de sus selvas tropicales que rápidamente se vuelven más pequeñas. Las autoridades destruyen los refugios de los ocupantes ilegales, quienes regresan de inmediato y vuelven a construir. Uno de tales residentes ilegales, Sep Djekoule, explica: "Tengo diez hijos y debemos comer. La selva es donde puedo proveer a mi familia, y todos tienen ese derecho". Sus palabras ejemplifican el conflicto entre crecimiento poblacional y la administración sabia de los recursos finitos de la Tierra.

¿Cuántas personas puede sostener la Tierra? La Global Footprint Network, conformada por un grupo internacional de científicos y profesionales de muchos campos, intenta valorar la *huella ecológica* de la humanidad (véase el Capítulo 31). Este proyecto compara la demanda humana de recursos con la capacidad de la Tierra para suministrar dichos recursos en forma sustentable. Por "sustentable" se entiende que los recursos pueden renovarse de manera indefinida y que la capacidad de la biosfera para suministrarlos no disminuye con el tiempo. ¿La humanidad vive del "interés" producido por la deuda global, o se come el "principal"? La Global Footprint Network concluyó que, en 2010 (el año más reciente para el cual están disponibles datos completos), la humanidad consumió más de 150% de los recursos que estaban disponibles de manera sustentable. En otras palabras, para evitar dañar los recursos de la Tierra (lo que en consecuencia reduce la capacidad de carga del planeta), la población humana en 2010 requeriría más de 1½ Tierras. Pero para 2015 se agregaron alrededor de 400 millones de personas. Puesto que las personas han usado su poder tecnológico para superar la resistencia ambiental, la huella ecológica colectiva ahora empequeñece la base de recursos sustentables de la Tierra, lo que reduce la capacidad futura del planeta para sostener a la humanidad.

Por ejemplo, la población humana ahora usa casi 40% de la tierra productiva de la Tierra para cultivos y ganado. A pesar de esto, las Naciones Unidas estiman que más de 800 millones de personas están desnutridas, incluido un estimado de 25% de la población del África subsahariana. La erosión reduce la capacidad de la tierra para sostener tanto los cultivos como al ganado de pastoreo (FIG. E27-2). La búsqueda de tierras agrícolas impulsa a las personas a talar bosques en lugares donde el suelo es poco adecuado para la agricultura. La demanda de madera también provoca que grandes áreas sean deforestadas anualmente, lo que causa la escorrentía de agua fresca tan necesaria, la erosión de la capa superior del suelo, la contaminación de ríos y océanos, y una reducción global en la capacidad de la tierra y el agua para sostener no sólo futuros cultivos y ganado, sino también los peces y otros animales silvestres que las personas crían para alimentarse. El consumo humano de alimentos, madera y, más recientemente, biocombustibles (cultivos que proporcionan combustible) impulsa la destrucción de decenas de millones de hectáreas de bosque lluvioso (véase el Capítulo 31).

Las Naciones Unidas estiman que alrededor de 60% de las poblaciones de peces oceánicos comerciales se explotan a su máxima producción sustentable, y otro 30% se pescan en exceso. En partes de India, China, África y Estados Unidos, los mantos freáticos se agotan para irrigar tierras de cultivo mucho más rápido de lo que vuelven a llenarse por agua de lluvia y nieve. Dado que la tierra irrigada proporciona alrededor de 40% de los cultivos alimenticios humanos, la escasez de agua puede conducir rápidamente a escasez de alimentos.



▲ **FIGURA E27-2 El sobrepastoreo puede conducir a la pérdida de tierra productiva** Las actividades humanas, incluido el sobrepastoreo, la deforestación y las prácticas agrícolas inadecuadas, reducen la productividad de la tierra.

La población presente, en su nivel actual de tecnología, claramente "sobrepasta" la biosfera. Conforme los seis mil millones de personas en los países menos desarrollados luchan por elevar su estándar de vida, y los miles de millones de personas en los países más desarrollados siguen aumentando los suyos, el daño a los ecosistemas de la Tierra se acelera. Todos quieren gozar de lujos más allá de la mera supervivencia, pero, por desgracia, los recursos demandados en la actualidad para sostener el alto estándar de vida de los países desarrollados es insostenible para la mayoría de los habitantes de la Tierra. Por ejemplo, para sostener a la población mundial sustentable en el estándar de vida promedio en Estados Unidos, se requerirían alrededor de 4½ Tierras. La tecnología puede ayudar a mejorar la eficiencia agrícola, conservar la energía y el agua, reducir los contaminantes y reciclar mucho más de lo que se utiliza. Sin embargo, a largo plazo, es en extremo improbable que la innovación tecnológica pueda compensar el crecimiento poblacional continuo.

De manera inevitable, la población humana dejará de crecer. La esperanza para el futuro se encuentra en reconocer los signos del sobrepastoreo humano y responder mediante la reducción de la población antes de causar más daño a la biosfera, disminuir su capacidad para sostener a las personas y a las demás preciosas e irremplazables formas de vida sobre la Tierra.

PENSAMIENTO CRÍTICO Mucho del daño ecológico visible causado por los seres humanos ocurre en los países menos desarrollados: pastizales sobreexplotados, devastación de bosques lluviosos y especies en grave peligro de extinción, como rinocerontes y orangutanes. Algunos de estos daños resultan de la demanda económica de los países más desarrollados. Investiga acerca de los orígenes y los impactos ecológicos de un producto importado como aceite de palma, oro, caoba o teca. ¿Los países desarrollados exportan daño ecológico cuando importa bienes de los países menos desarrollados?

► **FIGURA 27-19 Crecimiento poblacional estadounidense** Desde 1790, el crecimiento poblacional estadounidense ha producido una curva con forma de J típica del crecimiento exponencial, con cierta ligera lentificación en décadas recientes. La U.S. Census Bureau predice que la población estadounidense alcanzará 334 millones en 2020. Datos tomados de U.S. Census Bureau.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿En qué etapa de la curva S se encuentra la población estadounidense? ¿Qué factores consideras provocarán su estabilización? ¿La recesión actual puede reducir el crecimiento poblacional?

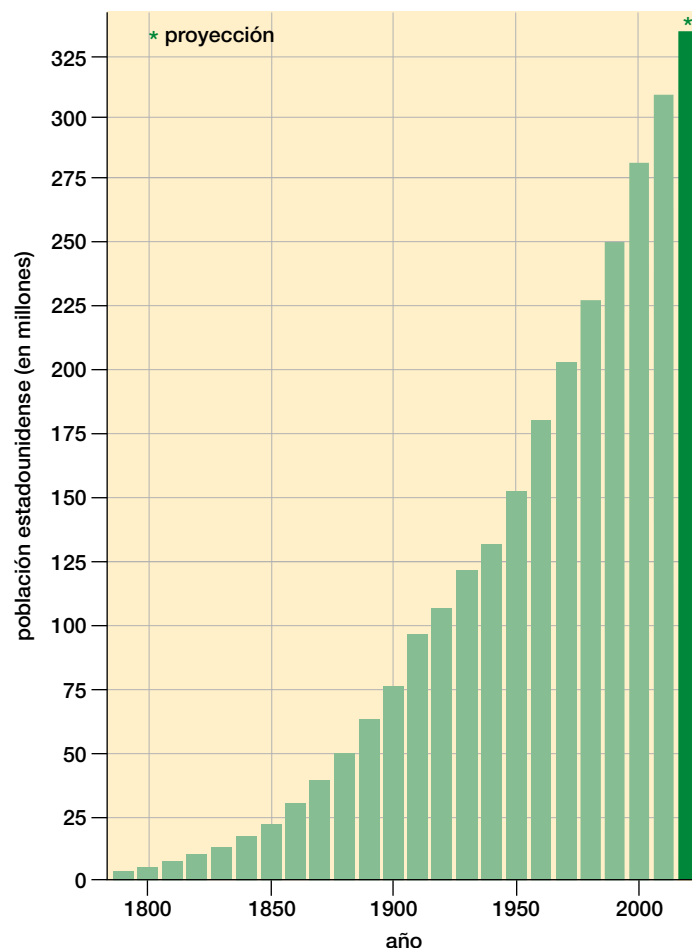
La población estadounidense crece rápidamente

En 2015, Estados Unidos tenía una población de más de 321 millones y una tasa de crecimiento de alrededor de 0.8% anual (**FIG. 27-19**). Estados Unidos es uno de los países desarrollados de más rápido crecimiento en el mundo. La inmigración continua, que representa más de 30% del aumento poblacional, garantizará crecimiento para el futuro indefinido, a menos que la tasa de fecundidad estadounidense (2.0 en 2015) caiga suficientemente abajo de la FNR para compensar el influjo de personas. Puesto que el residente estadounidense promedio tiene una gran huella ecológica, de alrededor de 2.5 veces el promedio global, el continuo crecimiento poblacional en Estados Unidos tiene un impacto significativo sobre los ambientes local y global.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los avances que han permitido el crecimiento exponencial de la población humana?
- explicar por qué el rápido crecimiento poblacional continúa en la actualidad?
- explicar la transición demográfica?
- bosquejar diagramas de estructura etaria y describir cómo sus formas predicen los futuros cambios en el tamaño poblacional?



ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

El regreso de los elefantes marinos

La rápida recuperación de las poblaciones de elefantes marinos, desde casi su extinción en 1892 hasta alrededor de 200 mil animales en la actualidad, es un triunfo de la conservación de la vida silvestre, con un invaluable papel desempeñado por el crecimiento exponencial de una pequeña población con abundante alimento, sitios seguros para la reproducción y la crianza, y pocos depredadores.

Sin embargo, todos los elefantes marinos modernos son descendientes de al menos 20 ancestros de la década de 1890. Por tanto, todos los elefantes marinos modernos tal vez descienden de un solo macho y algunas hembras. El pasar a través de tal “cuello de botella poblacional” (véase el Capítulo 16) se reduce la diversidad genética de las generaciones futuras, porque sólo los alelos que estuvieron presentes en esta minúscula población estuvieron disponibles para transmitirse a toda la población de la actualidad. De hecho, cuando biólogos moleculares compararon la diversidad genética de los elefantes marinos modernos con la de especímenes recolectados antes de 1892, descubrieron que los elefantes marinos de la actualidad son genéticamente casi idénticos entre ellos. Mucha mayor diversidad

se encontró en los especímenes anteriores al cuello de botella. Pueden transcurrir cientos o incluso miles de años para que mutaciones reabastezcan la diversidad alélica de los elefantes marinos.

¿Esto importa? Justo ahora, tal vez no mucho, aunque los elefantes marinos tienen alrededor de dos a 10 veces más anomalías congénitas, como fisura de paladar y defectos en el corazón o el cerebro, que las focas y los leones marinos de California. Una alta incidencia de defectos congénitos es bastante común en las poblaciones consanguíneas con baja diversidad genética.

CONSIDERA ESTO Como especie genéticamente homogénea, los elefantes marinos tienen una capacidad reducida para evolucionar en respuesta a cambios ambientales que puedan ocurrir en el futuro: toda la población resultará afectada, aproximadamente al mismo grado, por cualquier cambio adverso. ¿Crees que los elefantes marinos, sin importar su abundancia, deberían considerarse como potencialmente en peligro de extinción para el futuro previsible? ¿Por qué sí o por qué no?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

27.1 ¿Qué es una población y cómo cambia su tamaño?

Las poblaciones cambian de tamaño a través de nacimientos y muertes, que producen aumento natural, y mediante inmigración y emigración, que producen migración neta. Si se ignora la migración, la tasa de crecimiento poblacional (r) es su tasa de natalidad (b) menos su tasa de mortalidad (d). El crecimiento poblacional (G), el aumento durante un intervalo de tiempo dado es igual a la tasa de crecimiento (r) multiplicada por el tamaño poblacional (N). Todos los organismos tienen el potencial biótico para más que reemplazarse durante sus vidas, lo que resulta en crecimiento poblacional. Una tasa de crecimiento constante produce crecimiento exponencial.

27.2 ¿Cómo se regula el crecimiento poblacional?

La capacidad de carga (K) es el tamaño máximo al cual una población puede sostenerse de manera indefinida por un ecosistema. K está determinada por recursos limitados como espacio, nutrimentos y energía. Por lo general, la resistencia ambiental mantiene a las poblaciones en o por abajo de la capacidad de carga. Por arriba de K , las poblaciones agotan su base de recursos, lo que conduce a (1) que la población se estabilice cerca de K ; (2) la reducción de K y una población reducida de manera permanente o (3) la población comience a eliminarse del área. El crecimiento poblacional está restringido por formas de resistencia ambiental independientes de la densidad (sobre todo tiempo y clima) y formas de resistencia dependientes de la densidad (competencia, depredación y parasitismo).

27.3 ¿Cómo difieren las estrategias de historia de vida entre las especies?

Las especies selección r tienden a vivir en ambientes impredecibles, madurar temprano, producir gran cantidad de pequeños descendientes y proporcionar poco o ningún cuidado paterno, mientras que las especies selección K tienden a vivir en ambientes estables, madurar con lentitud y proporcionar sustancial cuidado paterno a pequeña cantidad de descendientes. Las estrategias de historia de vida de la mayoría de las especies caen entre estos dos extremos. Las curvas de supervivencia de pérdida tardía son características de las especies selección K . Las especies con curvas de pérdida constante tienen igual posibilidad de morir a cualquier edad. Las curvas de pérdida temprana son típicas de las especies selección r , o de cualquier especie que produzca gran cantidad de descendientes, cuya mayoría muere antes de alcanzar la madurez.

27.4 ¿Cómo se distribuyen los organismos en las poblaciones?

La distribución agrupada puede ocurrir por razones sociales o alrededor de recursos limitados. La distribución uniforme con frecuencia es resultado de espaciamiento territorial. La distribución aleatoria es rara y ocurre cuando los individuos no interactúan socialmente y

cundo los recursos son abundantes y están distribuidos de manera equitativa.

27.5 ¿Cómo cambia la población humana?

La población humana ha mostrado crecimiento exponencial durante un tiempo sin precedentes, resultado de una combinación de altas tasas de natalidad y avances tecnológicos, agrícolas, industriales y médicos que han reducido los efectos de la resistencia ambiental y aumentaron la capacidad de carga de la Tierra para los seres humanos. Los diagramas de estructura etaria muestran los números de hombres y mujeres en grupos de edad creciente. Las poblaciones en expansión, sobre todo en los países menos desarrollados, tienen estructuras etarias triangulares con bases anchas. Los países más desarrollados en general tienen poblaciones estables con estructuras etarias de lados relativamente rectos o poblaciones que se reducen con estructuras etarias que son estrechas en la base. La mayoría de las personas viven en países menos desarrollados, con poblaciones en crecimiento y tasas de natalidad mayores que la fecundidad de nivel de reemplazo (FNR). Incluso si las tasas de natalidad declinaron hasta FNR, el *momentum* de las anteriores tasas de natalidad altas y el resultante gran número de hijos y adultos en edad reproductiva aseguraría décadas de crecimiento poblacional continuo.

Términos clave

aumento natural	491	especie selección K	501
biosfera	491	especie selección r	500
capacidad de carga (K)	495	fecundidad de nivel de reemplazo (FNR)	504
ciclo auge-decadencia	493	historia de vida	500
ciclo poblacional	498	huésped	498
competencia	498	independiente de la densidad	497
competencia interespecífica	499	inmigración	491
competencia intraespecífica	499	país más desarrollado	504
comunidad	491	país menos desarrollado	504
crecimiento exponencial	492	parásito	498
crecimiento poblacional logístico	495	pesa	497
curva de supervivencia	501	población	491
curva J	492	población con pérdida constante	502
curva S	495	población con pérdida tardía	502
dependiente de la densidad	497	población con pérdida temprana	502
depredador	497	potencial biótico	492
diagrama de estructura etaria	505	resistencia ambiental	493
distribución agrupada	502	tabla de supervivencia	501
distribución aleatoria	503	tasa de crecimiento (r)	491
distribución uniforme	503	tasa de mortalidad (d)	491
ecología	491	tasa de natalidad (b)	491
ecosistema	491	transición demográfica	504
emigración	491		
especie invasora	495		

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- La resistencia ambiental independiente de la densidad incluye
 - depredación.
 - inundaciones.
 - parasitismo.
 - competencia.
- El crecimiento exponencial con frecuencia ocurre cuando
 - una población se acerca a la capacidad de carga.
 - una población supera la capacidad de carga.
 - los organismos invaden un nuevo hábitat.
 - la tasa de natalidad supera la tasa de mortalidad para una sola generación.
- ¿Cuál de los siguientes aspectos *no* contribuye a aumentar la capacidad de carga de la Tierra para los seres humanos?
 - control natal
 - agricultura
 - avances médicos
 - mejora de la sanidad
- Es probable que una población aumente en tamaño si
 - hay más adultos postreproductivos que juveniles.
 - parásitos aumentan en abundancia.
 - su pirámide poblacional es más estrecha en la base que en el medio.
 - su tasa reproductiva es mayor que la fertilidad de nivel de reemplazo.
- Las poblaciones de auge y decadencia
 - no experimentan crecimiento exponencial.
 - por lo general están controladas por resistencia ambiental dependiente de la densidad.
 - brevemente pueden superar la capacidad de carga de su ambiente.
 - se equilibran en la capacidad de carga de su ambiente.

Llena los espacios

- Las gráficas que muestran cómo cambia con el tiempo el número de individuos nacidos al mismo tiempo se llaman _____. El tipo específico de curva que se aplica a un diente de león que libera 300 semillas, cuya mayoría nunca germina, se llama _____. La curva para los seres humanos es un ejemplo de _____.
- El tipo de crecimiento que ocurre en una población que crece por un porcentaje constante anual es _____. ¿Esta forma de crecimiento agrega el mismo número de individuos cada año? _____. ¿Qué forma de curva se genera si se grafica este tipo de crecimiento? _____. ¿Este tipo de crecimiento puede sostenerse por tiempo indefinido? _____.
- El máximo tamaño de población que puede sostenerse de manera indefinida sin dañar el ambiente se llama _____. Una curva de crecimiento en la que una población primero crece de manera exponencial y luego se equilibra en (o por abajo de) este máximo tamaño sostenible se llama curva _____, o curva _____.
- El tipo de distribución espacial que tal vez ocurra cuando los recursos son localizados es _____. El tipo de distribución espacial que resulta cuando pares de animales defienden territorios de reproducción es _____. La forma menos común de distribución es _____.

- Una población crece siempre que el número de _____ más _____ supera el número de _____ más _____. La tasa de crecimiento de una población aumenta cuando la frecuencia de reproducción _____.

Preguntas de repaso

- Define *potencial biótico*, menciona los factores que influyen sobre él y explica por qué la selección natural puede favorecer un alto potencial biótico.
- Escribe y describe el significado de la ecuación para crecimiento poblacional usando las variables G , r y N .
- Dibuja, nombra y describe las propiedades de una curva de crecimiento de una población sin resistencia ambiental.
- Define *resistencia ambiental* y distingue entre formas de resistencia ambiental independientes de la densidad y dependientes de la densidad. Describe tres ejemplos de cada una.
- ¿Qué es crecimiento poblacional logístico? ¿Qué es K ?
- Describe tres diferentes posibles consecuencias de exceder la capacidad de carga. Bosqueja estos escenarios en una gráfica. Explica tu respuesta.
- Distingue entre poblaciones que muestren curvas de supervivencia cóncava y convexa. ¿Cuáles son sus estrategias de historia de vida típicas?
- Explica por qué la resistencia ambiental no ha evitado el crecimiento poblacional humano exponencial desde tiempos prehistóricos; proporciona ejemplos. ¿Esto puede continuar? Explica por qué sí o por qué no.
- Dibuja la forma general de un diagrama de estructura etaria característico de poblaciones (a) en expansión, (b) estables y (c) en reducción. Etiqueta todos los ejes. Explica por qué puedes predecir crecimiento durante varias décadas a futuro a partir de la estructura etaria actual de las poblaciones.
- Bosqueja y etiqueta la gráfica que muestre las etapas generales de la transición demográfica y explica los cambios que influyen el crecimiento y el tamaño de la población a lo largo del tiempo.

Aplicación de conceptos

- Investiga acerca de un país en desarrollo (como Nigeria, Afganistán o Uganda) con crecimiento poblacional rápido y descubre qué factores sostienen dicho crecimiento y por qué. Explica estos factores y valora la probabilidad de que la tasa de fertilidad de este país caerá en el futuro cercano.
- La ley de Especies en Peligro de Extinción (ESA, por sus siglas en inglés) de Estados Unidos busca aumentar la población de las especies amenazadas hasta el punto en el que tengan una población autosustentable que ya no necesite protección especial. Investiga acerca de dos especies que se hayan mencionado como en peligro de extinción: una que se halla recuperada hasta la medida en que se haya “quitado de la lista” y una que haya permanecido en la lista durante más de 20 años. Con base en lo que aprendiste en este capítulo, ¿qué características de las dos especies y sus ambientes han contribuido de manera significativa a sus diferentes destinos?

28

INTERACCIONES COMUNITARIAS



Aunque más pequeño que el gato doméstico promedio, el zorro de las Islas del Canal desempeña un importante papel en su comunidad ecológica.

ESTUDIO DE CASO

El cuento del zorro

Las ocho Islas del Canal se encuentran en el Océano Pacífico, dispersas en un arco de 17 a 130 km fuera de la costa sur de California, desde Santa Bárbara a Los Ángeles. Durante miles de años, el zorro de las Islas del Canal, que varían de más de 1.5 hasta casi 3 kg, fue el depredador terrestre más grande de las islas. Los zorros comían todo, desde ratones y grandes insectos, hasta frutos y semillas, y prosperaban. Compartían las islas con las águilas calvas, que son suficientemente grandes como para depredar a los zorros pequeños, pero que se alimentan sobre todo de los abundantes peces que hay en las aguas oceánicas circundantes y no representaban una amenaza para los zorros. Sin embargo, a finales del siglo XX, la catástrofe golpeó a los zorros, cuya población se desplomó desde más de 6 mil a mediados del siglo XX hasta algunos cientos para 2000. ¿Qué ocurrió?

Puesto que las Islas del Canal nunca han estado conectadas con el continente, sus animales y plantas nativos llegaron nadando, volando, derivando sobre esteras de vegetación, o sopladados por el viento. Las islas se convirtieron en hogar de una colección única de

organismos adaptados a las condiciones locales y de algunas especies que no se encuentran en otra parte de la Tierra, incluido el zorro de las Islas del Canal. Pero a partir del siglo XIX comenzó a revelarse la complejidad de la vida en las islas. Los colonizadores en busca de tierras de cultivo talaron grandes áreas de vegetación nativa y llevaron ganado vacuno, cerdos y ovejas. Algunos de los cerdos y ovejas escaparon y colonizaron las áreas silvestres restantes de las islas, donde consumieron o arrancaron plantas nativas. A mediados del siglo XX, la mayoría de las águilas calvas fueron eliminadas por el insecticida DDT (véase el Capítulo 27). Los efectos acumulados de estos cambios devastaron la flora y fauna nativas de las islas, en particular los zorros, que casi se extinguieron. Algunas islas se quedaron con sus últimos 15 o 20 zorros, mientras aumentaron las poblaciones de ratones, zorrillos y hierbas no nativas.

Estos cambios ilustran la interconexión de las especies en las islas. ¿Por qué la adición de herbívoros como ovejas y cerdos, o la pérdida de las águilas calvas piscívoras, dañarían a los zorros? ¿Cómo la pérdida de zorros podría afectar las especies de otras islas? ¿Existe alguna forma de restaurar las conexiones que se han roto?

DE UN VISTAZO

28.1 ¿Por qué son importantes las interacciones comunitarias?

28.2 ¿Cómo influye el nicho ecológico la competencia?

28.3 ¿Cómo las interacciones consumidor-presa dan forma a adaptaciones evolutivas?

28.4 ¿Cómo los mutualismos benefician a diferentes especies?

28.5 ¿Cómo las especies clave influyen la estructura comunitaria?

28.6 ¿Cómo las interacciones entre especies cambian la estructura comunitaria con el tiempo?

28.1 ¿POR QUÉ SON IMPORTANTES LAS INTERACCIONES COMUNITARIAS?

Una **comunidad** ecológica consta de todas las poblaciones de especies múltiples que viven e interactúan mutuamente en un área definida. Todas las interacciones comunitarias involucran acceso a recursos. Las interacciones entre especies pueden clasificarse en tres grandes categorías (**TABLA 28-1**).

En la **competencia interespecífica**, dos o más especies utilizan los mismos recursos (*interespecífico* significa “entre las especies”). Por ejemplo, los carpinteros belloteros defienden territorios no sólo contra otros carpinteros, sino también contra arrendajos y ardillas, que pueden competir con ellos por las bellotas, y estorninos, que compiten con ellos por agujeros para anidar. Las plantas de muchas especies diferentes con frecuencia compiten entre ellas por luz, agua o nutrimentos como nitrógeno del suelo. La competencia interespecífica es perjudicial para todas las especies involucradas porque reduce su acceso a los recursos que necesitan.

En las **interacciones consumidor-presa**, una especie (el consumidor) usa a otra especie (la presa) como fuente de alimento. Las interacciones consumidor-presa incluyen depredación y parasitismo. Obviamente, depredadores y parásitos se benefician de sus relaciones con sus presas, mientras que la presa resulta dañada.

En el **mutualismo**, dos especies cooperan en formas que aumentan el acceso a los recursos de ambas especies. Por tanto, el mutualismo puede posibilitar que las especies prosperen juntas donde ninguna podría sobrevivir sola.

Por lo general, las interacciones entre especies son esporádicas, como cuando un león mata una cebra o un ciervo que camina desprende retoños de los arbustos. Sin embargo, en la **simbiosis**, las relaciones son prolongadas e íntimas, de modo que los miembros de las dos especies casi siempre se encuentran juntos. A diferencia del significado común de simbiosis, en biología la relación puede ser benéfica para ambos (mutualismo) o benéfica para uno y dañina para el otro (parasitismo).

TABLA 28-1 Interacciones entre especies

Tipo de interacción	Efecto sobre la especie A	Efecto sobre la especie B
Competencia interespecífica entre A y B	Daño	Daño
Interacciones consumidor-presa (A es el consumidor, B es la presa)	Beneficio	Daño
Mutualismo entre A y B	Beneficio	Beneficio

Las interacciones comunitarias ejercen fuertes fuerzas evolutivas sobre las especies involucradas. Por ejemplo, al matar las presas que son más fáciles de atrapar, los depredadores dejan detrás los individuos con mejores defensas contra la depredación. Dichos individuos mejor adaptados producen descendencia y, con el tiempo, sus características heredadas aumentan dentro de la población presa. Este proceso, mediante el cual las especies en interacción actúan como agentes de selección natural mutua, se llama **coevolución**.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- definir una *comunidad* y explicar por qué las interacciones comunitarias son importantes?
- mencionar los tres tipos principales de interacciones comunitarias y describir sus efectos sobre las especies involucradas?
- definir *coevolución*?

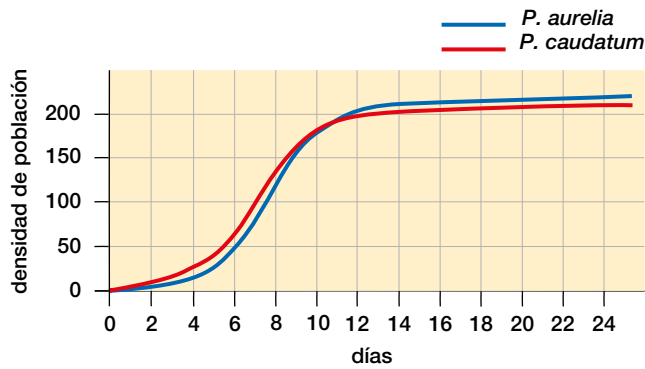
28.2 ¿CÓMO INFLUYE EL NICH ECOLÓGICO LA COMPETENCIA?

Cada especie ocupa un **nicho ecológico** único que abarca todos los aspectos de su forma de vida. Una parte importante de un nicho ecológico es el hogar físico de la especie, o hábitat, que incluye todas las condiciones ambientales necesarias para su supervivencia y reproducción. Éstas pueden incluir sitios de anidada o cubiles, el clima, el tipo de nutrimentos que requiere la especie, su rango de temperatura óptima, la cantidad de agua que necesita, el pH y la salinidad del agua o suelo que puede habitar, y (para las plantas) el grado de sol o sombra que puede tolerar. Un nicho ecológico también abarca todo el “papel” que una especie dada realiza dentro de un ecosistema, incluido lo que come (o si obtiene energía de la fotosíntesis), cuáles especies depreda o parasita, y las otras especies con las que compete.

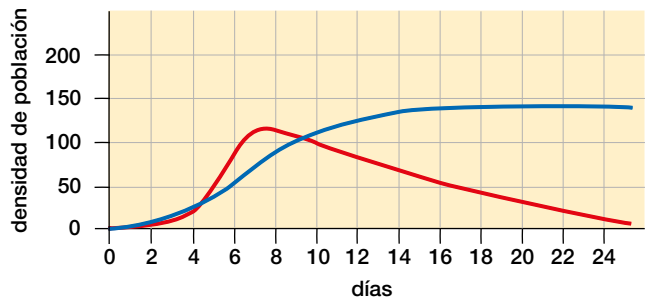
Aunque diferentes especies pueden compartir muchos aspectos de su nicho ecológico, la competencia interespecífica evita que ningún par de especies ocupe exactamente el mismo nicho ecológico.

La repartición de recursos reduce el traslape de nichos ecológicos entre las especies que coexisten

¿Qué ocurre si dos especies compiten en la misma medida de cada recurso requerido (es decir: si intentan ocupar exactamente el mismo nicho)? Puedes considerar tres resultados posibles: (1) las dos especies coexistirán en el mismo nicho de manera



(a) Criadas en matraces separados



(b) Criadas en el mismo matraz

▲ **FIGURA 28-1 Competencia interespecífica en el laboratorio**

(a) Criados por separado con un suministro constante de alimento, tanto *Paramecium aurelia* como *P. caudatum* muestran la típica curva S de una población que al principio crece con rapidez y luego se estabiliza. (b) Criadas juntas y forzadas a ocupar el mismo nicho, *P. aurelia* con el tiempo siempre supera a *P. caudatum* y hace que dicha población muera. Datos tomados de Gause, G. F. 1934. *The Struggle for Existence*. Baltimore: Williams & Wilkins.

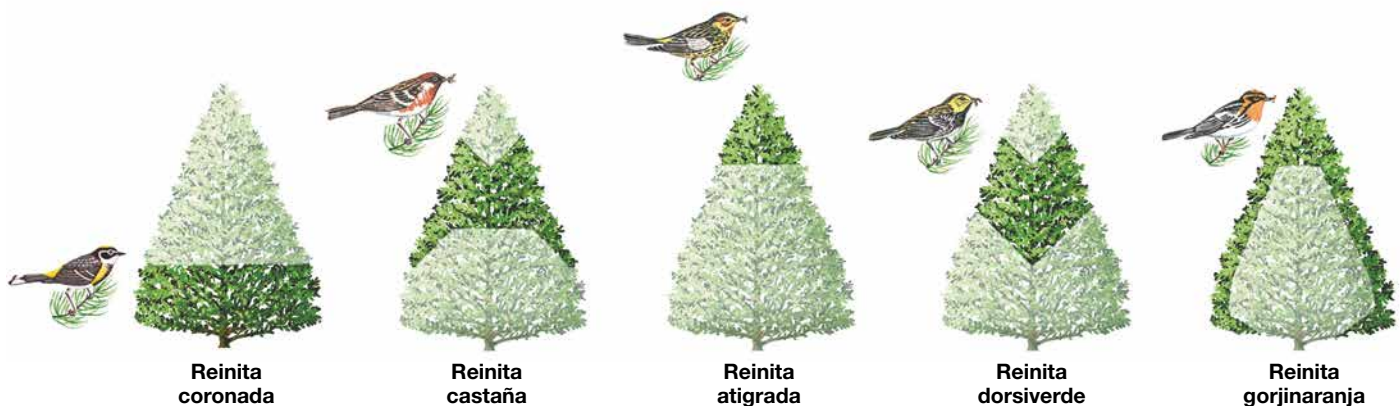
indefinida; (2) una especie desplazará a la otra, que se extinguirá (al menos de forma local), o (3) una o ambas especies evolucionarán ligeramente diferentes requisitos de nicho, lo que en consecuencia evitará competencia completa.

En 1934, el biólogo ruso G. F. Gause puso a prueba las primeras dos posibilidades. Gause crió dos especies del protista *Paramecium* (*P. aurelia* y *P. caudatum*) en cultivos de laboratorio. Criadas por separado, con bacterias como su único alimento, ambas especies florecieron (**FIG. 28-1a**). Sin embargo, cuando Gause juntó las dos especies, no podían coexistir: *P. aurelia* crecía más rápido y siempre eliminaba a *P. caudatum* (**FIG. 28-1b**). La conclusión de Gause llegó a conocerse como **principio de exclusión competitiva**: dos especies exactamente con el mismo nicho no pueden coexistir de manera indefinida.

¿Las especies pueden coexistir si sus nichos difieren ligeramente? Para descubrirlo, Gause repitió el experimento, pero esta vez apareó *P. caudatum* con una especie diferente, *P. bursaria*. *P. caudatum* se alimenta de bacterias suspendidas en el medio de cultivo, pero *P. bursaria* se alimenta sobre todo de bacterias que se asientan en el fondo de los cultivos. Estas dos especies de *Paramecium* pudieron coexistir de manera indefinida porque preferían alimentarse en diferentes lugares y por tanto ocupaban nichos ligeramente distintos.

Gause no crió suficientes generaciones de *Paramecium* como para que ocurriera evolución significativa, de modo que no pudo poner a prueba la tercera posibilidad, la evolución de diferentes requisitos de nicho. Sin embargo, en la naturaleza hay mucho tiempo para que las especies en competencia evolucionen. El ecólogo Robert MacArthur observó con detalle cinco especies de reinita norteamericana bajo condiciones naturales. Estas aves anidan y cazan insectos en píceas. Aunque sus nichos traslapan, MacArthur descubrió que cada especie concentra su búsqueda de alimento en diferentes regiones de las píceas, emplean distintas tácticas de cacería y anidan en épocas ligeramente diferentes (**FIG. 28-2**). Las cinco especies de reinitas evolucionaron comportamientos que reducen la competencia interespecífica.

Este fenómeno de dividir los recursos, llamado **particionamiento de recursos**, con frecuencia es el resultado de la coevolución de diferentes especies con extenso, pero no completo, traslape de nichos. Un famoso ejemplo de particionamiento de recursos lo descubrió Charles Darwin entre especies relacionadas de pinzones de las Islas Galápagos. Diferentes especies de pinzones que comparten la misma isla evolucionaron distintos tamaños y formas de pico y diferentes comportamientos de alimentación que reducen la competencia entre ellos (véase el Capítulo 15).



▲ **FIGURA 28-2 Particionamiento de recursos** Cada una de estas cinco especies insectívoras de reinitas norteamericanas busca alimento en una parte ligeramente diferente de una picea. Esto reduce el traslape de nichos y la competencia. Adaptado de MacArthur, R. H. 1958. Population ecology of some warblers of Northeastern coniferous forest. *Ecology* 39:599-619.



(a) Ardilla roja eurasiática



(b) Ardilla gris oriental

▲ **FIGURA 28-3 La competencia limita el tamaño y la distribución de las poblaciones** (a) Las ardillas rojas nativas han sido sacadas de la mayor parte de Inglaterra por la competencia de (b) las ardillas grises importadas desde Estados Unidos. Las ardillas grises también pueden traer consigo viruela de ardillas, a la cual resisten mejor que las ardillas rojas.

La competencia interespecífica entre especies puede limitar el tamaño poblacional y la distribución de cada una

Aunque la selección natural con frecuencia reduce el traslape de nicho, todavía existen muchas especies con nichos similares y éstas compiten por recursos limitados. Por ejemplo, leones y hienas compiten por presas en la sabana africana, ambas se alimentan de presas similares y dirigen la agresión hacia la otra especie. En América del Norte, una competencia similar ocurre entre lobos y coyotes, y entre linces rojos, azores y linces.

La competencia interespecífica puede restringir el tamaño poblacional y la distribución de las especies, como en la actualidad ocurre en Gran Bretaña. La ardilla nativa en Bretaña y gran parte de Europa es la ardilla roja eurasiática, *Sciurus vulgaris* (FIG. 28-3a). A finales del siglo XIX, terratenientes ricos en Bretaña importaron ardillas grises orientales, *Sciurus carolinensis*, de Estados Unidos como “ornamentos” para sus mansiones (FIG. 28-3b). Sin embargo, las ardillas grises compiten y vencen a las ardillas rojas en los bosques caducifolios de la Inglaterra del sur. Las ardillas grises son más eficientes para comer bellotas, y con frecuencia las consumen incluso antes de que estén maduras, y saquean las provisiones de semillas de las ardillas rojas. Como resultado, las ardillas rojas prácticamente están extintas en el sur de Inglaterra. Las ardillas rojas se desempeñan mejor en los bosques de coníferas, tal vez porque las grandes ardillas grises no consiguen suficientes nutrimentos de las pequeñas semillas de las coníferas, mientras que las ardillas rojas mucho más pequeñas pueden prosperar con esta dieta. Como resultado de estas interacciones, las ardillas grises ahora dominan por millones el sur de Inglaterra,

ambas especies coexisten en los bosques mixtos caducifolio/coníferas del norte de Inglaterra (aunque las grises tal vez todavía están en aumento) y las ardillas rojas parecen mantenerse en los bosques de coníferas de Escocia.

Desde luego, las ardillas grises no son la única especie que los humanos han movido a través del planeta. En el “Guardián de la Tierra: Especies invasoras perturban las interacciones comunitarias” de la página 516 se describe lo que a veces ocurre cuando las personas transportan organismos depredadores o competidores hacia comunidades ecológicas cuyos miembros no han evolucionado para lidiar con ellas.

La competencia dentro de una especie es un factor importante en el control del tamaño poblacional

Los individuos de la misma especie tienen iguales requerimientos de recursos y por ende ocupan el mismo nicho ecológico. Por esta razón, la **competencia intraespecífica** (*intra* significa “dentro”) es la forma más intensa de competencia, puesto que cada miembro de la especie compete por todos los mismos recursos. La competencia intraespecífica ejerce fuerte resistencia ambiental dependiente de la densidad, lo que limita el tamaño de la población (véase el Capítulo 27). La competencia intraespecífica es uno de los principales factores que impulsan la evolución mediante selección natural, en la que los individuos que están mejor equipados para obtener recursos escasos tienen más probabilidad de reproducirse con éxito y transmitir sus rasgos hereditarios a sus descendientes.



Especies invasoras perturban las interacciones comunitarias

Las *especies invasoras* son especies no nativas que se introducen en un ecosistema donde no evolucionan; dañan la salud humana, el ambiente o la economía local. No todas las especies introducidas se convierten en invasoras; las que lo hacen por lo general se reproducen con rapidez, se dispersan ampliamente y florecen bajo un rango de condiciones ambientales más o menos amplio. Las especies invasoras con frecuencia encuentran pocos competidores, depredadores o parásitos en su nuevo ambiente. Su crecimiento poblacional sin control puede dañar seriamente el ecosistema conforme compiten o depredan a las especies nativas.

Los gorriones domésticos ingleses se introdujeron en Estados Unidos varias veces, a partir de mediados del siglo XIX, para controlar las orugas que se alimentaban de los árboles de sombra. En 1890, en el Parque Central de Nueva York se soltaron estorninos europeos, por parte de un grupo que pretendía introducir todas las aves mencionadas en las obras de Shakespeare. Ambas especies de aves se han dispersado a lo largo de los Estados Unidos continentales. Su éxito redujo las poblaciones de aves canoras nativas, como los arrendajos y las golondrinas purpúreas, con las que compite por sitios de anidada. Las pitones de Burma, quizá liberadas por sus tenedores, se han convertido en una amenaza significativa para las comunidades naturales de los Everglades de Florida (**FIG. E28-1a**). Estas enormes serpientes depredadoras han provocado precipitados declives en las poblaciones de mapaches, zarigüeyas, ciervos y conejos.

Las plantas invasoras también amenazan las comunidades naturales. En las décadas de 1930 y 1940, kudzu, una parra japonesa, se plantó extensamente en el sur de Estados Unidos para controlar la erosión. En la actualidad, kudzu es una gran plaga, que cubre árboles y engulle edificios abandonados (**FIG. E28-1b**). Tanto los lirios acuáticos como la salicaria se introdujeron en Estados Unidos como plantas de ornato. El lirio acuático ahora obstruye vías fluviales en el sur de Estados Unidos, lo que frena el tráfico de botes y desplaza la vegetación natural. La salicaria invade en forma agresiva los humedales, donde supera competitivamente a las plantas nativas y reduce el alimento y el hábitat para los animales nativos.

Las especies invasoras se clasifican en segundo lugar, sólo detrás de la destrucción del hábitat, en llevar a especies en peligro a la extinción. En ocasiones, funcionarios gubernamentales y de la vida salvaje intentan controlar las especies invasoras al importar los depredadores o parásitos naturales de las especies (llamados *biocontroles*). Sin embargo, los biocontroles a veces tienen efectos impredecibles e incluso desastrosos para la vida silvestre nativa. El sapo de caña, por ejemplo, se introdujo en Australia en la década de 1930 para controlar los escarabajos no nativos que amenazaban los cultivos de caña de azúcar. Por desgracia, los sapos resultaron ser peores que los escarabajos; alrededor de 200 millones de sapos ocupan ahora el noreste de Australia, y superan competitivamente a los sapos nativos (**FIG. E28-1c**).

A pesar de los riesgos de los biocontroles importados, con frecuencia existen pocas alternativas realistas. Ahora los biólogos tamizan cuidadosamente los biocontroles propuestos para asegurarse de que sólo atacarán la especie invasora pretendida, y se han presentado algunas introducciones exitosas de biocontroles. Por ejemplo, escarabajos eurasiáticos, liberados por millones cada año, ahora están entre los métodos más efectivos para el control de las silicarias en América del Norte.

CONSIDERA ESTO Muchas especies invasoras se importaron deliberadamente como mascotas o plantas de paisaje, y entraron a las comunidades naturales por accidente (mascotas que escaparon), de forma deliberada (por parte de propietarios que ya no podían cuidar a sus mascotas exóticas) o a través de dispersión natural (plantas de paisaje). Pero tal vez la gran mayoría de las plantas y animales no nativos nunca produzcan un gran problema. ¿Apoyarías leyes para restringir la importación de plantas y animales no nativos? ¿Por qué sí o por qué no?



(a) Pitón de Burma



(b) Kudzu



(c) Sapo de caña

▲ **FIGURA E28-1 Especies invasoras** (a) Las enormes pitones de Burma introducidas a los Everglades de Florida pueden comer ciervos adultos e incluso pequeños aligátors. (b) Kudzu, una parra japonesa importada al sur de Estados Unidos, puede cubrir rápidamente árboles enteros y edificios pequeños. (c) El sapo de caña (nativo de América central y del sur) se importó a Australia, donde superó competitivamente a los sapos y ranas nativos y depreda muchos animales indígenas, como esta zarigüeya pigmea. Las secreciones venenosas sobre su piel protegen al sapo de caña de los depredadores.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- comparar las competencias interespecífica e intraespecífica, y explicar cuál es más intensa?
- explicar cómo la exclusión competitiva conduce al particionamiento de recursos?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

El cuento del zorro

Los zorros de las Islas del Canal no encuentran competencia interespecífica significativa. Aunque los zorros compiten con los zorrillos por insectos y ratones, la competencia parece ser bastante unilateral: los zorros moderan las poblaciones de zorrillos, pero los zorrillos no tienen mucho efecto sobre las poblaciones de zorros. Sin embargo, las águilas calvas y doradas parecen competir en las Islas del Canal. Cuando las águilas calvas son abundantes, su presencia al parecer evita que las águilas doradas se asienten en las islas. Después de que las águilas calvas se eliminaron por el DDT, las águilas doradas colonizaron las islas. Más o menos al mismo tiempo, la población de zorros cayó de manera abrupta. ¿El cambio de águilas calvas a doradas produjo el declive en los zorros?

28.3 ¿CÓMO LAS INTERACCIONES CONSUMIDOR-PRESA DAN FORMA A ADAPTACIONES EVOLUTIVAS?

Por lo general, las interacciones consumidor-presa se dividen en dos categorías principales: depredación y parasitismo. Un **depredador** es un organismo de vida libre que come otros organismos. Aunque, en general, las personas piensan en los depredadores como **carnívoros** (animales que comen a otros animales; **FIG. 28-4a**), en esta categoría se incluirá a los **herbívoros** (animales que comen plantas; **FIG. 28-4b**). Una ameba que come bacterias o protistas mediante fagocitosis también es un depredador (**FIG. 28-4c**).

Un **parásito** por lo general vive en o sobre su presa (llamada **huésped**) durante una parte significativa del ciclo de vida del parásito, casi siempre derivando toda su nutrición de su huésped. En estos casos, el parasitismo sería un caso especial de simbiosis. Tenias, pulgas y los muchos protistas, hongos, bacterias y virus patógenos son parásitos. Existen muy pocos vertebrados parásitos, pero la lamprea (véase Fig. 25-6), que se adhiere a un pez huésped y succiona su sangre, es un ejemplo.

No todos los organismos pueden categorizarse de manera conveniente como depredadores o parásitos, pero algunas características ayudan a distinguir los parásitos de los depredadores. Los parásitos son más pequeños y mucho más abundantes que sus huéspedes. Los depredadores, con frecuencia, mas no siempre, son más grandes que sus presas y por lo general son menos abundantes que ellas, como se explica en el Capítulo 29. Depredadores y parásitos también difieren en cuánto daño causan a su presa. Los depredadores carnívoros, como leones, águilas y comadrejas, por lo general matan a sus presas. Los depredadores herbívoros, como ciervos e insectos, comúnmente no matan de inmediato a las plantas de las que se alimentan; de hecho, si el número de herbívoros es suficientemente bajo, nunca matarán a las plantas. Los parásitos dañan o debilitan a su huésped, pero con frecuencia no lo matan de inmediato. Sin embargo, el huésped debilitado puede ser más susceptible a los depredadores, a los suministros escasos de alimento o a los inviernos duros, de modo que los parásitos pueden apresurar la muerte del huésped.

Depredadores y presas coevolucionaron adaptaciones que se contrarrestan

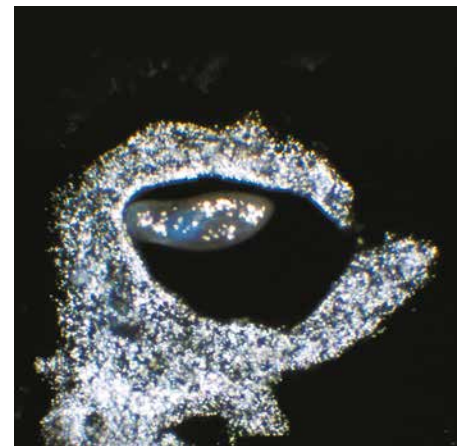
Para sobrevivir y reproducirse, los depredadores deben alimentarse, y las presas deben evitar convertirse en comida. Por tanto, depredador y presa son poderosas fuerzas de selección mutua, lo que resulta en coevolución. La coevolución produjo la aguda visión del halcón y el búho, que se contrarresta con los colores terrosos de sus presas: ratón y ardilla. Las plantas y sus depredadores también coevolucionaron. Por ejemplo, los céspedes recubren sus hojas con duras sustancias de sílice que las hacen difíciles de masticar. A su vez, la selección natural favoreció la evolución de largos dientes duros en los animales que pacen, como los caballos.



(a) Búho águila



(b) Pika



(c) Ameba

▲ **FIGURA 28-4 Formas de depredación** (a) Un búho águila se da un festín con un ratón. (b) Una pika, cuyo alimento preferido es el césped, es un pariente pequeño del conejo y vive en las Montañas Rocosas. (c) Las amebas son protistas microscópicos que comen bacterias y protistas más pequeños.



▲ **FIGURA 28-5** **Coevolución entre murciélagos y polillas** Un murciélago de orejas largas usa un complicado sistema de ecolocalización para cazar polillas, que a su vez evolucionaron detectores especializados de sonido y comportamientos para evitar la captura.

Las adaptaciones de ecolocalización entre murciélagos y su presa polilla (**FIG. 28-5**) proporcionan excelentes ejemplos de cómo tanto las estructuras corporales como los comportamientos se modelan por coevolución. Los murciélagos con ecolocalización por lo general son cazadores nocturnos que emiten pulsos de sonido con tonos tan altos que las personas no pueden escucharlos. Los sonidos rebotan de vuelta desde los objetos cercanos. Los murciélagos usan estos ecos para producir una “imagen” de sonar de sus alrededores, lo que les permite navegar alrededor de los objetos y detectar presas.

Como resultado de la selección natural impuesta por la ecolocalización de los murciélagos, varias especies de polillas evolucionaron oídos que son en particular sensibles a los sonidos producidos por los murciélagos. Cuando escuchan un murciélago, estas polillas toman acción evasiva, vuelan de manera errática o se tiran al suelo. Algunas especies de murciélagos, a su vez, evolucionaron la habilidad de contrarrestar esta defensa al cambiar la frecuencia de sus pulsos sonoros lejos del rango de sensibilidad de la polilla.

Depredadores y presas pueden involucrarse en guerra química

La evolución de defensas que contrarrestan puede dar lugar a un tipo de “guerra química” entre depredadores y presas. Muchas plantas, incluidas las asclepias, sintetizan químicos tóxicos y desagradables que disuaden a los depredadores. Conforme las plantas evolucionaron estas toxinas defensivas, ciertos insectos evolucionaron formas cada vez más eficientes para desintoxicarse o incluso usar estas sustancias. El resultado es que casi toda planta tóxica es comida por al menos un tipo de insecto. Por ejemplo, las mariposas monarca ponen sus huevos en asclepias; después de que los huevos eclosionan, las orugas monarca no comen nada más que asclepias (**FIG. 28-6**). Las orugas no sólo toleran el veneno de la asclepia, sino también lo almacenan en sus tejidos como defensa contra sus propios depredadores.

Otros químicos defensivos incluyen las nubes de tinta que ciertos moluscos (incluidos calamares, pulpos y algunas babosas de mar) emiten cuando ataca un depredador. Estas “pantallas de humo” químicas confunden a los depredadores y enmascaran el escape de la presa. Otro ejemplo dramático de defensa química se ve en el escarabajo bombardero. En respuesta a la mordedura de una hormiga, el escarabajo libera secreciones de glándulas defensivas en una cámara de su abdomen. Ahí, enzimas catalizan una

¿TE HAS PREGUNTADO...

Las víboras de cascabel son venenosos depredadores muy temidos. Entonces, ¿por

qué preocuparse en sonar el cascabel? En realidad, no lo suenan gran parte del tiempo. Cazadoras silenciosas y camufladas se acercan con sigilo a ratones, ratas y pequeñas aves, y golpean sin advertencia. Sin embargo, aun cuando tienen veneno mortal, las víboras de cascabel son depredadas por halcones, águilas, coyotes, tejones y algunos otros animales. Si una víbora de cascabel detecta un potencial depredador, se deslizará en silencio si puede. Cuando enfrente un depredador del cual tal vez no puede escapar, la víbora se enrollará y sonará su cascabel, lo que dará a su adversario tiempo para pensarlo dos veces. En lugares donde con frecuencia son cazadas por los humanos, las víboras de cascabel no parecen sonar su cascabel con tanta frecuencia como suelen hacerlo. Puesto que los humanos pueden matarlas desde más allá del rango de ataque de una víbora de cascabel, la selección natural puede favorecer la evolución de cascabeles silenciosas que tienen mejor posibilidad de pasar desapercibidas.

por qué las víboras de cascabel suenan su cascabel?

reacción química explosiva que dispara un rocío tóxico hirviendo sobre el atacante. Las toxinas pueden usarse tanto para atacar como para defenderse. El veneno de las arañas y algunas serpientes, como las víboras de cascabel y las cobras, tanto paralizan a su presa como disuaden a los depredadores.

La apariencia puede ser engañosa para depredadores y presas

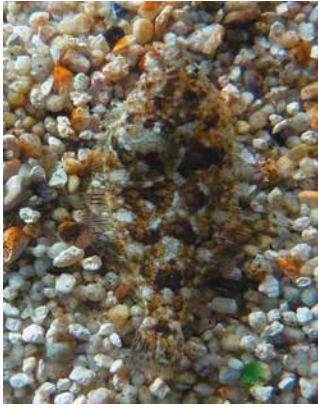
¿Alguna vez has escuchado el adagio que dice que el mejor lugar para esconderse puede estar a plena vista? Tanto depredadores como presas evolucionaron colores, patrones y formas que se parecen a sus alrededores (**FIG. 28-7**). Tales disfraces, llamados **camuflaje**, vuelven poco visibles a plantas y animales, aun cuando estén a plena vista.

Algunos animales parecen de cerca objetos que por lo general no son comestibles, como hojas, ramas, algas, espinas o incluso excremento de ave (**FIGS. 28-8a-c**). Los animales camuflados tienden a permanecer inmóviles; un excremento de ave que se mueve arruinaría el disfraz. Mientras que muchos animales camuflados parecen partes de plantas, algunas suculentas (plantas del desierto) parecen rocas pequeñas, lo que las oculta de animales que buscan el agua almacenada en los cuerpos de las plantas (**FIG. 28-8d**).

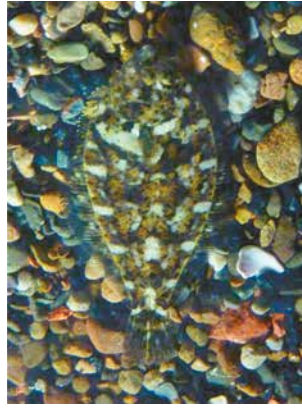


▲ **FIGURA 28-6** **Guerra química** Una oruga de monarca se alimenta con una asclepia que contiene una poderosa toxina.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué la oruga tiene tiras de colores brillantes?



(a) Un lenguado ajusta su camuflaje a diferentes fondos



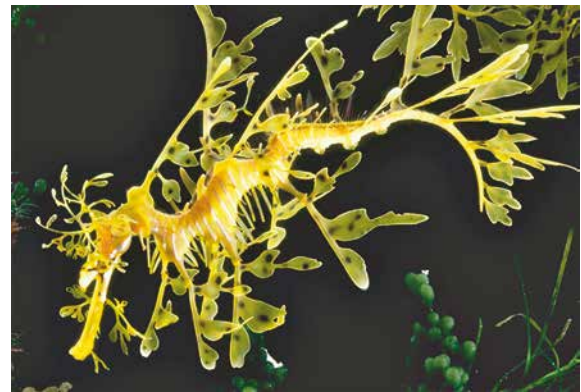
(b) Un lagarto cornudo camuflado

▲ **FIGURA 28-7 Camuflaje para mezclarse** (a) El lenguado es un pez oceánico plano que vive en el fondo marino cuyos colores moteados lo hacen muy parecido a la arena sobre la cual descansa. (b) Este lagarto cornudo se protege de la depredación de serpientes y halcones al parecerse a sus alrededores de hojarasca.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cómo pueden evolucionar los depredadores para detectar a sus presas camufladas?



(a) Oruga de mariposa virrey



(b) Dragón marino foliado



(c) Toritos camuflados



(d) Suculentas "rocas vivientes"

▲ **FIGURA 28-8 Camuflaje mediante parecido a objetos específicos** (a) Una oruga de mariposa virrey, cuyo color y forma parecen excremento de ave, se queda inmóvil sobre una hoja. (b) El dragón marino foliado (un pez relacionado con los caballitos de mar) evolucionó extensiones de su cuerpo que imitan las algas donde se esconde. (c) Los insectos "torito" de Florida evitan la detección al parecer espinas sobre una rama. (d) Estas suculentas sudafricanas se llaman adecuadamente "rocas vivientes".

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cómo pudo evolucionar tal camuflaje?



(a) Un leopardo de las nieves camuflado



(b) Un pez sapo camuflado

▲ **FIGURA 28-9 El camuflaje ayuda a los depredadores** (a) Mientras espera a su presa (como gacelas, cabras silvestres y ciervos), un leopardo de las nieves en las montañas de Mongolia evita la detección con coloración de camuflaje. (b) Al combinar camuflaje y mimetismo agresivo, un pez sapo espera en emboscada, con su cuerpo camuflado que coincide con la roca incrustada de esponjas sobre la que descansa. Sobre su boca cuelga un pequeño cebo que es muy parecido a un pez pequeño. El cebo atrae depredadores pequeños, que de pronto descubrirán que son presas.

Los depredadores que emboscan presas también reciben ayuda del camuflaje. Por ejemplo, el leopardo de las nieves moteado es casi invisible en una ladera mientras observa a su presa (**FIG. 28-9a**). El pez sapo, que acecha inmóvil sobre el lecho marino en espera de peces más pequeños para tragar, se parece mucho a las rocas cubiertas con esponjas y algas (**FIG. 28-9b**).

Algunos animales presa evolucionaron defensas visuales muy diferentes: brillante **coloración de advertencia**. Dichos animales pueden tener mal sabor o hacer que los depredadores enfermen (como hacen las mariposas monarca y sus orugas; véase Fig. 28-6), infligir piquetes o mordeduras venenosas (como hacen las abejas y las coralillos) o producir químicos apesados cuando se les molesta (**FIG. 28-10**). Los cautivantes colores parecen declarar “¡Ataca bajo tu propio riesgo!” Un depredador no educado puede atacar, o incluso matar y comer, una vez a una presa con tan brillantes colores, pero evitará presas similares en el futuro, y en consecuencia será prudente con otros de la misma especie.

El **mimetismo** se refiere a una situación en la que los miembros de una especie evolucionaron para parecerse a otra especie. Al compartir un patrón de color de advertencia similar, muchas especies venenosas pueden beneficiarse. El mimetismo entre diferentes especies de mal sabor se llama *mimetismo mülleriano*. Por ejemplo, las orugas de la mariposa monarca almacenan las toxinas de las asclepias (véase Fig. 28-6) y se conservan en las mariposas adultas metamorfoseadas, lo cual disuade a las aves de depredarlas. De igual modo, las orugas de las mariposas virrey comen hojas de sauce y chopo, que contienen ácido salicílico amargo. Tanto las orugas como los adultos de virrey almacenan ácido salicílico en sus cuerpos. Los patrones de ala de las mariposas monarca y virrey son sorprendentemente similares (**FIG. 28-11**). Las aves que han enfermado por consumir una especie es probable que también eviten a la otra. De la misma forma, un sapo que fue pinchado mientras intentaba comer una abeja es probable que evite no sólo a las abejas, sino a otros insectos con franjas negras y amarillas (como las avispas) sin siquiera haber probado uno.

Una vez evolucionada la coloración de advertencia, surgió una ventaja selectiva de los animales inofensivos para parecer

venenosos o con mal sabor, una adaptación llamada *mimetismo batesiano*. Por ejemplo, los inofensivos sírfidos evitan la depredación al parecer una abeja (**FIG. 28-12a**), y la inofensiva falso coral se protege mediante una brillante coloración de advertencia muy parecida a la de la enormemente venenosa coralillo (**FIG. 28-12b**).



▲ **FIGURA 28-10 Coloración de advertencia** La vívida tira y el comportamiento de despliegue de la cola que muestra el zorrillo advierten de su capacidad para hacer miserable a cualquier atacante.



(a) Monarca



(b) Virrey

▲ **FIGURA 28-11 Mimetismo mülleriano** La coloración de advertencia casi idéntica protege tanto a (a) la desagradable monarca como a (b) la igualmente desagradable mariposa virrey. Sin embargo, sus orugas lucen muy diferentes una de otra; véase Figs. 28-6 y 28-8a.



(a) Abeja (venenosa)



Sírfido (no venenoso)



(b) Coralillo (venenosa)



Falso coral (no venenosa)

▲ **FIGURA 28-12 Mimetismo batesiano** (a) Una abeja capaz de picar (izquierda) es imitada por un sírfido sin aguijón (derecha). (b) La coloración de advertencia de la coralillo venenosa (izquierda) es imitada por la inofensiva falso coral (derecha).



(a) Rana de ojos falsos



(b) Polilla pavo



(c) Oruga de papilio

▲ **FIGURA 28-13 Coloración de sobresalto** (a) Cuando se siente amenazada, la rana de ojos falsos sudamericana eleva sus ancas, que parecen los ojos de un gran depredador. (b) La polilla pavo de Trinidad está bien camuflada, pero en caso de que se aproxime un depredador, de pronto abre sus alas para revelar manchas que parecen grandes ojos. (c) Los depredadores de esta larva de oruga de la mariposa papilio tigre oriental son disuadidos por su parecido a una serpiente. Justo detrás de la cabeza de la oruga hay una protuberancia que parece la cabeza de una serpiente, pero incluso más atemorizante es que tiene dos pares de “ojos” en lugar de sólo uno.

Algunas especies de presas usan otra forma de mimetismo: la **coloración de sobresalto**. Muchos insectos, e incluso algunos vertebrados, evolucionaron patrones de color que son muy parecidos a los ojos de un animal mucho más grande, y quizá peligroso (FIG. 28-13). Si un depredador se acerca, la presa súbitamente muestra sus manchas oculares, sorprende al depredador y en ocasiones esto le permite escapar.

Algunos depredadores evolucionaron **mimetismo agresivo**, en el que seducen a sus presas a acercarse al parecer algo atractivo para la presa. Por ejemplo, al usar un ritmo de destellos que es único a cada especie, las luciérnagas hembras atraen a los machos para copular. Pero en una especie, las hembras en ocasiones imitan el patrón de destellos de una especie diferente, y atraen machos que matan y comen. El pez sapo (véase Fig. 28-9b) no sólo está camuflado, sino que también muestra mimetismo agresivo al colgar, justo sobre su boca, un cebo oscilante que parece un pequeño pez. Los pequeños peces atraídos por el cebo son engullidos en una fracción de segundo si se acercan demasiado.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

El cuento del zorro

La depredación tuvo un importante papel en el declive de los zorros de las Islas del Canal. La pérdida de águilas calvas abrió las islas a la invasión de las águilas doradas. Mientras tanto, los cerdos que escaparon de las granjas en las islas se multiplicaron, tuvieron crías todo el año y proporcionaron un suministro constante de lechones para que comieran las águilas doradas. Aunque los lechones eran el platillo principal, los zorros eran sabrosos bocadillos. Durante miles de años, los zorros isleños no tuvieron depredadores. Como resultado, a diferencia de sus parientes continentales, los zorros de las Islas del Canal cazan durante el día y pasan mucho tiempo en descampado, rasgos que los convirtieron en blancos fáciles para las águilas. Como verás, la pérdida de zorros tuvo repercusiones a lo largo de las comunidades de las islas.

Los parásitos coevolucionaron con sus huéspedes

Los parásitos sólo pueden sobrevivir y reproducirse en huéspedes adecuados; los huéspedes, a su vez, son dañados por los parásitos. Por tanto, la selección natural favorece a los parásitos que son mejores para invadir huéspedes y huéspedes que pueden resistir la invasión parasitaria, lo que resulta en coevolución de parásitos y huéspedes. Por ejemplo, la selección natural favoreció la evolución del reflejo de rascarse porque el rascar una herida con frecuencia desaloja parásitos chupasangre como garrapatas y mosquitos. Estos parásitos, a su vez, evolucionaron químicos en su saliva que reducen la respuesta de comezón, de modo que tienen más probabilidad de completar una comida de sangre antes de que el huésped se dé cuenta de su ataque y los rasque.

Acaso el ejemplo mejor estudiado de coevolución parásito-huésped sea el de la guerra celular entre microorganismos infecciosos y sus huéspedes mamíferos. Los mamíferos se defienden contra estos parásitos al secretar moléculas antimicrobianas sobre la piel y en los sistemas respiratorio y digestivo; mediante la producción de varios tipos de leucocitos que comen y destruyen microbios o secretan anticuerpos que los ayudan a matar microbios; e incluso matando sus propias células corporales que fueron infectadas por virus (véase el Capítulo 37). En respuesta, los microbios evolucionaron recubrimientos que evitan que el sistema inmunológico los reconozca; al juntarse en *biopelículas* que les ayudan a evitar que los alcancen las secreciones antimicrobianas (véase el Capítulo 20); y en ocasiones incluso invadiendo y destruyendo partes del sistema inmunológico, como lo hace el virus de inmunodeficiencia humana (VIH).

La coevolución entre parásito y huésped puede resultar en varias cosas: enfermedades devastadoras; una especie de tregua en la que el huésped proporciona nutrientes y albergue al parásito, pero el parásito causa poco daño; o incluso mutualismo, en el que tanto parásito como huésped derivan algunos beneficios, como se explora en el “Guardián de la salud: Parasitismo, coevolución y coexistencia”.



Parasitismo, coevolución y coexistencia

Un parásito inevitablemente debilita a su huésped en cierta medida, cuando menos robándole nutrimentos, lo que en consecuencia lo vuelve vulnerable a los depredadores o a otros parásitos, menos capaces de alimentarse ellos mismos, o más susceptible a clima frío o sequía. Tarde o temprano, cuando el huésped muere, el parásito debe encontrar un nuevo huésped o perecer. Hasta hace muy poco, esta observación condujo a muchos biólogos a concluir que la selección natural favorecerá a los parásitos que causen menos daños a sus huéspedes y pospongan el día cuando el parásito deba dejar un huésped muerto y encuentren uno nuevo y vivo. Si un parásito (o su descendencia) puede encontrar con facilidad un nuevo huésped antes de que su antiguo huésped muera, después devore al huésped y se reproduzca tan rápido como sea posible, puede ser una estrategia evolutiva ganadora.

El tifus epidémico es un buen ejemplo. Este tipo de tifus es causado por una bacteria que infecta piojos y se excreta en sus heces (**FIG. E28-2**). Cuando una persona se rasca una mordedura de piojo que produce comezón, algunas heces de piojo pueden entrar a la herida e infectar a la persona con tifus. Tanto el piojo como el humano con frecuencia mueren a las pocas semanas, pero para entonces la bacteria se ha mudado. ¿Cómo? Los piojos infectados dejan a la persona con fiebre alta y buscan otras personas sanas como nuevos huéspedes. Antes de morir, el piojo enfermo puede infectar a su huevo huésped con tifus. Los piojos no infectados pueden morder a la persona recién infectada, ingerir la bacteria de tifus y comenzar el ciclo de nuevo. La rápida reproducción bacteriana a costa de la salud de su huésped ayuda, en lugar de dañar, a la bacteria del tifus.

En ocasiones los humanos coevolucionan con sus parásitos, lo que resulta en una tregua incómoda. Un ejemplo es *Helicobacter pylori*, una bacteria que coloniza el estómago humano y con frecuencia causa úlceras, a veces incluso cáncer. Más de 3 mil millones de personas tienen *Helicobacter* en sus estómagos. Cepas de *Helicobacter* que han coevolucionado con grupos humanos particulares parecen producir poco daño a su “equipo de casa”, pero pueden ser mortales para los de fuera de casa. Por ejemplo, Tumaco y Tuquerres, dos villas en Colombia separadas sólo por 200 km, tienen una diferencia de 25 veces en la incidencia de cáncer estomacal, cuya mayoría es causada por *Helicobacter*. Investigadores descubrieron que Tumaco, con una tasa muy baja de cáncer estomacal, está habitada sobre todo por los descendientes de esclavos africanos liberados. La evidencia molecular muestra que estas personas también tienen cepas de *Helicobacter* que se originaron en África. En contraste, Tuquerres, que tiene una tasa muy alta de cáncer estomacal, está habitada principalmente por nativos americanos. Sus cepas de *Helicobacter* son europeas, tal vez un legado accidental de los conquistadores españoles. Los investigadores hipotetizan que la coevolución de los africanos con *Helicobacter* africano redujo su riesgo de cáncer, mientras que los nativos americanos cercanos luchan para enfrentar el *Helicobacter* europeo introducido.

Los humanos y *Helicobacter* incluso pudieron coevolucionar en mutualismo. En el estómago humano, *Helicobacter* obtiene gran parte de su nutrición. Las personas infectadas con *Helicobacter* pare-



▲ **FIGURA E28-2** Un piojo corporal humano se alimenta con la sangre de su huésped. Los piojos infectados dejan detrás heces empaquetadas con la bacteria que causa el tifus epidémico.

cen beneficiarse al tener menor incidencia de reflujo ácido. También tienen menores tasas de asma, alergias e inflamaciones crónicas, al parecer porque *Helicobacter* apaga sus respuestas inmunológicas.

La incidencia de asma y alergias entre los niños aumentó de manera estable en años recientes. La evidencia se acumula para la “hipótesis de higiene”: ser extremadamente limpio puede no ser tan buena idea, porque las personas se benefician de algunos de los microbios que se recogen del ambiente. Crecer en casas con perros y gatos, o incluso ratones y cucarachas, reduce el riesgo de alergias y asma. ¿Quizá la “regla de los 10 segundos” en realidad es buena para los niños?

PENSAMIENTO CRÍTICO El paludismo es una enfermedad común, con frecuencia mortal, en los países tropicales, con alrededor de 200 millones de casos a nivel mundial, lo que resulta en más de 600 mil muertes. El paludismo lo portan algunas especies de mosquitos y se transmite a la personas cuando son mordidas por mosquitos infectados. En muchas partes de los trópicos, los mosquitos dominantes portadores de paludismo se alimentan sobre todo en los interiores, durante la noche. Por tanto, una herramienta efectiva para reducir las infecciones de paludismo es el mosquitero tratado con insecticida, que protege a las personas mientras duermen. ¿Crees que los mosquiteros serán una solución permanente a la transmisión de paludismo por parte de los mosquitos?

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

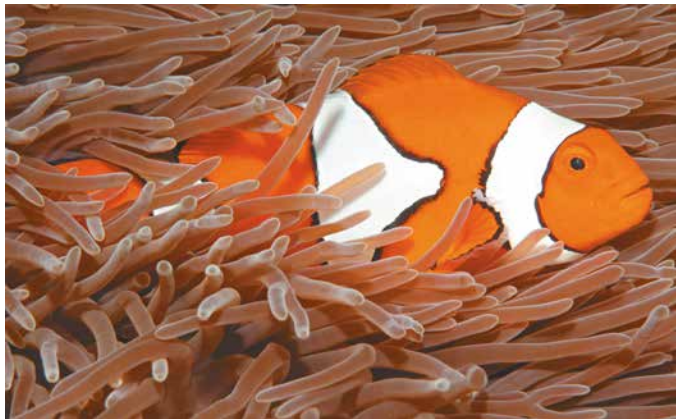
- definir *depredador* y *parásito*, y distinguir entre estos dos tipos de interacciones consumidor-presa?
- proporcionar ejemplos de cómo depredadores y presas han coevolucionado?
- describir algunos ejemplos de guerra química entre depredadores y presas?
- definir y ofrecer ejemplos de camuflaje, coloración de advertencia, mimetismo batesiano y mülleriano, coloración de sobresalto y mimetismo agresivo?
- describir la coevolución entre parásitos y huéspedes?

28.4 ¿CÓMO LOS MUTUALISMOS BENEFICIAN A DIFERENTES ESPECIES?

El mutualismo es una interacción entre especies en las que ambas se benefician. Muchas relaciones mutualistas, mas no todas, son simbióticas. Es posible que hayas visto parches de colores sobre las rocas; tal vez son líquenes, una asociación mutualista simbiótica entre una alga y un hongo (FIG. 28-14a). El hongo proporciona soporte y protección mientras obtiene alimento del alga fotosintética con brillantes colores. Las asociaciones mutualistas también ocurren en los sistemas digestivos de bovinos y termitas,



(a) Liqueen



(b) Pez payaso

▲ **FIGURA 28-14 Mutualismo** (a) Este líquen de brillantes colores que crece en roca desnuda es una relación mutualista entre una alga y un hongo. (b) El pez payaso está revestido con una cubierta protectora de moco, lo que le permite acomodarse sin daño entre los tentáculos ponzoñosos de una anémona.

donde protistas y bacterias encuentran alimento y cobijo. Los microorganismos descomponen la celulosa, y vuelven disponibles las moléculas de azúcar componentes, tanto para ellas como para los animales que las albergan. En los intestinos humanos, bacterias mutualistas sintetizan vitaminas, como la vitamina K, que absorben y usan las personas.

En muchos otros mutualismos, uno de los participantes no vive dentro del otro. Por ejemplo, el pez payaso del Océano Pacífico sur se refugia entre los tentáculos venenosos de ciertas especies de anémonas (FIG. 28-14b). En esta asociación simbiótica mutualista, la anémona proporciona al pez payaso protección de los depredadores, mientras que el pez payaso limpia la anémona y le lleva pedazos de alimento.

Por último, muchas relaciones mutualistas no son tan íntimas y extensas, de modo que no son simbióticas. Considera la relación entre las plantas y los insectos que las polinizan, incluidos abejas, polillas, colibríes e incluso algunos murciélagos. Los animales fecundan las plantas al llevar esperma de la planta (que se encuentra en los granos de polen) de una planta a otra y se benefician al chupar néctar y en ocasiones comer polen, de modo que la relación es mutualista, pero los participantes en realidad pasan muy poco tiempo juntos.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- definir *mutualismo* y explicar por qué la relación beneficia a ambas especies?
- explicar por qué algunos mutualismos no son simbióticos?

28.5 ¿CÓMO LAS ESPECIES CLAVE INFLUYEN LA ESTRUCTURA COMUNITARIA?

En algunas comunidades, una especie particular, llamada **especie clave**, tiene un papel principal en la determinación de la estructura comunitaria, un papel que está fuera de proporción con la abundancia de la especie en la comunidad. Si la especie clave se remueve, las interacciones comunitarias se alteran de manera significativa y la abundancia relativa de otras especies cambia de manera dramática.

En la sabana africana, el elefante es una especie clave. Al comer árboles pequeños y arbustos (FIG. 28-15a), los elefantes evitan la extralimitación de la selva y ayudan a mantener la comunidad del pastizal, junto con su diversa población de mamíferos que pacen y sus depredadores.

Aunque los elefantes alteran de manera directa las comunidades vegetales, los carnívoros grandes, como lobos y pumas (FIG. 28-15b), también pueden tener un impacto importante sobre las comunidades vegetales. Al mantener bajo control las poblaciones de ciervos y alces, los lobos y pumas pueden ayudar a mantener la salud de los bosques y bancos acuíferos que de otro modo podrían sufrir pastoreo excesivo. Puesto que esta vegetación proporciona alimento, sitios de anidada y cobijo a muchas especies de animales más pequeños, toda la estructura comunitaria depende de la presencia de los depredadores.

Identificar una especie clave puede ser difícil. Muchas se han reconocido sólo después de que su pérdida produce consecuencias dramáticas no previstas. La intrincada red de interacciones comunitarias se ilustra por los efectos de las enormes fluctuaciones en las poblaciones de nutrias marinas septentrionales (FIG. 28-15c) a lo largo de la costa occidental de Alaska, incluidas las islas Aleutianas,



(a) Elefante africano



(b) Puma



(c) Nutria marina septentrional

▲ **FIGURA 28-15 Especies clave** (a) El elefante es una especie clave en la sabana africana. (b) El puma, que se encuentra en hábitats aislados a lo largo de América del Norte y Sur, ayuda a controlar herbívoros como ciervos. (c) Nutria marina septentrional en una cama de kelp mientras sostiene un erizo de mar, uno de sus alimentos favoritos.

en los últimos 250 años. Entre mediados del siglo XVIII y comienzos del XX, los cazadores de pieles redujeron la población de nutrias marinas casi en 99%, que antes variaban en número entre 200 mil y 300 mil animales. Después de que en 1911 se prohibió su cacería, la población rebotó hasta alrededor de 100 mil animales. Los bosques de kelp, en ocasiones descritos como “los bosques lluviosos del océano”, florecieron alrededor de las islas en las aguas costeras donde las nutrias eran abundantes. Pero a partir de mediados de la década de 1990, la cantidad de nutrias se desplomó de nuevo, y algunas poblaciones declinaron en 90%. Como resultado, el número de erizos de mar, uno de los alimentos favoritos de las nutrias, aumentó de manera desorbitada. Los erizos marinos son uno de los principales depredadores de kelp, y rápidamente deforestaron el lecho marino, lo que eliminó la comunidad diversa de peces, moluscos y crustáceos que los bosques de kelp alguna vez alimentaron y cobijaron. Las nutrias marinas son una especie clave cerca de las islas Aleutianas. ¿Pero qué las mata ahora? Se ha visto que orcas, que han coexistido con las nutrias marinas en el pasado, comen cada vez más nutrias. ¿Por qué? Una hipótesis es que las poblaciones de focas y leones marinos de Steller, las presas favoritas de las orcas, declinaron drásticamente, lo que forzó a las orcas a comer presas pequeñas, como las nutrias. Las poblaciones de focas y leones marinos han caído, al menos en parte, porque la pesca comercial en el Pacífico norte ha agotado su fuente de alimento.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

El cuento del zorro

Los zorros son especie clave en las Islas del Canal. La depredación de los zorros controla las poblaciones de ratones ciervo y tal vez limita los tipos y cantidad de aves que anidan en tierra. Los zorros controlan las poblaciones de zorritos al competir con ellos por alimento. Los zorros también dispersan las semillas de muchas plantas isleñas al comer los frutos y expulsar en sus heces las semillas no digeridas, con frecuencia a considerable distancia de la planta progenitora. Cuando las poblaciones de zorros cayeron drásticamente mientras las poblaciones de cerdos crecían en forma desorbitada, las interacciones comunitarias cambiaron de manera dramática, y las comunidades ecológicas en muchas partes de las islas se volvieron sombras apenas reconocibles de lo que eran antes. ¿Alguna vez podrán recuperarse dichas comunidades perturbadas?

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar el concepto de especie clave?
- ofrecer algunos ejemplos de los efectos que pueden tener sobre sus comunidades la remoción de las especies clave?

28.6 ¿CÓMO LAS INTERACCIONES ENTRE ESPECIES CAMBIAN LA ESTRUCTURA COMUNITARIA CON EL TIEMPO?

En un ecosistema terrestre maduro, las poblaciones que constituyen la comunidad interactúan unas con otras y con su ambiente no vivo en formas intrincadas. Pero esta enmarañada red de vida no brota por completo formada de la roca o el suelo desnudos; en vez de ello, surge en etapas a través de un largo periodo. Estas etapas se llaman **sucesión**: un cambio gradual en una comunidad y su ambiente no vivo, en el cual grupos de especies sustituyen unas a otras en una secuencia razonablemente predecible. Durante la sucesión, los organismos de las etapas tempranas modifican el ambiente en formas que favorecen a los organismos tardíos, mientras que los organismos de la etapa final suprimen a los organismos más tempranos pero toleran las influencias mutuas, lo que produce una comunidad estable. En general, la sucesión produce una tendencia hacia mayor diversidad de especie y a especies con ciclos de vida más largos.

La sucesión comienza con una perturbación ecológica, un evento que perturba el ecosistema al alterar su comunidad, su ambiente **abiótico** (no viviente) o ambos. Los cambios precisos que ocurren durante la sucesión son tan diversos como los ambientes donde ocurre la sucesión, pero es posible reconocer ciertas etapas generales. La sucesión comienza con algunos líquenes o plantas resistentes de especies que de manera colectiva se conocen como **pioneras**. Las pioneras alteran el ambiente en formas que favorecen a las plantas competitivas, que de forma gradual las desplazan. Si se le permite continuar, la sucesión avanza hacia una **comunidad clímax** diversa y relativamente estable. De manera alternativa, perturbaciones recurrentes pueden mantener una comunidad en una etapa de sucesión más temprana, o **sub-clímax**. El estudio de la sucesión se enfocará en comunidades



(a) Kilauea, en Hawái (sucesión primaria)



(b) Parque Nacional Yellowstone, Wyoming (sucesión secundaria)



▲ **FIGURA 28-16 Sucesión en progreso** (a) Sucesión primaria. (Izquierda) El volcán hawaiano Kilauea ha hecho erupción en repetidas ocasiones desde 1983, lo que envía ríos de lava sobre el paisaje que lo rodea. (Derecha) Un helecho pionero echa raíces en una grieta de la lava endurecida. (b) Sucesión secundaria. (Izquierda) En el verano de 1988, grandes incendios barrieron los bosques del Parque Nacional Yellowstone, en Wyoming. (Derecha) Árboles y plantas con flores florecen a la luz solar, y las poblaciones silvestres aumentan conforme ocurre la sucesión secundaria.

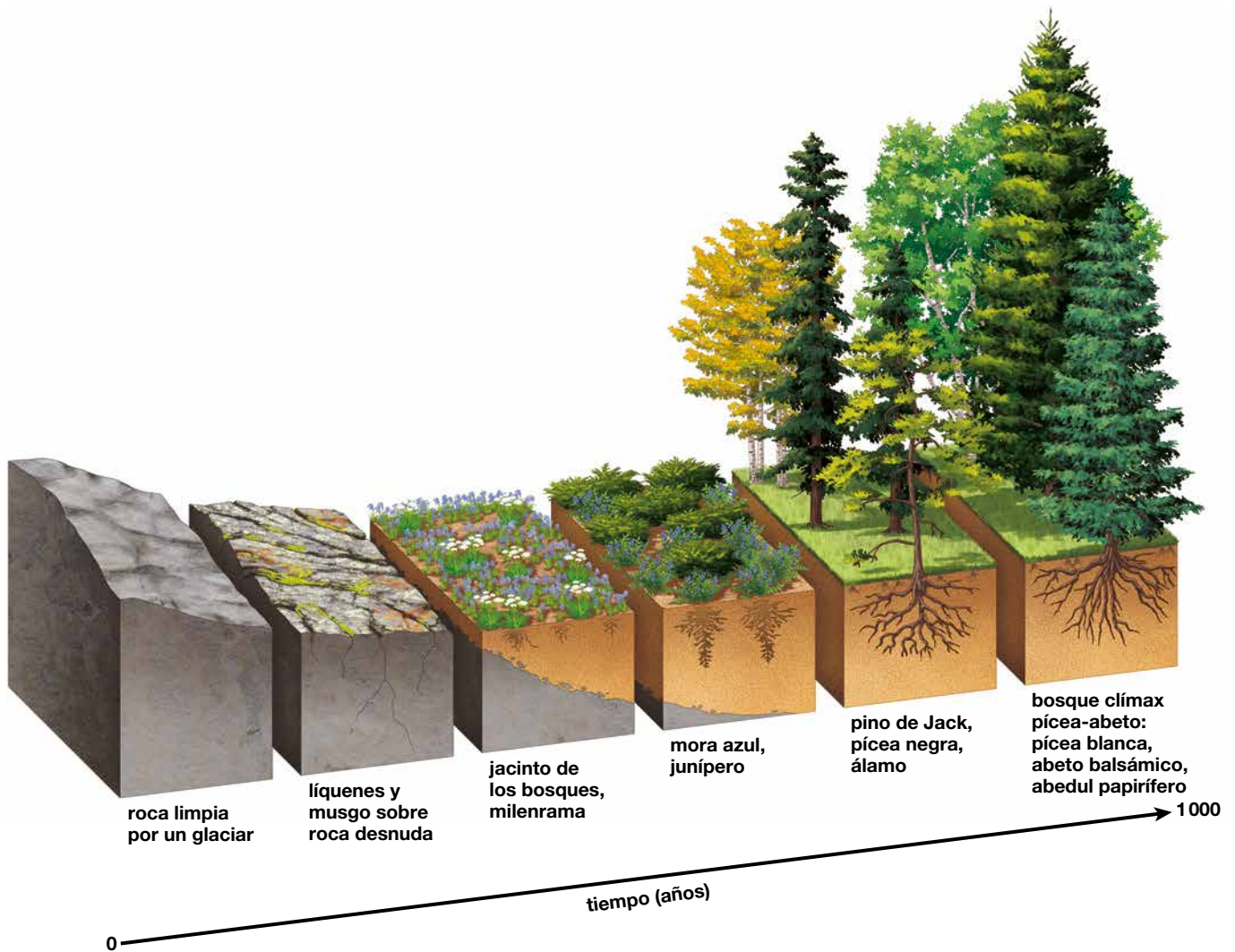
PENSAMIENTO CRÍTICO Las personas han suprimido los incendios durante décadas. ¿Cómo la supresión de incendios puede afectar los ecosistemas boscosos y la sucesión?

vegetales, que dominan el paisaje y proporcionan tanto alimento como hábitat para animales, hongos y microorganismos.

Existen dos formas principales de sucesión: primaria y secundaria

Durante la **sucesión primaria**, una comunidad se forma de manera gradual donde no hay rastros de una comunidad previa y con frecuencia ningún rastro de vida. La perturbación que monta el escenario para la sucesión primaria puede ser un glaciar que va desgastando el paisaje hasta dejar la roca desnuda, o un volcán que produce una isla nueva en el océano o crea sobre tierra una capa de lava recientemente endurecida (**FIG. 28-16a**). Construir una comunidad desde cero mediante sucesión primaria por lo general requiere miles o incluso decenas de miles de años.

Durante la **sucesión secundaria**, una nueva comunidad se desarrolla después de que un ecosistema existente se perturba en una forma que deja restos significativos de la comunidad anterior, como suelo y semillas. Por ejemplo, una granja abandonada por lo general tiene suelo y semillas fértiles tanto de cultivos como de hierbas. Un bosque talado en general tiene suelo, arbustos y árboles pequeños restantes. Incluso un incendio forestal deja tras de sí los ingredientes para la sucesión secundaria, como residuos de árboles quemados que son altos en nutrientes vegetales. Los incendios también sustituyen algunos árboles y muchas raíces saludables. Algunas plantas producen semillas que pueden soportar el fuego o incluso pueden requerirlo para brotar. El calor de un incendio forestal abre los conos de los pinos, lo que libera sus semillas. En consecuencia, los incendios pueden promover la regeneración rápida de los bosques y otras comunidades (**FIG. 28-16b**).



▲ **FIGURA 28-17 Sucesión primaria** Sucesión primaria sobre roca desnuda expuesta conforme los glaciares se retiraron de Isle Royale en el Lago Superior, en la parte alta de Michigan. Observa que el suelo se profundiza con el tiempo, y gradualmente entierra el lecho rocoso y permite que los árboles echen raíces.

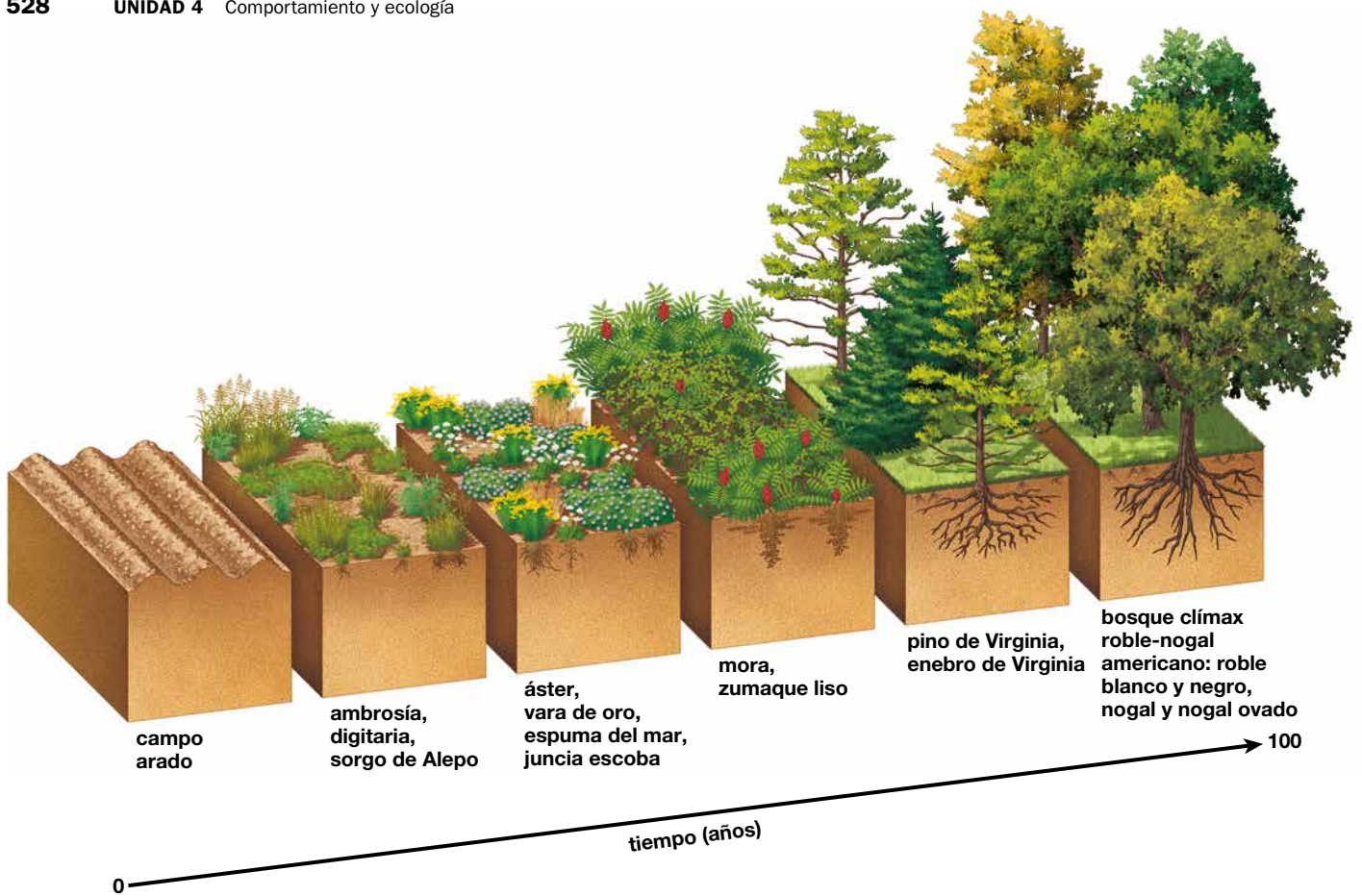
La sucesión primaria puede comenzar en roca desnuda

La **FIGURA 28-17** ilustra la sucesión primaria en Isle Royale, Michigan, una isla en el Lago Superior del norte que fue desgarrada a roca desnuda por glaciares que se replegaron hace alrededor de 10 mil años. Los efectos en el estado de la atmósfera incluyen ciclos de congelación y deshielo que hacen que las rocas se rompan y erosionen sus capas superficiales, lo que produce pequeñas partículas. La lluvia disuelve algunos de los minerales de las partículas de roca, lo que los hace disponibles a los organismos pioneros.

La roca expuesta a la intemperie ofrece un sitio de unión para los líquenes, que obtienen energía mediante fotosíntesis y adquieren parte de sus nutrientes minerales al disolver roca con un ácido que ellos secretan. Conforme los líquenes se esparcen sobre la superficie de la roca, musgos tolerantes a la sequía comienzan a crecer en las fisuras de la roca. Fortificados por los nutrientes liberados por los líquenes, los musgos forman una densa mata que atrapa polvo, diminutas partículas de roca y trozos de detritus orgánicos. Con el tiempo, los musgos cubrirán y matarán muchos de los líquenes que hacen posible su crecimiento.

La mata de musgos actúa como una esponja y absorbe y atrapa humedad. Conforme los musgos mueren y se descomponen, sus cuerpos agregan nutrientes a una delgada capa de suelo nuevo. Dentro de la mata de musgo germinan semillas de plantas más grandes, como el jacinto de los bosques y la milenrama. Conforme dichas plantas mueren, sus cuerpos en descomposición engruesan aún más la capa de suelo.

Conforme los arbustos leñosos como la mora azul y el junípero sacan ventaja del suelo más profundo, los musgos y líquenes restantes pueden ensombrecerse y ser enterrados por hojas y vegetación decadentes. Con el tiempo, árboles como el pino de Jack, la picea negra y el álamo echan raíces en las grietas más profundas y los arbustos amantes del sol son ensombrecidos. Dentro del bosque, florecen semilleros tolerantes a la sombra de árboles más altos o de más rápido crecimiento, incluidos el abeto balsámico, el abedul papirífero y la picea blanca. Con el tiempo, son más altos y sustituyen a los árboles originales, que son intolerantes a la sombra. Después de miles de años, florece un bosque clímax en lo que alguna vez fue roca desnuda.



▲ **FIGURA 28-18 Sucesión secundaria** Sucesión secundaria como puede ocurrir en el campo arado de una granja abandonada en Carolina del Norte, en el sureste de Estados Unidos. Observa que una gruesa capa de suelo está presente desde el comienzo, lo que acelera enormemente el proceso, en comparación con la sucesión primaria.

Una granja abandonada experimenta sucesión secundaria

La **FIGURA 28-18** ilustra sucesión secundaria en una granja abandonada en el sureste de Estados Unidos. Las especies pioneras son plantas amantes del sol de crecimiento rápido como la digitaria, la ambrosía y el sorgo de Alepo. Por lo general, dichas especies producen gran cantidad de semillas de fácil dispersión lo que les ayuda a colonizar espacios abiertos. Sin embargo, no compiten bien contra especies de vida más larga que crecen más grandes y con el paso del tiempo las ensombrecen, de modo que, después de algunos años, se mudan plantas como áster, vara dorada, espuma del mar y céspedes perennes, seguidas por arbustos leñosos como moras y zumaque liso. Con el tiempo, se establecen pinos y cedros. Aproximadamente dos décadas después de que un campo se abandona, un bosque siempre verde dominado por pinos toma el control. Sin embargo, el nuevo bosque altera las condiciones en formas que favorecen a sus sucesores. La sombra del bosque de pinos inhibe el crecimiento de sus propias semillas, mientras que favorece el crecimiento de árboles con maderas duras, cuyas semillas son tolerantes a la sombra y pueden crecer bajo los pinos. Después de unos 70 años, árboles de leña dura y crecimiento lento, como robles y nogales, comienzan a sustituir a los pinos que envejecen. Casi un siglo después de abandonar el campo, la anterior granja está cubierta con bosque clímax relativamente estable dominado por robles y nogales americanos.

La sucesión también ocurre en estanques y lagos

La sucesión en estanques y lagos de agua dulce ocurre conforme suelo y partículas de roca, en correntía desde la orilla o transportados por corrientes que entran al estanque, se asientan en el fondo. Con el tiempo, este sedimento hace el estanque cada vez más superficial. Al paso del tiempo, plantas que aman la humedad echan raíz a lo largo de la orilla. Conforme más sedimentos llenan el estanque, la orilla se mueve con lentitud hacia el centro del estanque. El suelo de la orilla original se vuelve más seco y las plantas de la tierra circundante toman el control (**FIG. 28-19**). Con el tiempo, no queda agua abierta.

En los bosques, con frecuencia se producen prados a partir de lagos pequeños que experimentan sucesión. Conforme el lago se llena desde los bordes, céspedes colonizan el suelo recién formado. Conforme el lago se encoge y el área de prado se expande, los árboles pasarán el límite alrededor de los bordes del prado, y con el tiempo convertirán el prado en un bosque.

La sucesión culmina en una comunidad clímax

La sucesión termina con una comunidad clímax razonablemente estable, que se perpetua a sí misma si no es perturbada por fuerzas externas (como incendios, parásitos, especies invasoras o actividades humanas). Las poblaciones dentro de una comunidad

clímax tienen nichos ecológicos que les permiten coexistir sin reemplazarse mutuamente. En general, las comunidades clímax tienen más especies y más tipos de interacciones comunitarias que las etapas tempranas de la sucesión. Las especies vegetales que dominan las comunidades clímax por lo general viven más tiempo y tienden a ser más grandes que las especies pioneras, en particular en los bosques clímax.

Las comunidades clímax están determinadas por variables geológicas y climáticas, incluidos temperatura, lluvia, elevación, latitud, tipo de roca (que determinan el tipo de nutrientes disponibles en el suelo) y exposición al sol y el viento. Estos factores varían dramáticamente de un área a otra. Por ejemplo, si conduces a través de Colorado o Wyoming, verás una comunidad clímax de pradera de césped corto sobre las planicies orientales (en aquellas áreas raras donde no se han sustituido por granjas), bosques de pino-píceas en las montañas, tundra en las cumbres de las montañas y comunidades dominadas por artemisas en los valles occidentales.

Eventos naturales como ventarrones, avalanchas e incendios iniciados por relámpagos pueden destruir secciones de las comunidades clímax, lo que inicia la sucesión secundaria y produce un trabajo de parchado de varias etapas de sucesión dentro de un ecosistema. En muchos bosques a lo largo de Estados Unidos, los guardabosques permiten que los incendios provocados por relámpagos sigan su curso, pues reconocen que los incendios son importantes para el mantenimiento del ecosistema. Los incendios

liberan nutrientes y matan algunos de los árboles (pero por lo general no todos). Como resultado, más nutrientes y luz solar llegan al piso del bosque, lo que alienta el crecimiento de plantas subclímax. La combinación de comunidades clímax y subclímax en diferentes partes del ecosistema brinda hábitats para un número más grande de especies de plantas y animales que la vegetación o clímax o subclímax sola.

Algunos ecosistemas se mantienen en etapas subclímax

Las perturbaciones frecuentes pueden mantener algunos ecosistemas en etapas subclímax durante periodos muy largos. La pradera de césped alto que alguna vez cubrió el norte de Missouri y la mayor parte de Illinois fue una etapa subclímax de un ecosistema cuya comunidad clímax es el bosque caducifolio. La pradera subclímax se mantuvo mediante incendios periódicos, algunos iniciados por relámpagos y otros iniciados de manera deliberada hace siglos por los nativos americanos para aumentar la tierra de pastoreo para el búfalo. Donde no se han convertido en granjas, ahora los bosques invaden los pastizales, pero las personas conservan algunas reservas de pradera de césped alto con quemaduras controladas.

Granjas y jardines son comunidades subclímax mantenidas mediante frecuentes perturbaciones intencionales. Los granos son céspedes especializados característicos de las primeras etapas

▼ **FIGURA 28-19 Sucesión en un pequeño estanque de agua dulce** Este pequeño estanque se convierte rápido en tierra seca. Aunque existe poca agua abierta en el centro del estanque, los lirios acuáticos dominan, lo que muestra que sólo hay pocos centímetros de agua en la mayoría de los lugares. Arbustos y pequeños árboles comienzan a crecer alrededor de los bordes más secos del estanque.



de la sucesión, y los granjeros gastan gran cantidad de tiempo, energía y herbicidas para evitar que otros competidores, como hierbas, flores silvestres y arbustos leñosos, tomen el control. El césped suburbano es un ecosistema subclímax que se mantiene mediante poda regular, que destruye los colonizadores leñosos, y la aplicación herbicidas que de manera selectiva matan especies pioneras como digitaria y dientes de león.

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

El cuento del zorro

Cinco de las Islas del Canal están incluidas en el Parque Nacional Islas del Canal. Conmocionados por los paisajes cicatrizados, hierbas invasoras que sustituyen plantas nativas raras, y en especial por los declives drásticos en la población de zorros isleños, el Servicio del Parque Nacional, en colaboración con otras organizaciones gubernamentales y privadas, se dispuso a restaurar las comunidades de las islas. La isla Santa Cruz, la más grande de las Islas del Canal, ha sido el principal foco de los esfuerzos de restauración.

Primero, se removió el ganado. Sin embargo, había más de 20 mil ovejas ferales vagando por la isla. Se reunió o mató a las ovejas, y hacia finales de la década de 1990, Santa Cruz estaba libre de ovejas. Habilidosos cazadores mataron a los cerdos ferales que plagaban la isla; el último cerdo se eliminó en 2007. Por último, las águilas doradas, que colonizaron la isla y se convirtieron en el principal depredador de los zorros, fueron capturadas y reubicadas en el continente, y se reintrodujeron con éxito algunas águilas calvas, que los biólogos conservacionistas esperan evitarán el regreso de las águilas doradas.

Libres de depredadores, la población de zorros isleños rebotó: sólo Santa Cruz ahora es hogar de alrededor de 1,300-1,500 zorros, y la población combinada de zorros en las islas es de más de 6 mil.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar el proceso de sucesión y sus etapas generales?
- definir la sucesión primaria, la sucesión secundaria, el ecosistema subclímax y el ecosistema clímax?

Ahora que los cerdos se fueron, muchas plantas nativas comienzan a regresar. Las bellotas, el alimento favorito de los cerdos, brotan de nuevo en los semilleros de los robles. Campañas para controlar hierbas invasoras han ayudado a la recuperación de algunas de las plantas en peligro de extinción de las Islas del Canal, aunque muchas ya se extinguieron. Tal vez las Islas del Canal siempre mostrarán signos del abuso pasado, pero las futuras generaciones de visitantes podrán ver comunidades clímax nativas casi intactas.

PENSAMIENTO CRÍTICO La sucesión ecológica parece automática: una granja es abandonada o un glaciar se aleja, y con el tiempo el ecosistema gana de nuevo sus comunidades originales. Sin embargo, como en las Islas del Canal, “dejar que la naturaleza siga su curso” no siempre funciona, y con frecuencia los ecosistemas necesitan algo de ayuda de ecólogos de restauración. Si un ecosistema perturbado simplemente se deja solo, ¿qué condiciones ambientales tienden a favorecer la sucesión natural y cuáles pueden lentificar la sucesión o incluso permitir que el ecosistema permanezca permanentemente degradado?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

28.1 ¿Por qué son importantes las interacciones comunitarias?

Las comunidades ecológicas constan de todas las poblaciones en interacción de diferentes especies dentro de un ecosistema. Las interacciones comunitarias influyen en el tamaño de la población, y las poblaciones en interacción que actúan unas sobre otras como agentes de selección natural. Por ende, las interacciones comunitarias dan forma a los cuerpos y comportamientos de los miembros de las poblaciones en interacción.

28.2 ¿Cómo influye el nicho ecológico la competencia?

El nicho ecológico incluye todos los aspectos del hábitat y las interacciones de una especie con sus ambientes viviente y no viviente. Cada especie ocupa un nicho ecológico único. La competencia interespecífica

ocurre siempre que se traslapan los nichos de dos especies dentro de una comunidad. Cuando dos especies con el mismo nicho son forzadas (bajo condiciones de laboratorio) a ocupar el mismo nicho ecológico, una especie siempre supera competitivamente a la otra. Las especies dentro de comunidades naturales evolucionaron en formas que evitan el traslape excesivo de nichos, con adaptaciones de comportamiento y físicas que permiten el particionamiento de los recursos. La competencia interespecífica limita tanto el tamaño de la población como la distribución de las especies en competencia. La competencia intraespecífica también limita el tamaño poblacional porque los individuos de la misma especie ocupan el mismo nicho ecológico y compiten mutuamente para todas sus necesidades.

28.3 ¿Cómo las interacciones consumidor-presa dan forma a adaptaciones evolutivas?

Depredadores y parásitos son consumidores de otros organismos. En general, los depredadores son organismos de vida libre que son menos abundantes que sus presas, mientras que los parásitos viven en o sobre sus huéspedes durante una parte significativa de su ciclo de vida y son mucho más abundantes que sus presas. Ambos tipos de consumidores y sus presas actúan como fuertes agentes de selección natural mutua. Depredadores y presas evolucionaron varios químicos

tóxicos para atacar y defenderse. Las plantas evolucionaron defensas que van desde venenos hasta dureza global. Estas defensas, a su vez, seleccionaron depredadores que pueden desintoxicar venenos y moler tejidos duros. Muchos animales presa evolucionaron coloraciones protectoras que los hacen pasar desapercibidos (camuflaje) o para sorprender a sus depredadores (coloración de sobresalto). Algunas presas son ponzoñosas, tienen mal sabor, o son venenosas y muestran coloración de advertencia con la que son fácilmente reconocibles y evitadas por los depredadores. Algunas especies inofensivas evolucionaron para parecerse a otros organismos desagradables. La coevolución parásito-huésped incluye la respuesta inmunológica de los mamíferos contra microbios patógenos y las muchas formas que evolucionaron estos microbios para evitar la detección o destrucción mediante la respuesta inmunológica.

28.4 ¿Cómo los mutualismos benefician a diferentes especies?

El mutualismo beneficia a dos o más especies en interacción. Algunas interacciones mutualistas son simbióticas, como la de las vacas y sus microorganismos que digieren celulosa. Otras interacciones mutualistas son más temporales, como las que ocurren entre las plantas y los animales que las polinizan.

28.5 ¿Cómo las especies clave influyen en la estructura comunitaria?

Las especies clave tienen mayor influencia sobre la estructura comunitaria que puede predecirse por su número. Si una especie clave se remueve de una comunidad, la estructura de la comunidad se altera de modo significativo.

28.6 ¿Cómo las interacciones entre especies cambian la estructura comunitaria con el tiempo?

La sucesión es un cambio en una comunidad y su ambiente no viiente a lo largo del tiempo. Durante la sucesión, las plantas alteran el ambiente en formas que favorecen a sus competidores, lo que en consecuencia produce una progresión un tanto predecible de especies dominantes. La sucesión primaria, que puede tardar miles de años, ocurre donde no existen restos de una comunidad previa, como en roca desnuda. La sucesión secundaria ocurre mucho más rápidamente porque se construye sobre los restos de una comunidad perturbada, como en un campo abandonado o en los restos de un bosque después de un incendio. La sucesión no interrumpida termina con una comunidad clímax, que tiende a autoperpetuarse a menos que sobre ella actúen fuerzas externas. Algunos ecosistemas, incluidos la pradera de césped alto y los campos agrícolas, se mantienen en etapas subclímax de sucesión relativamente tempranas por perturbaciones periódicas.

Términos clave

camuflaje 518
coevolución 513
coloración de advertencia 520
coloración de sobresalto 522
competencia interespecífica 513
competencia intraespecífica 515
comunidad 513
comunidad clímax 525
depredador 517
especie clave 524
huésped 517

interacción consumidor-presa 513
mimetismo 520
mimetismo agresivo 522
mutualismo 513
nicho ecológico 513
parásito 517
particionamiento de recursos 514
pionero 525

principio de exclusión competitiva 514
simbiosis 513
subclímax 525

sucesión 525
sucesión primaria 526
sucesión secundaria 526

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- La progresión ordenada de las comunidades, a partir de roca desnuda sin suelo o rastros de una comunidad previa, se llama
 - sucesión primaria.
 - sucesión secundaria.
 - comunidad subclímax.
 - comunidad clímax.
- ¿Cuál de los siguientes enunciados de un nicho ecológico *no* es verdadero?
 - Un nicho incluye el ambiente físico, como el clima y la disponibilidad de agua.
 - Un nicho incluye depredadores y parásitos.
 - El traslape de nichos puede ayudar a impulsar la evolución.
 - Dos especies no pueden tener nichos que traslapen.
- Una especie clave
 - siempre es un carnívoro.
 - tiene una influencia menor sobre la estructura de la comunidad.
 - tiene una gran influencia sobre la estructura de la comunidad a partir de la proporción de su cantidad.
 - tiene una gran influencia sobre la estructura de la comunidad sólo cuando se presenta en gran cantidad.
- ¿Cuál de los siguientes enunciados acerca de las especies invasoras es verdadero?
 - Todas las especies introducidas son invasoras.
 - Casi todas las especies invasoras son plantas.
 - Las especies invasoras no tienen depredadores o parásitos en su nuevo ecosistema.
 - Las especies invasoras se multiplican rápidamente y pueden desplazar especies nativas en una comunidad.
- ¿Cuál de los siguientes enunciados acerca de los depredadores y parásitos *no* es verdadero?
 - Depredadores y parásitos dañan a su presa.
 - Los depredadores viven sobre o en sus huéspedes durante una parte significativa de su ciclo de vida.
 - Depredadores y parásitos coevolucionan con su presa.
 - Los parásitos pueden matar a su presa.

Llena los espacios

- Los organismos que interactúan funcionan como agentes de _____ mutua. Esto resulta en _____, que es el proceso mediante el cual las especies evolucionan adaptaciones mutuas.
- Los depredadores pueden ser comedores de carne, llamados _____, o comedores de plantas, llamados _____. Tanto depredadores como sus presas pueden mezclarse con su entorno al usar _____.
- El concepto de que ningún par de especies con nichos idénticos pueden coexistir de manera indefinida se conoce como principio _____.

4. Escribe los tipos de coloración o mimetismo: lo usa una presa para señalar que tiene mal sabor: _____; lo usa una polilla con grandes manchas oculares sobre sus alas: _____; mimetismo de un animal ponzoñoso usado por un animal no ponzoñoso: _____; mimetismo que usa un depredador para atraer a su presa: _____.
5. Escribe el tipo adecuado de interacción comunitaria: bacterias, que viven en el intestino humano, que sintetizan vitamina K: _____; bacterias que causan enfermedades: _____; un ciervo que come césped: _____; una abeja que poliniza una flor: _____.
6. Un cambio un tanto predecible en la estructura comunitaria con el tiempo se llama _____. Este proceso toma dos formas. ¿Cuál de estas formas iniciaría con roca desnuda? _____. ¿Cuál ocurriría después de un incendio forestal? _____. Una comunidad relativamente estable que es el producto final de este proceso se llama comunidad _____. Podar el césped en un suburbio es un ejemplo de una comunidad _____.

Preguntas de repaso

1. Define una *comunidad ecológica* y describe las tres categorías principales de interacciones comunitarias, incluidos los beneficios y daños a las especies que interactúan.
2. Explica cómo el particionamiento de recursos es un resultado lógico del principio de exclusión competitiva.
3. Describe ejemplos de coevolución entre consumidores y sus presas.
4. Define *sucesión*. ¿Qué tipo de sucesión ocurriría en un bosque despejado (donde todos los árboles se talaron) y por qué?
5. Proporciona ejemplos de dos comunidades clímax y dos subclímax. ¿Cómo difieren?
6. ¿Qué es una especie invasora? ¿Por qué son destructivas? ¿Qué adaptaciones generales poseen las especies invasoras?
7. ¿Qué es una especie clave? ¿Cómo puede identificarse una especie clave dentro de una comunidad?

Aplicación de conceptos

1. Un ecólogo que visita una isla descubre dos especies de aves, una de las cuales tiene un pico ligeramente más grande que la otra. Interpreta este descubrimiento con respecto al nicho ecológico y al principio de exclusión competitiva, y explica ambos conceptos.
2. ¿Por qué es difícil estudiar la sucesión? Elige una ubicación específica y describe cómo estudiarías la sucesión en dicho lugar.

29

FLUJO DE ENERGÍA Y RECICLAMIENTO DE NUTRIMENTOS EN LOS ECOSISTEMAS



Un oso pardo intercepta un salmón en su viaje corriente arriba para desovar.

ESTUDIO DE CASO

Peces moribundos alimentan un ecosistema

EL SALMÓN ROJO en el Parque Nacional Katmai, en Alaska, tiene un ciclo de vida notable. Después de salir del cascarón en depresiones poco profundas en el lecho de grava de un torrente que fluye con rapidez, el salmón juvenil pasa de 1 a 3 años en agua dulce, con frecuencia en un lago cercano. Después los jóvenes peces comienzan los cambios fisiológicos que los prepararán para la vida en el océano. Se dirigen corriente arriba, hacia los estuarios, donde se mezclan agua dulce y agua salada. En el estuario, los salmones completan su transformación, y luego se dirigen al mar.

En el océano, el salmón joven crece rápidamente, alimentándose de peces pequeños y crustáceos. Años después, cuando alcanzan la madurez sexual, un acto instintivo los impulsa a regresar a sus torrentes de origen para engendrar. Si éstos tienen la suficiente suerte para evitar las mandíbulas de osos pardos y las garras de las águilas, el salmón lleva su preciosa carga útil de esperma y huevos contra la corriente a fin de renovar su ciclo de vida. Los salmones mueren después de desovar.

El viaje de vuelta de los peces hacia su lugar de nacimiento es notable en otra forma: los nutrientes casi siempre se mueven corriente abajo, en corriente desde la tierra hacia el océano. Pero el salmón, lleno con músculo y grasa adquirida por su alimentación en el océano, lleva nutrientes del océano de vuelta a la tierra. También llevan energía corriente arriba. Desde osos a águilas a píceas, este movimiento corriente arriba de nutrientes y energía sostiene la extraordinaria riqueza de los ecosistemas terrestres de la costa sur de Alaska. ¿Dónde se originan los nutrientes y la energía? ¿Cómo los organismos vivos adquieren nutrientes y energía, y los transfieren entre los miembros de las comunidades biológicas?

DE UN VISTAZO

29.1 ¿Cómo se mueven los nutrientes y la energía a través de los ecosistemas?

29.2 ¿Cómo fluye la energía a través de los ecosistemas?

29.3 ¿Cómo se reciclan los nutrientes dentro y fuera de los ecosistemas?

29.4 ¿Qué ocurre cuando los seres humanos perturban los ciclos de nutrientes?

29.1 ¿CÓMO SE MUEVEN LOS NUTRIMENTOS Y LA ENERGÍA A TRAVÉS DE LOS ECOSISTEMAS?

Todos los **ecosistemas** constan de dos componentes. Los componentes **bióticos** son las comunidades de organismos vivientes en una determinada área. Los componentes **abióticos** de un ecosistema son todos los aspectos no vivientes del ambiente, como clima, luz, temperatura, agua y minerales en el suelo. Las interacciones dentro de las comunidades biológicas y entre las comunidades y su ambiente abiótico determinan el movimiento de energía y nutrientes a través de los ecosistemas. Dos principios básicos subyacen a este movimiento: los nutrientes circulan dentro y entre los ecosistemas, mientras que la energía fluye a través de los ecosistemas (**FIG. 29-1**).

Los **nutrimentos** son átomos y moléculas que los organismos obtienen de su ambiente. Los mismos átomos nutrientes han sostenido la vida sobre la Tierra durante alrededor de 3.5 mil millones de años. Tu cuerpo incluye átomos de oxígeno, carbono, hidrógeno y nitrógeno que alguna vez fueron parte de un dinosaurio o de un mamut lanudo. Los nutrientes se transportan alrededor del planeta y se convierten en diferentes formas moleculares, pero no dejan la Tierra.

En contraste, la energía realiza un viaje de una sola dirección a través de los ecosistemas. La energía solar es capturada mediante bacterias, algas y plantas fotosintéticas y luego fluye de organismo a organismo. Sin embargo, todas las reacciones químicas son ineficientes. Cada vez que un organismo sintetiza una proteína o mueve su cuerpo, parte de la energía concentrada útil que se encuentra en los enlaces químicos de las moléculas biológicas se convierte en calor de bajo nivel que se cede al ambiente (véase el Capítulo 6). Por tanto, la vida sobre la Tierra requiere una continua entrada de energía.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar por qué los nutrientes se reciclan dentro y entre los ecosistemas, mientras que la energía fluye a través de los ecosistemas?

29.2 ¿CÓMO FLUYE LA ENERGÍA A TRAVÉS DE LOS ECOSISTEMAS?

Las reacciones termonucleares en el Sol transforman una cantidad relativamente pequeña de materia en enormes cantidades de energía. Mucha de esta energía está en forma de radiación electromagnética, incluidos calor (luz infrarroja), luz visible y luz

ultravioleta. Sin embargo, el Sol emite su energía por igual en todas direcciones y está a 150 millones de kilómetros de distancia, de modo que la Tierra intercepta sólo alrededor de 45 mil millonésimas de un porcentaje de esta energía. No obstante, eso es casi tanta energía por hora como lo que la humanidad usa en un año. La atmósfera y sus nubes absorben o reflejan casi la mitad de esta radiación solar. Alrededor de la mitad llega a la superficie de la Tierra como luz visible. Una pequeña fracción de la luz que llega a la superficie se usa en la fotosíntesis.

La energía y los nutrientes entran a los ecosistemas a través de la fotosíntesis

Plantas, algas y bacterias fotosintéticas adquieren nutrientes como carbono, nitrógeno, oxígeno y fósforo a partir de las porciones abióticas de los ecosistemas. Estos organismos fotosintéticos capturan energía de la luz solar y la usan para unir átomos nutrientes en carbohidratos, proteínas, ácidos nucleicos y las otras moléculas biológicas de sus cuerpos, y almacenan parte de la energía del Sol en los enlaces químicos de estas moléculas. Por ende, la fotosíntesis lleva energía y nutrientes a los ecosistemas. A continuación se enfocará la atención en el flujo de energía.

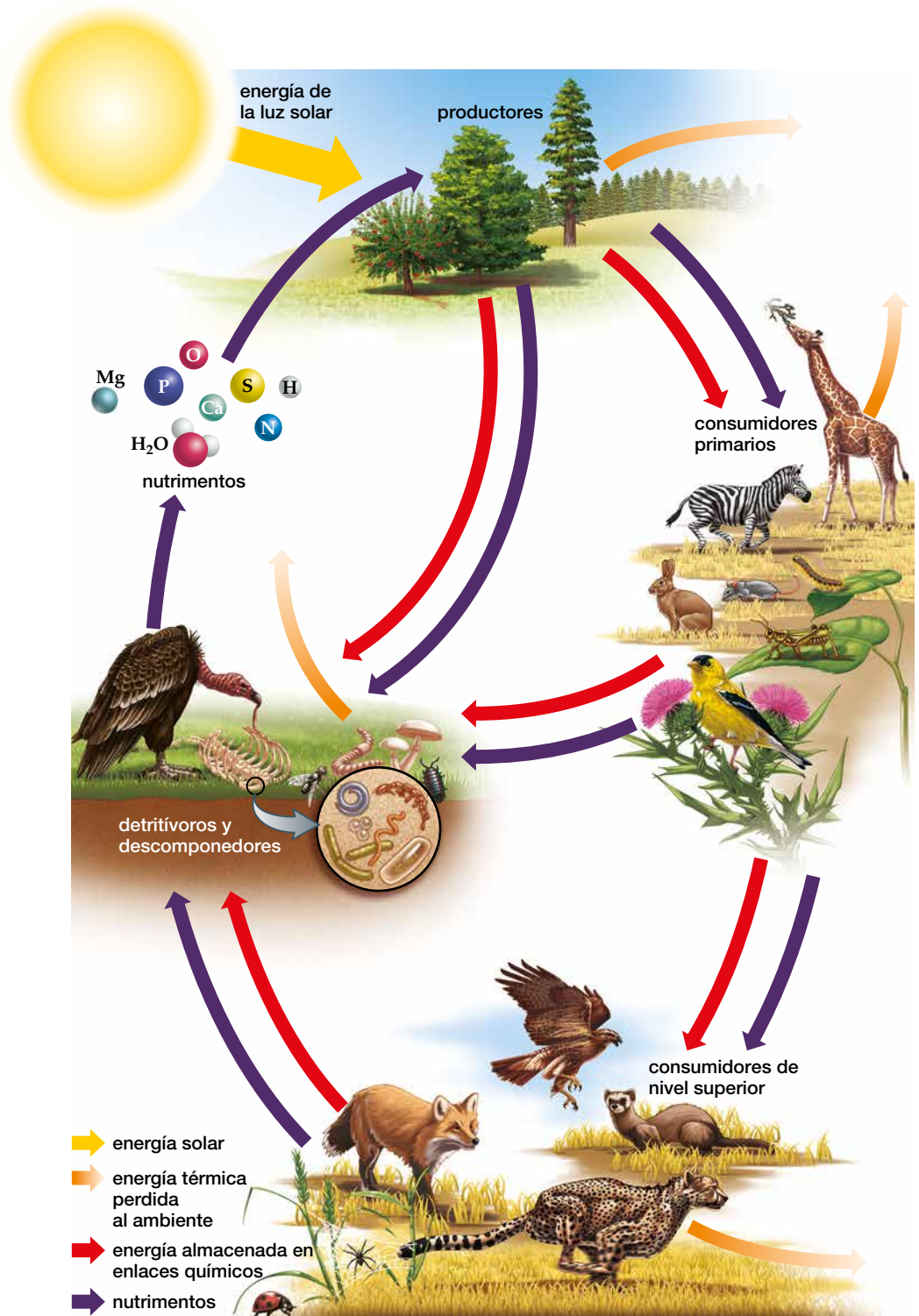
La energía pasa a través de los ecosistemas desde un nivel trófico hacia el siguiente

En un ecosistema, cada categoría de organismos a través de los cuales pasa la energía se llama **nivel trófico** (literalmente, “nivel de alimentación”). Los organismos fotosintéticos forman el primer nivel trófico. Estos organismos se llaman **productores** o **autótrofos** (del griego, que significa “auto-alimentadores”), porque producen alimento para ellos mismos usando nutrientes inorgánicos y energía solar. A través de la fotosíntesis los productores, directa o indirectamente, proporcionan alimento para casi todas las demás formas de vida. Los organismos que no pueden fotosintetizar, llamados **consumidores** o **heterótrofos** (“que se alimentan de otros”), adquieren energía y la mayoría de sus nutrientes preempaquetados en las moléculas que constituyen los cuerpos de los otros organismos que ellos comen.

Existen varios niveles de consumidores. Los **consumidores primarios** se alimentan directo de los productores. Estos **herbívoros** (de palabras latinas que significan “comedores de plantas”), que incluyen animales como saltamontes, ratones y cebras, forman el segundo nivel trófico. Los **carnívoros** (“comedores de carne”), como arañas, halcones y salmones, son consumidores de nivel superior. Los carnívoros actúan como **consumidores secundarios** cuando sus presas son herbívoros. Algunos carnívoros al menos en ocasiones comen otros carnívoros; cuando lo hacen, ocupan el cuarto nivel trófico, y se llaman **consumidores terciarios**. En algunos casos, en particular en los océanos, incluso existen niveles tróficos superiores.

► **FIGURA 29-1** Flujo de energía, reciclado de nutrientes y relaciones alimentarias en los ecosistemas

La energía de la luz solar (flecha amarilla) entra a un ecosistema durante la fotosíntesis mediante organismos llamados productores, que almacenan parte de la energía en las moléculas biológicas de sus cuerpos. Esta energía biológicamente disponible (flechas rojas) pasa después a organismos no fotosintéticos llamados consumidores. La energía en los desechos y cuerpos muertos sostiene a los detritívoros y descomponedores. Todo organismo pierde algo de energía como calor (flechas anaranjadas), de modo que la energía útil de manera gradual se vuelve no disponible para los organismos vivos. Por tanto, los ecosistemas requieren una entrada continua de energía. En contraste, los nutrientes (flechas moradas) se reciclan.

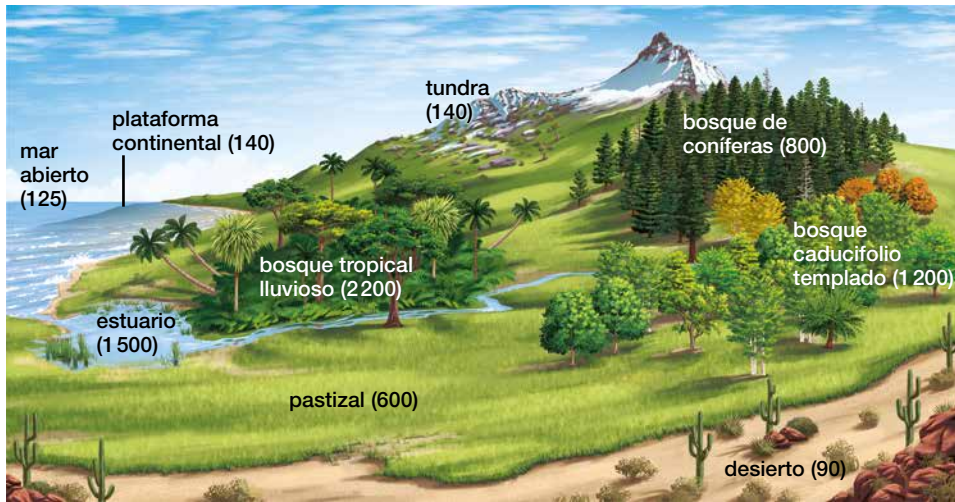


La producción primaria neta es una medida de la energía almacenada en los productores

La cantidad de vida que puede sostener un ecosistema está determinada por la cantidad de energía capturada por sus productores. La energía que los organismos fotosintéticos en un área dada almacenan en sus cuerpos durante un tiempo dado (por ejemplo, calorías por metro cuadrado por año) se llama **producción primaria**

neta. Sin embargo, la masa es mucho más fácil de determinar que la energía, y la **biomasa**, o material biológico seco, por lo general es una buena medida de la energía almacenada en los cuerpos de los organismos. Por tanto, la producción primaria neta por lo común se proporciona como gramos de biomasa por metro cuadrado por año.

La producción primaria neta de un ecosistema está influida por muchos factores, incluidos la cantidad de luz solar que llega



◀ **FIGURA 29-2 Producción primaria neta en ecosistemas** Se muestra la producción primaria neta promedio de algunos ecosistemas terrestres y acuáticos, medida en gramos de material biológico producido por metro cuadrado por año.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Qué factores contribuyen a las diferencias en producción primaria entre los ecosistemas?

a los productores, la disponibilidad de agua y nutrientes, y la temperatura (**FIG. 29-2**). En el desierto, por ejemplo, la falta de agua limita la producción. En el mar abierto, la luz es un factor limitante en aguas profundas, y la falta de nutrientes limita la producción en la mayor parte de las aguas superficiales. En los ecosistemas donde todos los recursos son abundantes, como en los bosques tropicales lluviosos, la producción es alta.

La aportación de un ecosistema a la producción total de la Tierra está determinada tanto por la producción por unidad de área del ecosistema como por la porción de Tierra que cubre el ecosistema. Aunque por lo general los océanos tienen baja producción primaria neta, cubren alrededor de 70% de la superficie de la Tierra, de modo que aportan alrededor de 25% de la producción total de la Tierra. Ésta es más o menos la misma aportación global que los bosques tropicales lluviosos, que tienen una alta producción primaria neta, pero que cubren menos de 5% de la superficie de la Tierra.

Las cadenas y redes tróficas describen las relaciones de alimentación dentro de las comunidades

Una **cadena trófica** es una relación de alimentación lineal que incluye una sola especie en cada nivel trófico, que se alimenta de una sola especie en el nivel trófico justo arriba de él (**FIG. 29-3**). Diferentes ecosistemas sostienen cadenas tróficas radicalmente distintas. Las plantas son los productores dominantes en los ecosistemas basados en tierra (terrestres) (**FIG. 29-3a**). Las plantas sostienen a los insectos, reptiles, aves y mamíferos comedores de plantas, cada uno de los cuales puede ser presa de otros animales. En contraste, los protistas y las bacterias fotosintéticas microscópicas, llamados de manera colectiva **fitoplancton**, son los productores dominantes en la mayoría de las cadenas tróficas acuáticas, como las que se encuentran en lagos y océanos (**FIG. 29-3b**). El fitoplancton sostiene un grupo diverso de consumidores llamados **zooplancton**, formado sobre todo por protistas y pequeños crustáceos con forma de camarón. Éstos son comidos principalmente por peces, que a su vez son comidos por peces más grandes.

Los animales en las comunidades naturales rara vez encajan muy bien en cadenas tróficas simples. Una **red trófica** muestra muchas cadenas tróficas interconectadas y describe con más precisión las relaciones de alimentación reales en una

comunidad (**FIG. 29-4**). Algunos animales, como los mapaches, osos, ratas y seres humanos, son **omnívoros** (“que comen de todo”); actúan como consumidores primarios, secundarios y, a veces, terciarios. Por ejemplo, un mapache es un consumidor primario cuando come frutos y nueces, un consumidor secundario cuando come saltamontes, y un consumidor terciario cuando come ranas o peces carnívoros. Una planta carnívora como la Venus atrapamoscas puede enredar aún más la red trófica al actuar tanto como productor fotosintético como consumidor terciario que atrapa una araña.

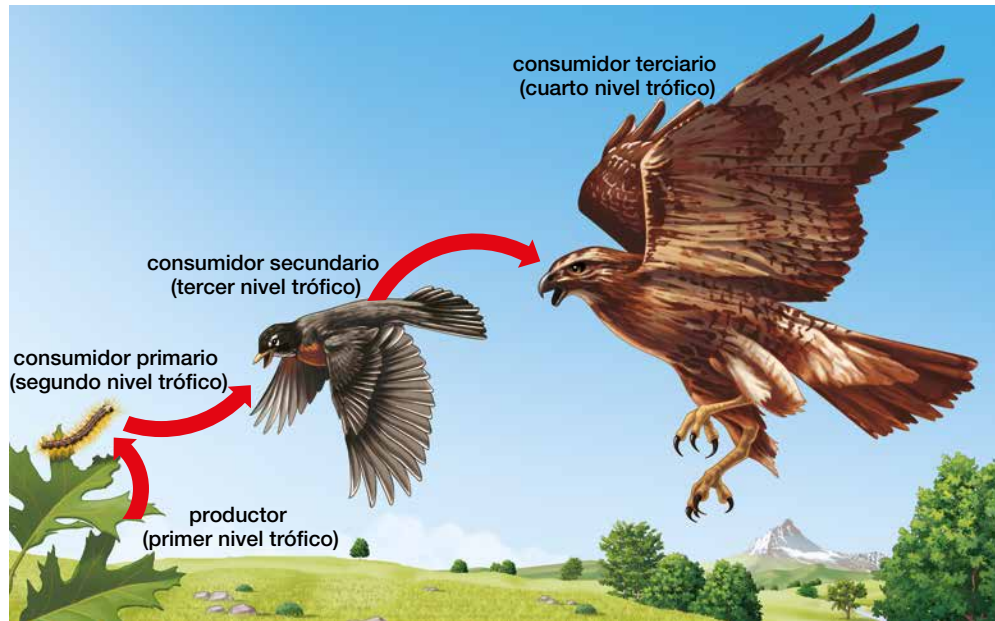
Los detritívoros y descomponedores reciclan nutrientes

Por lo general, los detritívoros y los descomponedores quedan fuera de las redes tróficas o se les describe como el nivel final porque se alimentan de los desechos, cuerpos muertos o partes corporales desechadas (como hojas caídas) de todos los otros niveles. Los **detritívoros** (“comedores de desechos”) son un ejército de organismos casi siempre pequeños y con frecuencia desapercibidos, que incluye nematodos, lombrices de tierra, escolopendras, escarabajos estercoleros y las larvas de algunas moscas. Algunos grandes vertebrados, como los buitres, también son detritívoros.

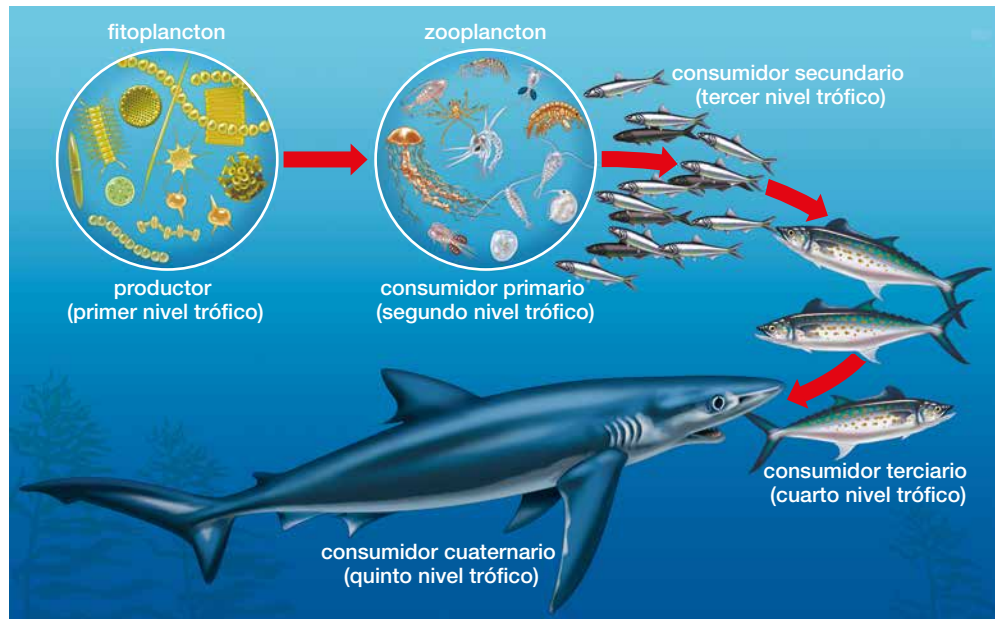
Los **descomponedores** son principalmente hongos y bacterias. Se alimentan sobre todo del mismo material que los detritívoros, pero no ingieren trozos de materia orgánica como lo hacen los detritívoros. Los descomponedores reducen los cuerpos y desechos de otros organismos a moléculas simples, como dióxido de carbono, amoníaco y minerales, que regresan a la atmósfera, el suelo y el agua. Sin detritívoros y descomponedores, los ecosistemas irían quedando enterrados en desechos y cuerpos muertos acumulados, cuyos nutrientes no estarían disponibles para otros organismos, incluidos los productores. Si los productores mueren por falta de nutrientes, la energía dejaría de entrar al ecosistema y los organismos de los niveles tróficos superiores, incluidos los seres humanos, también morirían.

La transferencia de energía entre niveles tróficos es ineficiente

Un principio básico de la termodinámica es que el uso de energía nunca es completamente eficiente (véase el Capítulo 6). Por ejemplo, cuando quemas gasolina, sólo alrededor de 20% de la energía se usa para mover el automóvil; el otro 80% se pierde



(a) Una cadena trófica terrestre simple



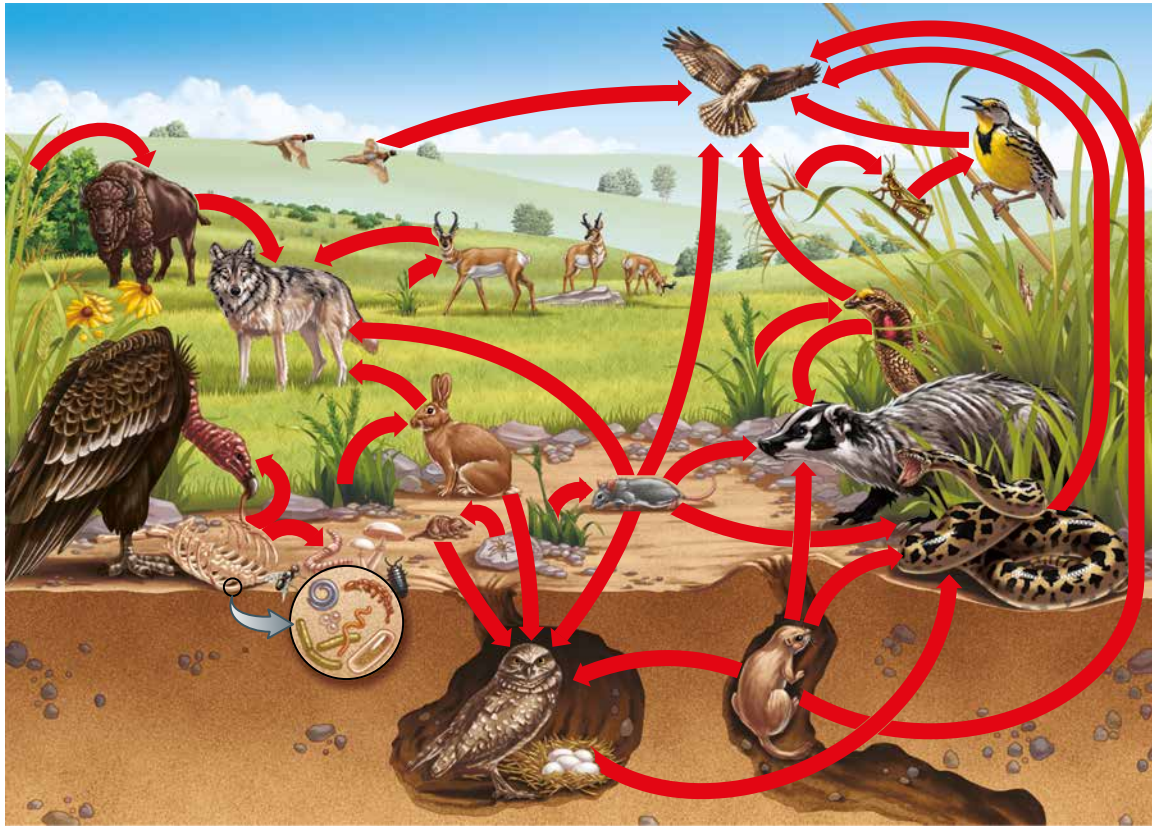
(b) Una cadena trófica marina simple

▲ **FIGURA 29-3** Cadenas tróficas en tierra y mar

como calor. La ineficiencia también es la regla en los sistemas vivos: todas las reacciones químicas que mantienen vivas las células producen desperdicio de calor. Por ejemplo, el rompimiento de los enlaces químicos del adenosín trifosfato (ATP) para provocar la contracción muscular libera calor; es por eso que una acción como caminar de manera vigorosa en un día frío calienta tu cuerpo.

La mayor parte de la energía almacenada en los organismos en un nivel trófico dado no está disponible para los organismos en el siguiente nivel trófico superior. Cuando un saltamontes (un consumidor primario) come césped (un productor), sólo parte de la energía solar atrapada por el césped está disponible para el

insecto. El césped convirtió parte de la energía solar en los enlaces químicos de la celulosa, que el saltamontes no puede digerir. Además, aunque los céspedes no se sienten calientes al tacto, casi toda reacción química en las hojas, tallos y raíces del césped ceden algo de energía como calor de bajo nivel, que por tanto no está disponible para algún otro organismo. Así, sólo una fracción de la energía capturada por los productores del primer nivel trófico puede usarse por parte de los organismos en el segundo nivel trófico. Si un petirrojo (tercer nivel trófico) come al saltamontes, el ave no obtendrá toda la energía que el insecto adquirió de las plantas. Parte de la energía la habrá usado para impulsar los saltos, el vuelo y la alimentación.



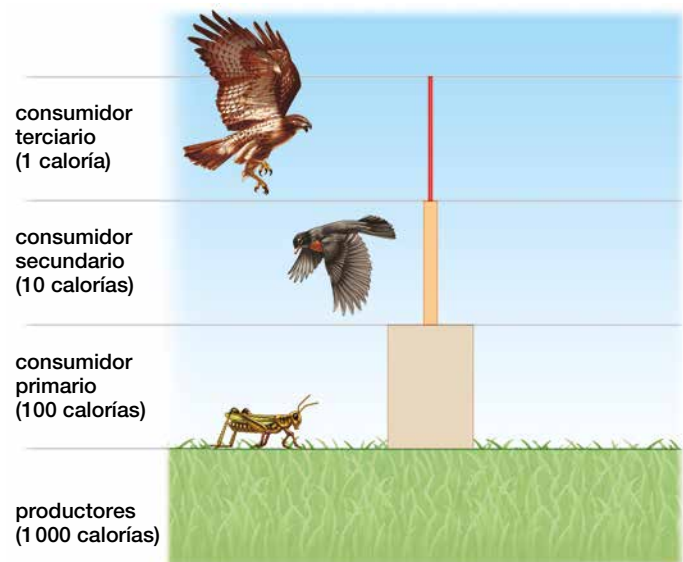
▲ **FIGURA 29-4 Una red trófica simplificada de pastizal** Los animales mostrados en primer plano incluyen un buitre (un detritívoro), una serpiente toro, una marmota, un mochuelo de madriguera, un tejón, un ratón y una musaraña (que parece como un ratón pequeño pero es carnívoro). A media distancia verás un urogallo, un tordo, un saltamontes y una liebre. A lo lejos se ven un berrendo, un halcón, faisanes, un lobo y un bisonte.

Parte de la energía se encontrará en el exoesqueleto indigestible del saltamontes. La mayor parte de la energía se habrá perdido como calor. De igual modo, la mayor parte de la energía en el cuerpo del petirrojo no estará disponible para el halcón que pueda consumirlo.

Aunque la transferencia de energía entre niveles tróficos varía de manera significativa entre comunidades, la transferencia neta promedio de energía de un nivel trófico al siguiente es de alrededor de 10%. Esto significa que, en general, la cantidad de energía almacenada en los consumidores primarios sólo es de más o menos 10% de la energía almacenada en los cuerpos de los productores. A su vez, los cuerpos de los consumidores secundarios contienen alrededor de 10% de la energía almacenada en los consumidores primarios. Esta transferencia ineficiente de energía entre niveles tróficos se llama “ley del 10%”. Una **pirámide de energía** ilustra las relaciones de energía entre niveles tróficos: más ancho en la base y progresivamente más estrecha en los niveles tróficos superiores (**FIG. 29-5**). Una pirámide de biomasa para una comunidad dada por lo general tiene la misma forma general que la pirámide de energía de la comunidad.

Los organismos dominantes en una comunidad casi siempre son fotosintetizadores porque tienen la mayor energía disponible para ellos, como la luz solar. Los animales más abundantes son los herbívoros. Los carnívoros son relativamente escasos, porque hay mucho menos energía disponible para sostenerlos.

Las pérdidas de energía dentro y entre niveles tróficos significan que los animales con vida larga en niveles tróficos superiores con frecuencia comen muchas veces su peso corporal en organismos que ocupan niveles tróficos inferiores (considera,



▲ **FIGURA 29-5 Una pirámide de energía para un ecosistema de pastizal** El ancho de cada rectángulo es proporcional a la energía almacenada en ese nivel trófico. Los organismos representativos para los primeros cuatro niveles tróficos en el ecosistema de pastizal estadounidense que se ilustra aquí son césped, un saltamontes, un petirrojo y un halcón cola roja.

por ejemplo, cuánta comida comes en un año, incluso si conservas el mismo peso). Conforme los animales de vida larga siguen comiendo durante meses o años, pueden consumir, y con frecuencia almacenar, sustancias tóxicas que no se descomponen o excretan con facilidad. Por tanto, los químicos tóxicos en las plantas pueden concentrarse en los cuerpos de consumidores de nivel superior. Esta **magnificación biológica** (o **biomagnificación**) puede conducir a efectos debilitantes, incluso mortales, como se explora en el “Guardián de la salud: Magnificación biológica de las sustancias tóxicas” en la página 540.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- mencionar los niveles tróficos en una comunidad y ofrecer ejemplos de organismos que se encuentren en cada nivel trófico?
- describir cómo fluye la energía a través de un ecosistema?
- explicar por qué detritívoros y descomponedores son esenciales para el funcionamiento de un ecosistema?
- explicar cómo la ineficiencia de la transferencia de energía entre niveles tróficos determina la abundancia relativa de los organismos en diferentes niveles tróficos?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Peces moribundos alimentan un ecosistema

Cuando un salmón rojo come un pez más pequeño, el salmón por lo general es un consumidor terciario en el cuarto nivel trófico, porque el pez pequeño era un consumidor secundario que comía zooplancton, que eran consumidores primarios que se alimentaban con fitoplancton fotosintético. Cuando un oso pardo de Alaska come un salmón, se alimenta en el quinto nivel trófico. En una cadena trófica simplificada sólo con un tipo de organismo en cada nivel trófico, la ley del 10% significa que una cadena trófica que contiene un solo oso de 450 kg también contendrá más de 4 500 kg de salmón, más de 45 000 kg de peces más pequeños, más de 450 toneladas de zooplancton, y más de 4 500 toneladas de fitoplancton.

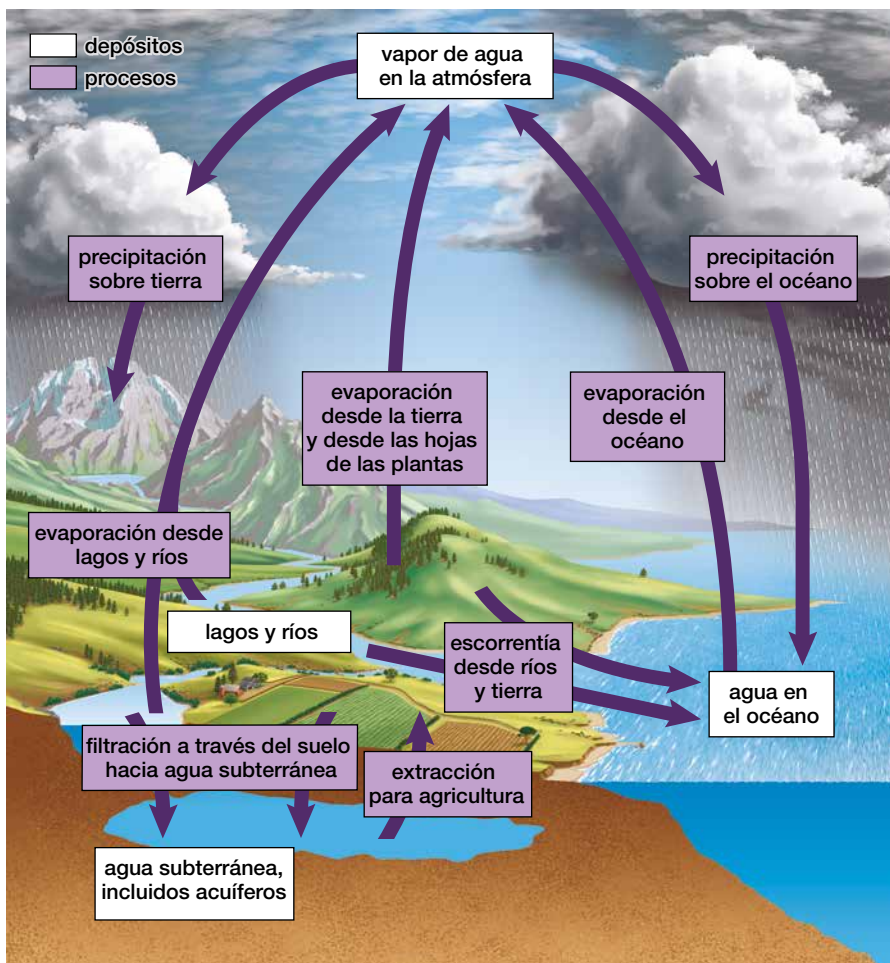
Todos los organismos contienen no sólo energía, sino también muchos tipos de nutrientes. ¿Cómo se reciclan estos nutrientes para las futuras generaciones de cosas vivientes?

29.3 ¿CÓMO SE RECICLAN LOS NUTRIENTOS DENTRO Y FUERA DE LOS ECOSISTEMAS?

Como observaste antes, los nutrientes son elementos y moléculas pequeñas que forman los bloques constructores químicos de la vida. Algunos, llamados **macronutrientes**, los requieren los organismos en grandes cantidades. Éstos incluyen agua, carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno, fósforo, azufre y calcio. Los **micronutrientes**, incluidos cinc, molibdeno, hierro, selenio y yodo, sólo se requieren en cantidades traza. Los **ciclos de nutrientes**, también llamados *ciclos biogeoquímicos*, describen las rutas que siguen los nutrientes conforme se mueven desde sus principales fuentes en las partes abióticas de los ecosistemas, llamados **depósitos**, a través de las comunidades vivientes y de regreso. En las siguientes secciones se describirán los ciclos del agua, del carbono, del nitrógeno y del fósforo.

El ciclo hidrológico tiene su principal depósito en los océanos

El **ciclo hidrológico** (FIG. 29-6) es la ruta por la que viaja el agua desde su principal depósito, los océanos, a través de la atmósfera, hacia depósitos más pequeños en lagos, ríos y acuíferos de agua dulce, y luego de vuelta a los océanos, los cuales contienen más de 97% del agua de la Tierra. Otro 2% del agua total está atrapada en hielo, lo que deja sólo 1% como agua dulce líquida.



▲ FIGURA 29-6 El ciclo hidrológico



Guardián DE LA SALUD

Magnificación biológica de las sustancias tóxicas

La FDA (Food and Drug Administration, Administración de Fármacos y Alimentos) estadounidense aconseja que las mujeres embarazadas y amamantando deben evitar comer pez espada, tiburón y macarela, y limitar la ingesta de atún blanco a no más de una lata a la semana. Pero, ¿no se supone que comer pescado es bueno para ti? Eso depende de qué pescado comas. Estos peces en particular con frecuencia contienen altas concentraciones de mercurio, que pueden dañar los cerebros en desarrollo de fetos e infantes. ¿De dónde proviene el mercurio, y por qué ciertos peces tienen tanto de él?

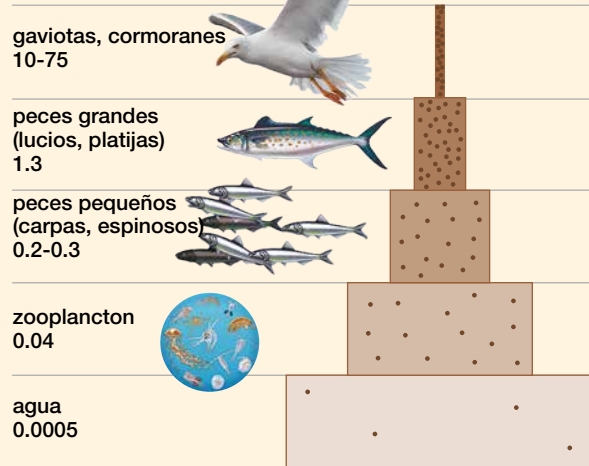
La mayor parte del mercurio en el ambiente proviene de dos fuentes. Muchas operaciones mineras que extraen oro a pequeña escala, en especial en los países menos desarrollados, usan mercurio para separar oro de las vetas crudas. En los países desarrollados, incluido Estados Unidos, las plantas impulsadas por quema de carbón son la fuente más grande de contaminación por mercurio. El mercurio, que se encuentra en cantidades traza en el carbón, se evapora cuando el carbón se quema y pueden viajar miles de kilómetros en los vientos. Como resultado, ningún lugar sobre la Tierra está libre de la contaminación por mercurio.

Excepto en áreas muy localizadas, las concentraciones ambientales de mercurio son en extremo bajas. El mercurio se convierte en problema para la salud a través de la *magnificación biológica*, el proceso mediante el cual las sustancias tóxicas se concentran en los animales que ocupan niveles tróficos superiores. La mayoría de las sustancias que experimentan magnificación biológica comparten dos propiedades. Primera: las sustancias que biomagnifican se almacenan en tejido vivo, en particular la grasa. (El mercurio también se almacena en músculo.) Segunda: ni animales ni descomponedores pueden descomponer con facilidad estas sustancias en materiales inofensivos: no son fácilmente *biodegradables*. El mercurio es un elemento, de modo que nunca puede descomponerse. Cuando el mercurio se adhiere a ciertos grupos funcionales orgánicos, se vuelve mucho más tóxico. Aunque las formas “organomercurio” pueden descomponerse, el proceso es muy lento.

La magnificación biológica ocurre porque la transferencia de energía entre niveles tróficos es ineficiente. Al comer grandes cantidades de productores que contienen niveles bajos de químicos tóxicos, y absorber y almacenar las toxinas en su cuerpo, un herbívoro acumula mayores concentraciones de las toxinas. Esta secuencia (comer, absorber y almacenar) continúa a través de los niveles tróficos. Tiburones, peces espada y macarelas son peces depredadores de vida larga que se alimentan en la parte superior de largas cadenas tróficas, de modo que tienen amplias oportunidades de acumular elevadas concentraciones de mercurio. En términos ecológicos, el consejo de la FDA es que las personas eviten comer en un nivel trófico superior.

Los compuestos orgánicos, incluidos varios pesticidas, también pueden acumularse en animales que ocupan niveles tróficos superiores. La magnificación biológica llamó la atención del público por primera vez en las décadas de 1950 y 1960, cuando biólogos de la vida silvestre atestiguaron un alarmante declive en las poblaciones de varias aves piscívoras como cormoranes, águilas pescadoras, pelícanos y águilas calvas. Dicha aves fueron envenenadas por un pesticida llamado DDT. Para controlar insectos, muchos ecosistemas acuáticos fueron rociados con bajas cantidades de DDT. Sin embargo, estas aves piscívoras contenían DDT en concentraciones un millón de veces mayor que la concentración en el agua (**FIG. E29-1**). Como resultado, las aves ponían huevos con cascarrón delgado que se rompía bajo el peso de los progenitores durante la incubación. Algunos otros pesticidas, y ciertas toxinas naturales

Concentración de DDT (partes por millón)



▲ **FIGURA E29-1 Magnificación biológica de DDT** Durante la época en la cual el DDT se usó mucho como insecticida, las concentraciones de DDT en un humedal en Long Island, Nueva York, aumentaron alrededor de un millón de veces conforme subían los niveles tróficos, desde niveles en extremo bajos en el agua hasta niveles tóxicos en las aves depredadoras. Con base en Woodwell, et al., *Science*, 1967.

producidas por bacterias y algas, también pueden concentrarse conforme se mueven arriba de la cadena trófica.

Por fortuna, hay buenas noticias. Las poblaciones de las aves piscívoras se han recuperado de manera significativa desde que en 1973 se prohibió en Estados Unidos el uso de DDT. Alrededor de 180 países acordaron prohibir o restringir la producción y uso de una docena de “contaminantes orgánicos persistentes”, incluidos el DDT y muchos otros pesticidas enormemente tóxicos. Y en 2011, la Agencia de Protección Ambiental estadounidense (EPA, por sus siglas en inglés) emitió nuevas reglas que requieren reducciones en las emisiones de muchas sustancias tóxicas de las plantas eléctricas, incluidos mercurio, arsénico, níquel y selenio, que deben beneficiar tanto a las personas como a los demás animales con los cuales comparten el planeta.

EVALÚA LO SIGUIENTE Mientras almuerzas con tu amiga Victoria, ella te confiesa que planea embarazarse este año. Tú observas que Victoria come un sándwich de atún, y recuerdas haber leído que las mujeres embarazadas deben limitar la ingesta de atún debido a preocupaciones por el mercurio. Cuando mencionas esto a Victoria, ella te pregunta si hay pescados que representan menos riesgo. Para responder la pregunta de Victoria, investiga los niveles de mercurio que usualmente se encuentran en: pez gato, salmón y atún de carne blanca. ¿Por qué diferentes especies pueden contener diferentes niveles de mercurio?

El ciclo hidrológico es impulsado por energía térmica solar, que evapora agua de océanos, lagos y corrientes. Cuando el vapor de agua se condensa en la atmósfera, el agua cae de vuelta a la Tierra como lluvia o nieve. Puesto que los océanos cubren casi 70% de la superficie de la Tierra, la mayor evaporación ocurre desde ellos y la mayoría de la precipitación cae de vuelta sobre ellos. Del agua que cae sobre tierra, parte es absorbida por las raíces de las plantas; mucha de esta agua regresa a la atmósfera por evaporación desde las hojas de las plantas. La mayoría del resto del agua que cae sobre tierra se evapora desde el suelo, lagos y corrientes; una porción corre colina abajo en ríos de vuelta a los océanos; una fracción minúscula se almacena en los cuerpos de los organismos vivos; y una parte entra a depósitos subterráneos naturales llamados **acuíferos**.

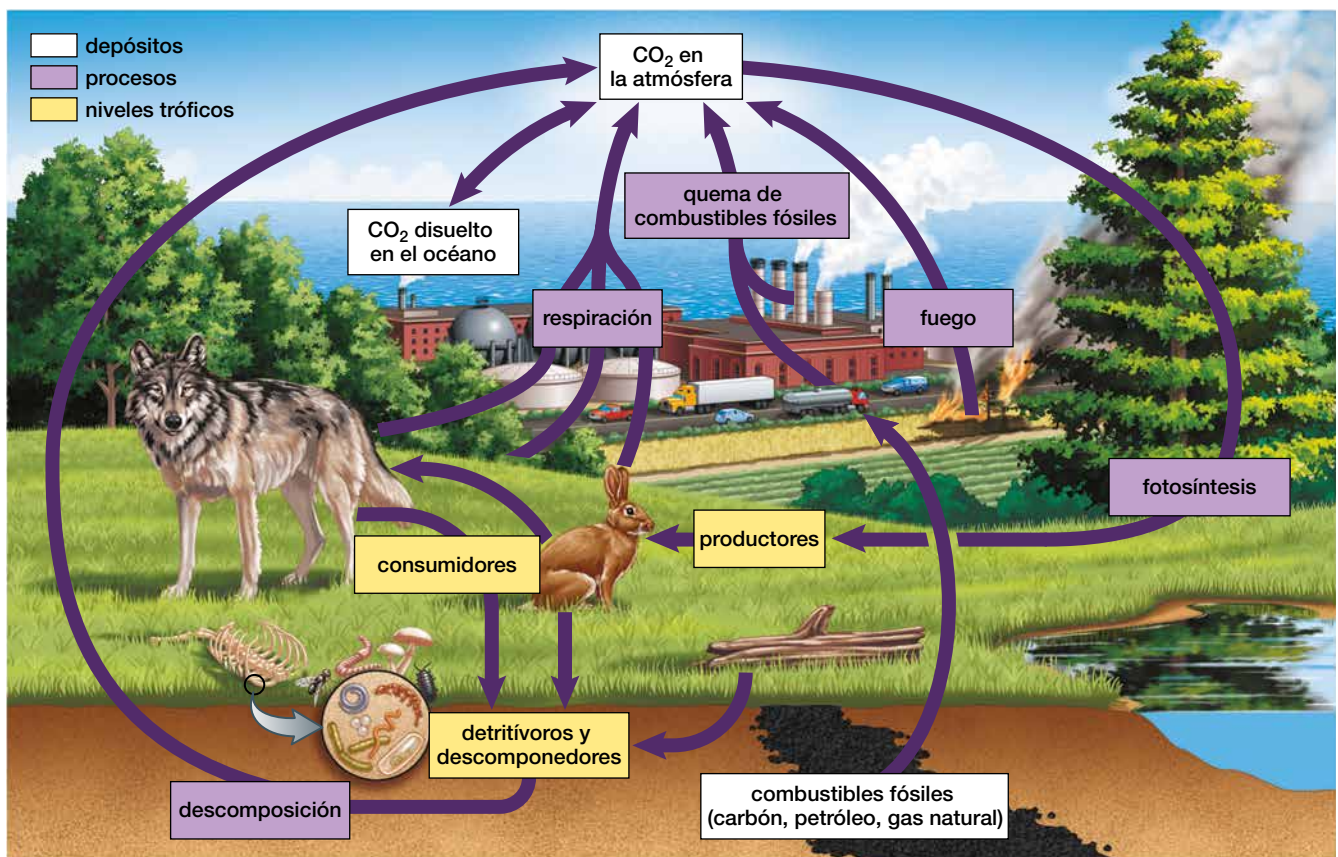
Los acuíferos están compuestos de arena, grava o roca permeable al agua, como arenisca, que está saturada con agua. Con frecuencia se explotan para suministrar agua para uso doméstico y para irrigar cultivos. El movimiento de agua desde la superficie hacia los acuíferos por lo general es lento. En muchas áreas del mundo (incluidas China, India, África del norte, California y las grandes planicies estadounidenses) el agua se bombea de los acuíferos más rápido de lo que se reabastecen. Si estos acuíferos se agotan, la escasez resultante de agua forzará cambios significativos en la agricultura. ¿Cómo se sabe que los acuíferos se están agotando? Desde luego, hay formas obvias, cuando los pozos se secan o se tiene que perforar más profundo para encontrar agua. Pero ahora los satélites pueden sondear almacenes de agua subterráneos, y mucho más, desde el espacio, como se explora en el “¿Cómo sabes eso? Monitorización de la salud de la Tierra” en la página 548.

El ciclo hidrológico es crucial para los ecosistemas terrestres porque proporciona el agua dulce necesaria para la vida terrestre. Conforme estudies los ciclos de nutrientes que siguen, ten en mente que los nutrientes en el suelo deben disolverse en agua del suelo para que las raíces de las plantas o las bacterias puedan absorberlos. Las hojas de las plantas sólo pueden absorber dióxido de carbono gaseoso después de que se disuelve en una pequeña capa de agua que recubre las células dentro de la hoja. Sin el ciclo hidrológico, los organismos terrestres desaparecerían rápidamente.

El ciclo del carbono tiene sus principales depósitos en la atmósfera y los océanos

Los átomos de carbono forman el armazón de todas las moléculas orgánicas. El **ciclo del carbono** (FIG. 29-7) es la ruta que sigue el carbono desde sus principales depósitos a corto plazo en la atmósfera y los océanos, a través de los productores y hacia los cuerpos de los consumidores, detritívoros y descomponedores, y luego de vuelta a sus depósitos. El carbono entra a una comunidad cuando los productores capturan dióxido de carbono (CO_2) durante la fotosíntesis. En tierra, los organismos fotosintéticos adquieren CO_2 de la atmósfera. Los productores acuáticos como el fitoplancton obtienen el CO_2 disuelto en el agua.

Los fotosintetizadores “fijan” carbono en moléculas biológicas como azúcares y proteínas (véase el Capítulo 7). Los productores regresan parte de este carbono a la atmósfera o al agua como CO_2 generado durante la respiración celular (véase el Capítulo 8), pero mucho del carbono permanece almacenado en las moléculas



▲ FIGURA 29-7 El ciclo del carbono

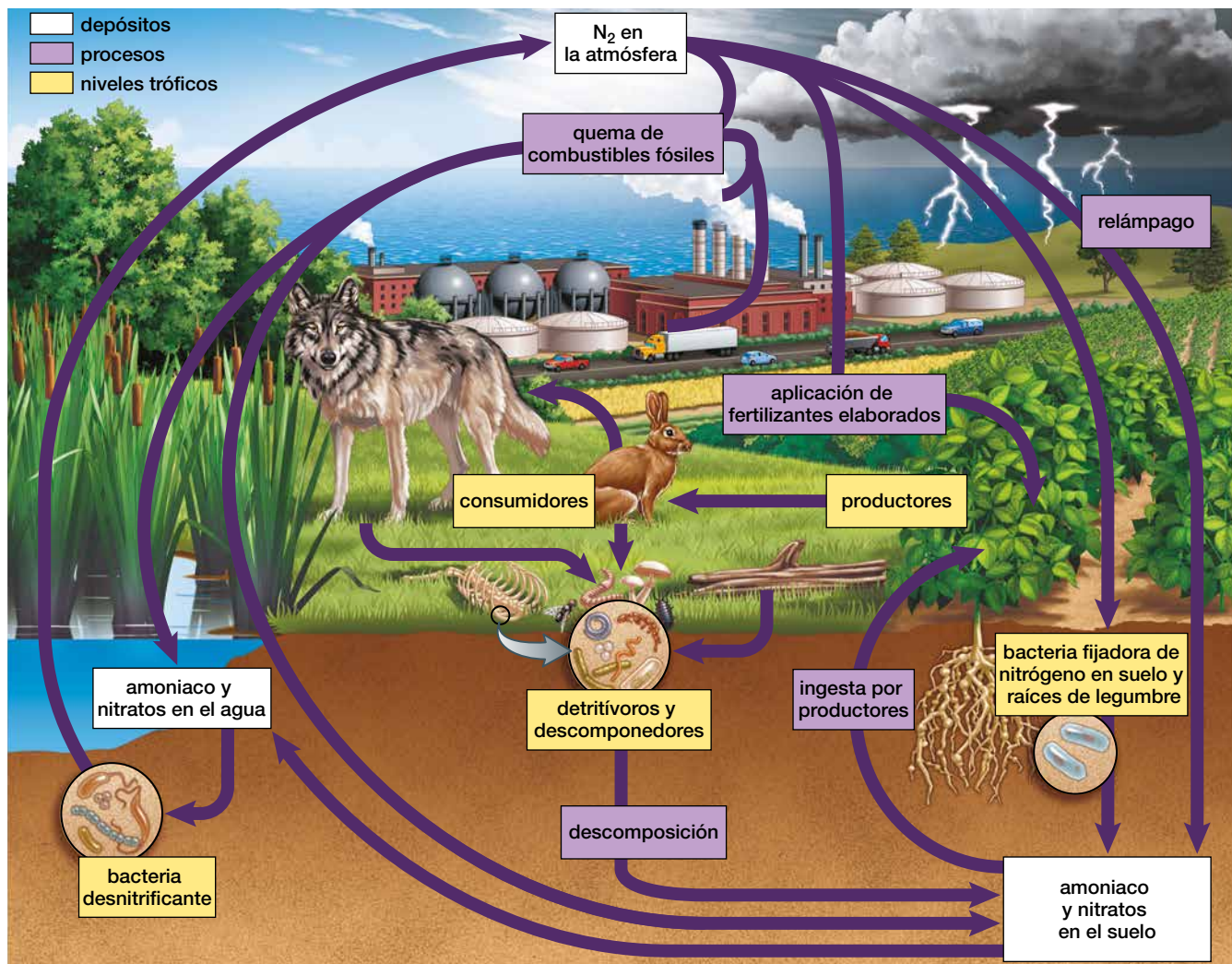
biológicas de sus cuerpos. Cuando los consumidores primarios comen productores, adquieren este carbono almacenado. Los consumidores primarios y los organismos en niveles tróficos superiores liberan CO_2 durante la respiración, excretan compuestos de carbono en sus heces y almacenan el resto del carbono en sus cuerpos. Cuando los organismos mueren, sus cuerpos son descompuestos por detritívoros y descomponedores, cuya respiración celular regresa CO_2 a la atmósfera y los océanos. Los procesos complementarios de ingesta por fotosíntesis y liberación por respiración celular continuamente reciclan carbono desde las porciones abióticas hacia las bióticas de los ecosistemas y de vuelta.

Sin embargo, parte del carbono se recicla mucho más lentamente. Gran parte del carbono de la Tierra está ligado en piedra caliza, que se forma con carbonato de calcio (CaCO_3) depositado en el lecho marino en las conchas de fitoplancton prehistórico. El movimiento del carbono desde esta fuente hasta la atmósfera y de regreso tarda millones de años. Los **combustibles fósiles**, que incluyen carbón, petróleo y gas natural, también son depósitos de

carbono de largo plazo. Estas sustancias se produjeron a partir de los restos de organismos prehistóricos enterrados profundo en el subsuelo y sujetos a altas temperaturas y presiones. Además del carbono, la energía de la luz solar prehistórica (originalmente capturada por organismos fotosintéticos) está atrapada en estos depósitos, en los enlaces químicos de compuestos de carbono. Cuando los seres humanos queman combustibles fósiles para usar esta energía almacenada, se libera CO_2 en la atmósfera, con consecuencias potencialmente serias, como se describe en la Sección 29.4.

El ciclo del nitrógeno tiene su principal depósito en la atmósfera

El nitrógeno es un componente crucial de proteínas, muchas vitaminas, nucleótidos (como el ATP) y ácidos nucleicos (como el ADN). El **ciclo del nitrógeno** (FIG. 29-8) es la ruta que sigue el nitrógeno desde su depósito principal, el nitrógeno gaseoso (N_2) en la atmósfera, hasta depósitos mucho más pequeños de



▲ FIGURA 29-8 El ciclo del nitrógeno

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Qué incentivos hacen que los seres humanos capturen nitrógeno del aire y lo bombeen en el ciclo del nitrógeno? ¿Cuáles son algunas consecuencias del aumento humano del ciclo del nitrógeno?

amoniaco y nitrato en el suelo y el agua, a través de los productores, consumidores, detritívoros, y luego de vuelta hacia sus depósitos.

La atmósfera contiene alrededor de 78% de gas nitrógeno, pero las plantas y la mayoría de otros productores no pueden usar el nitrógeno de esta forma: requieren o amoniaco (NH_3) o nitrato (NO_3^-). Algunos tipos de bacterias que viven en suelo o agua pueden convertir N_2 en amoniaco en un proceso llamado **fijación de nitrógeno**. Algunas bacterias que fijan nitrógeno entran en una relación mutuamente benéfica con ciertas plantas, llamadas *legumbres*, en las cuales las bacterias viven en abultamientos en las raíces de las plantas. Legumbres como alfalfa, soja, trébol y guisantes se plantan extensamente en las granjas, en parte porque liberan el amoniaco en exceso producido por las bacterias, lo que fertiliza el suelo. Otras bacterias en el suelo y el agua convierten el amoniaco en nitrato. Una pequeña cantidad de nitratos también se produce durante tormentas eléctricas, cuando la energía de los relámpagos combina los gases nitrógeno y oxígeno para formar compuestos de óxido de nitrógeno. Estos óxidos de nitrógeno caen al suelo disueltos en la lluvia y con el tiempo se convierten en nitrato.

Los productores absorben amoniaco y nitrato e incorporan el nitrógeno en moléculas biológicas como proteínas y ácidos nucleicos. El nitrógeno pasa a través de niveles tróficos sucesivamente superiores conforme los consumidores primarios comen productores y ellos mismos son comidos. En cada nivel trófico, los cuerpos y desechos se descomponen por la actuación de los descomponedores, que liberan amoniaco de vuelta en el suelo y el agua. El ciclo del nitrógeno se completa mediante **bacterias desnitrificantes**. Dichas residentes del suelo húmedo, pantanos y estuarios descomponen el nitrato y liberan gas nitrógeno de vuelta a la atmósfera (véase la Fig. 29-8).

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

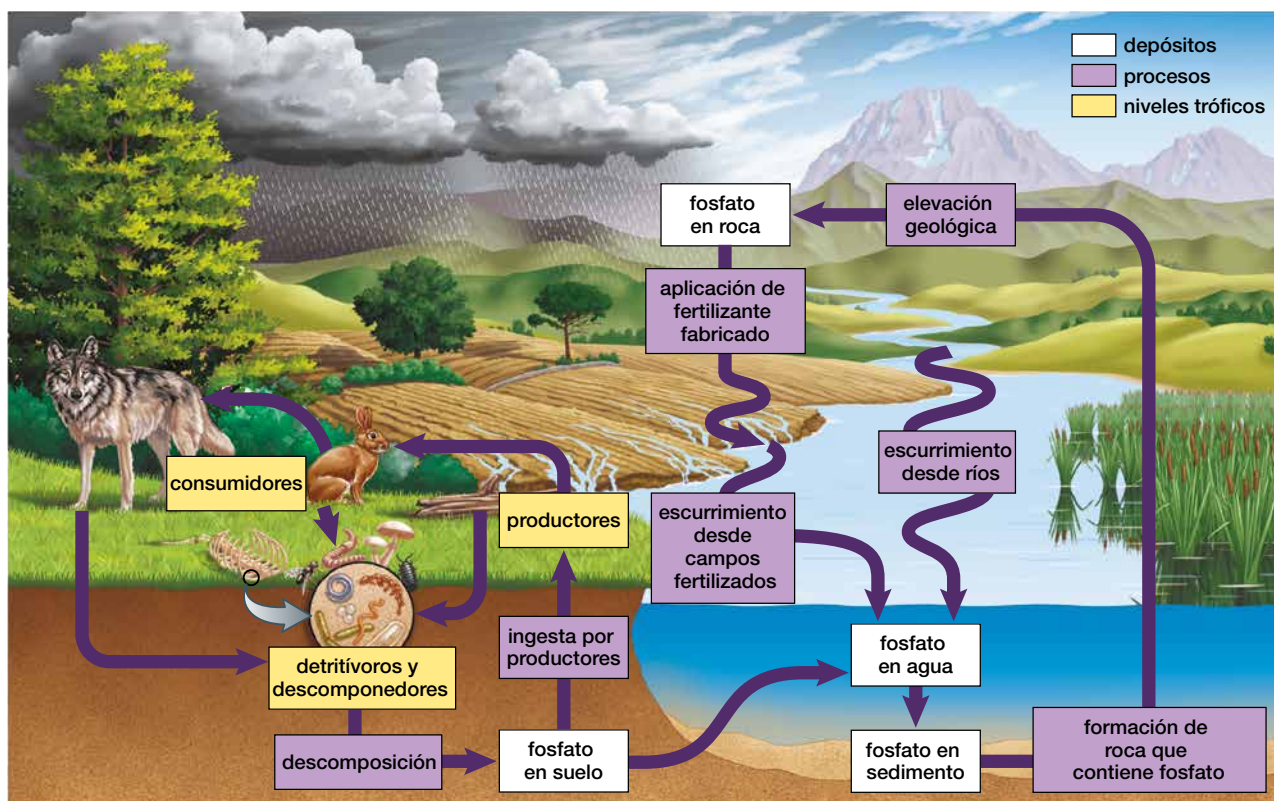
Peces moribundos alimentan un ecosistema

Bacterias fijadoras de nitrógeno ingieren nitrógeno atmosférico disuelto en las aguas oceánicas y producen amoniaco, cuya mayor parte es asimilada por plancton fotosintético. Desde el fitoplancton, el nitrógeno sube por los niveles tróficos, y parte de él entra a los cuerpos de los salmones. Como verás en el Estudio de caso: Otro vistazo, el salmón lleva nitrógeno a los ecosistemas terrestres de la costa de Alaska.

Las personas manipulan de forma significativa el ciclo del nitrógeno, tanto de manera deliberada como de forma no intencional. Como se apuntó antes, los granjeros plantan legumbres para fertilizar sus campos. Las fábricas de fertilizantes combinan N_2 de la atmósfera con el hidrógeno generado a partir del gas natural, lo que produce amoniaco, que después con frecuencia se convierte en nitrato o urea (un compuesto nitrogenado orgánico) para fertilizante. Además, el calor producido por la quema de combustibles fósiles combina N_2 y O_2 atmosféricos, lo que genera óxidos de nitrógeno que forman nitratos. Estas actividades humanas ahora dominan el ciclo del nitrógeno.

El ciclo del fósforo tiene su principal depósito en las rocas

El fósforo se encuentra en moléculas biológicas como ácidos nucleicos y los fosfolípidos de las membranas celulares. También es un componente principal de los dientes y huesos de los vertebrados. El **ciclo del fósforo** (FIG. 29-9) es la ruta que toma



▲ FIGURA 29-9 El ciclo del fósforo

el fósforo desde su depósito principal en rocas hacia depósitos mucho más pequeños en el suelo y el agua, a través de los organismos vivos, y luego de vuelta a sus depósitos.

A lo largo de su ciclo, casi todo el fósforo se enlaza a oxígeno, y forma fosfato (PO_4^{3-}). No hay forma gaseosa del fosfato, de modo que no hay depósito atmosférico en el ciclo del fósforo. Conforme las rocas ricas en fosfato se exponen mediante procesos geológicos, parte del fosfato se disuelve por la lluvia y el agua que fluye, lo que lo lleva al suelo, lagos y el océano, y forma los depósitos más pequeños de fósforo que están disponibles para las comunidades ecológicas. El fosfato disuelto es absorbido con facilidad por los consumidores, que lo incorporan en moléculas biológicas que contienen fosfato. A partir de los productores, el fosfato pasa a través de las redes tróficas; en cada nivel, el fosfato en exceso se excreta. A final de cuentas, los detritívoros y descomponedores regresan el fosfato al suelo y el agua, donde entonces los productores pueden reabsorberlo o puede regresar a sedimentos y con el tiempo volver a formarse en roca. La producción humana de fertilizadores fosfatados ahora domina el ciclo del fósforo: los seres humanos extraen alrededor de dos a ocho veces más fosfato de las rocas del que se produjo mediante procesos naturales en tiempos prehistóricos.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar por qué los nutrientes se reciclan dentro y entre los ecosistemas?
- describir los ciclos hidrológico, del nitrógeno, del carbono y del fósforo?

29.4 ¿QUÉ OCURRE CUANDO LOS SERES HUMANOS PERTURBAN LOS CICLOS DE NUTRIENTES?

Los seres humanos primitivos, con poblaciones pequeñas y tecnología limitada, tenían relativamente poco impacto sobre los ciclos de nutrientes. Sin embargo, conforme la población humana creció y se desarrollaron nuevas tecnologías, las personas comenzaron a alterar de manera significativa muchos ciclos de nutrientes. En la actualidad, el uso humano de combustibles fósiles y fertilizantes químicos perturba los ciclos globales de nutrientes de nitrógeno, fósforo, azufre y carbono.

La sobrecarga de los ciclos del nitrógeno y el fósforo dañan los ecosistemas acuáticos

Cada año se aplican a los campos agrícolas fertilizantes que contienen alrededor de 45 millones de toneladas de fosfato y 115 millones de toneladas de nitrógeno (como amoníaco, nitrato y urea) para ayudar a satisfacer las demandas agrícolas de una creciente población humana. Cuando el agua corre sobre la tierra por lluvia o irrigación, disuelve y se lleva parte del nitrógeno y el fosfato. Conforme el agua drena hacia lagos, ríos y a final de cuentas al océano, dichos nutrientes pueden estimular en exceso el crecimiento de fitoplancton. La resultante *proliferación de algas nocivas* puede convertir el agua clara en una sopa verdosa opaca. Conforme el fitoplancton muere, sus cuerpos se hunden hacia aguas más profundas, donde proporcionan un festín para las bacterias descomponedoras. La respiración celular de dichas bacterias agota la mayor parte del oxígeno disuelto en el agua, lo que crea algo que con frecuencia se conoce como zona muerta. Privados de oxígeno,



▲ **FIGURA 29-10 Proliferación de algas nocivas** Los nutrientes, en especial nitrato y fosfato, corren de las tierras de cultivo en el medio oeste y se mueven por el río Mississippi, que fluye desde la parte superior izquierda hacia el centro de la imagen, donde termina en el delta del Mississippi. Cuando estos nutrientes entran al Golfo, fertilizan un crecimiento explosivo de algas, visible en esta fotografía satelital como difusos remolinos verdes cerca de la costa.

los invertebrados acuáticos y peces o dejan el área o mueren y se descomponen (lo que empeora el problema).

Cada verano, una enorme zona muerta ocurre en el Golfo de México en la costa de Louisiana. En primavera, enormes cantidades de nitratos y fosfatos corren desde los campos agrícolas fertilizados hacia las corrientes que fluyen hacia el río Mississippi. Después el Mississippi vierte los fertilizantes en el Golfo de México. En verano, cuando la luz solar se intensifica y el Golfo se calienta, los fertilizantes crean una proliferación de algas (**FIG. 29-10**), que pronto produce una zona muerta. Los huracanes y las tormentas tropicales rompen la zona muerta cada otoño, pero la zona reaparece al verano siguiente. La zona muerta de verano en el Golfo de México ahora cubre de 13 mil a 20 mil kilómetros cuadrados, un área aproximadamente del tamaño de Connecticut. A nivel mundial, las zonas muertas aumentan tanto en tamaño como en número conforme se intensifican las actividades agrícolas.

La sobrecarga de los ciclos del azufre y del nitrógeno causa deposición ácida

Los procesos naturales colocan en la atmósfera óxidos de nitrógeno y óxidos de azufre. Los incendios y relámpagos producen varios tipos de óxidos de nitrógeno, incluido nitrato; los volcanes, manantiales termales y descomponedores liberan dióxido de azufre (SO_2). Sin embargo, la quema de combustibles fósiles ahora produce la mayor parte de los óxidos de nitrógeno y azufre que entran a la atmósfera. Cuando se combinan con vapor de agua en la atmósfera, los óxidos de nitrógeno y el dióxido de azufre se convierten en ácido nítrico y ácido sulfúrico. Días después, y con frecuencia a miles de kilómetros de distancia, estos ácidos caen a la Tierra en forma de lluvia o nieve. Esta **deposición ácida** se reconoció por primera vez en New Hampshire, donde una muestra de lluvia recolectada en 1963 tenía un pH de 3.7, casi igual al jugo de naranja, y de 20 a 200 veces más ácida que la lluvia sin contaminar, que por lo general tiene un pH entre 5 y 6.



▲ **FIGURA 29-11** La deposición ácida es corrosiva. Estos ornamentos idénticos en un edificio de Brooklyn, Nueva York, muestran los efectos de la deposición ácida. A la izquierda, la decoración se restauró a su estado original; a la derecha, una decoración sin restaurar se erosionó casi por completo.

La deposición ácida daña bosques, pueden dejar sin vida los lagos, e incluso devora edificios y estatuas (**FIG. 29-11**). La deposición ácida es más dañina para los ecosistemas donde los suelos tienen poca capacidad de amortiguamiento para neutralizar ácidos, como gran parte de Nueva Inglaterra, los estados del Atlántico medio, el medio oeste superior, las montañas occidentales y Florida. La parte norte de los estados de Nueva York y Nueva Inglaterra son doblemente vulnerables, porque los vientos del oeste prevalecientes que barren a través de Estados Unidos llevan sulfatos y nitratos desde las plantas eléctricas que queman carbón en el medio oeste, directo sobre estos estados.

La deposición ácida aumenta la exposición de los organismos a metales tóxicos, como aluminio, mercurio, plomo y cadmio, que son mucho más solubles en agua ácida que en agua con pH neutro. El aluminio disuelto en el suelo, por ejemplo, inhibe el crecimiento vegetal; cuando corre hacia los lagos, mata peces.

Las plantas que crecen en suelo acidificado con frecuencia se vuelven débiles y vulnerables a infecciones y daño por parte de insectos. Calcio y magnesio, que son nutrientes esenciales para las plantas, son extraídos del suelo por la precipitación ácida. Los arces azucareros en el noreste estadounidense, que con frecuencia se encuentran en suelos que ya son bajos en calcio, han declinado como resultado. La lluvia ácida daña directamente a algunas de las coníferas como píceas y abetos. Durante los pasados 40 años ha muerto casi la mitad de las píceas rojas y un tercio de los arces azucareros en las montañas Green de Vermont (**FIG. 29-12**).

Desde 1990, regulaciones gubernamentales han resultado en reducciones sustanciales en las emisiones tanto de dióxido de azufre como de óxidos de nitrógeno de las plantas eléctricas estadounidenses: las emisiones de dióxido de azufre han bajado alrededor de 40%, y los niveles de óxido de nitrógeno se han reducido en más de 50%. La calidad del aire ha mejorado y la lluvia se ha vuelto menos ácida, aunque grandes áreas del noreste de Estados Unidos todavía reciben lluvia con un pH por abajo de 5.0.

Los ecosistemas dañados se recuperan con lentitud. Si se eliminara la deposición ácida, con el tiempo los lagos en las partes norte de Nueva York y Nueva Inglaterra regresarían a su pH



▲ **FIGURA 29-12** La deposición ácida puede destruir bosques. En el Camel's Hump de Vermont, casi todos los árboles maduros están muertos y desnudos. Desde la década de 1990, la disminución en emisiones de azufre y nitrógeno de las plantas eléctricas ha reducido la lluvia ácida en Nueva Inglaterra, y árboles jóvenes comienzan a recolonizar el bosque.

normal. La mayoría de la vida acuática debería recuperarse entonces en 3 a 10 años, dependiendo de la especie, aunque los lagos podrían necesitar reabastecerse con peces. Por lo general los bosques tardan más tiempo en recuperarse, porque el ciclo de vida de los árboles es muy largo y porque la química del suelo cambia lentamente. Sin embargo, la picea roja está regresando más rápido que lo esperado. En algunas ubicaciones, las píceas rojas crecen más rápido que en cualquier época en los dos siglos anteriores, aunque nadie está seguro por qué esto es así.

Interferir con el ciclo del carbono cambia el clima de la Tierra

El depósito de dióxido de carbono en la atmósfera no sólo proporciona a los productores el material de partida para la fotosíntesis, también afecta de manera significativa el clima de la Tierra. Para entender por qué, comienza con el destino de la luz solar que

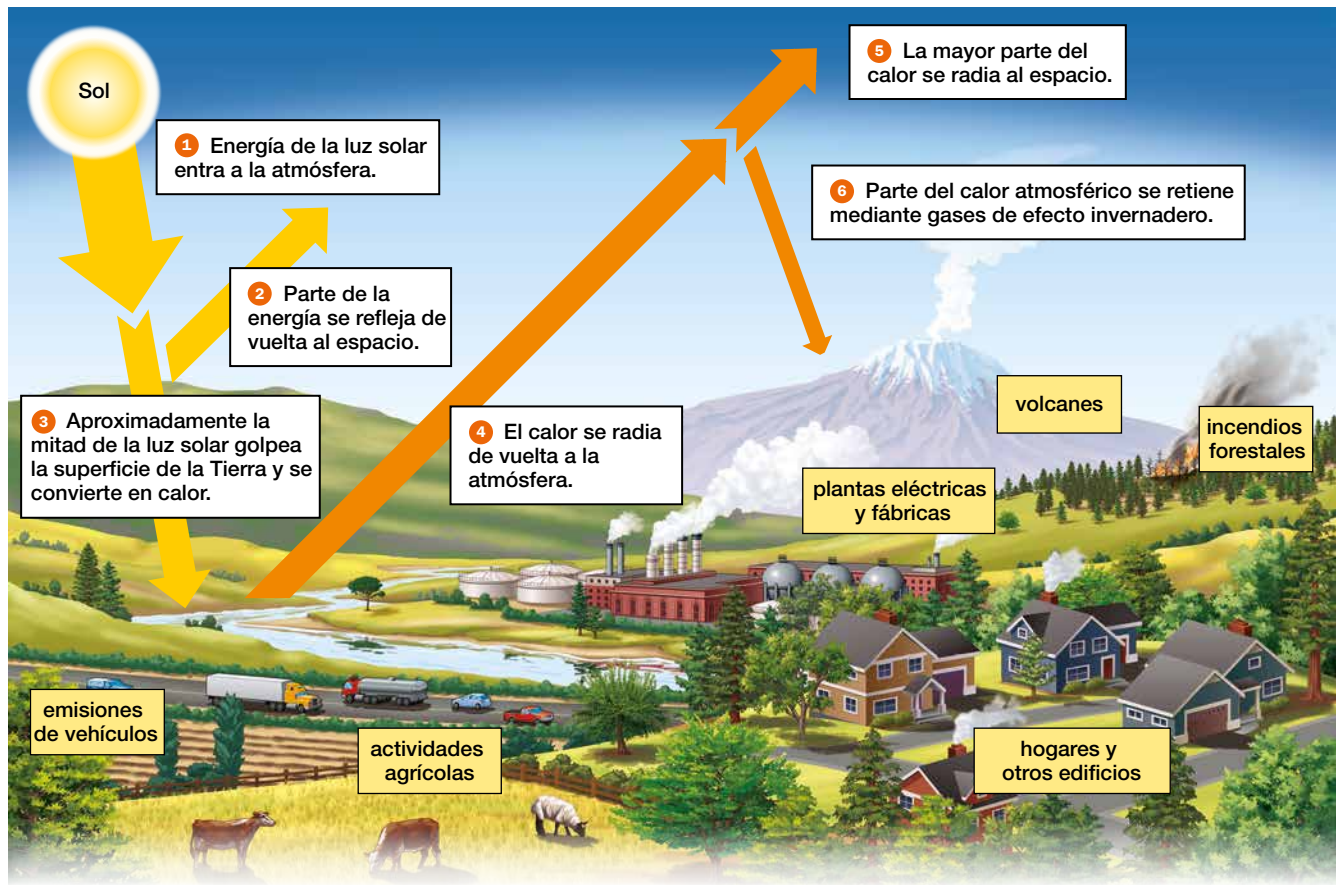
¿TE HAS PREGUNTADO ...

una medida del impacto que las actividades humanas tienen sobre el clima con base en la cantidad de gases de efecto invernadero que emiten. La huella de carbono personal proporciona el sentido de los impactos individuales. Por ejemplo, cada litro de gasolina quemado libera alrededor de 3 kg de CO₂ al aire. De este modo, si tu automóvil obtiene 10 kilómetros por litro, entonces cada kilómetro que conduzcas agregará alrededor de 300 g de CO₂ a la atmósfera.

Los sitios Web de la Agencia de Protección Ambiental de Estados Unidos, así como los de varias organizaciones ambientales, proporcionan calculadoras en línea de huellas de carbono. Algunas calculadoras evalúan cómo tus elecciones diarias afectan las emisiones de carbono al plantearte preguntas como: ¿qué tipos de alimentos comes? ¿Cuán eficiente en combustible es tu automóvil? ¿Qué tan bien aislada está tu casa y a qué temperatura está establecido tu termostato?

Cada persona afecta la Tierra a través de las elecciones que realiza. Una huella de carbono es

qué tan grande es tu huella de carbono?



▲ **FIGURA 29-13 El efecto invernadero** La luz solar entrante calienta la superficie de la Tierra y se radia de vuelta a la atmósfera. Los gases de efecto invernadero, liberados por procesos naturales y aumentados de manera sustancial por las actividades humanas (ambos mostrados con rectángulos amarillos), absorben cantidades crecientes de este calor, lo que eleva las temperaturas globales.

entra a la atmósfera de la Tierra (**FIG. 29-13**). Parte de la energía proveniente de la luz solar ① se refleja de vuelta al espacio en la atmósfera y en la superficie de la Tierra, en especial por las áreas cubiertas con nieve o hielo ②. Alrededor de la mitad de la luz solar golpea superficies relativamente oscuras (tierra, vegetación y agua abierta) y se convierte en calor ③ que se radia a la atmósfera ④. La mayor parte de este calor continúa hacia el espacio ⑤, pero vapor de agua, CO_2 y muchos otros **gases de efecto invernadero** atrapan parte del calor en la atmósfera ⑥. Este proceso natural se llama **efecto invernadero**, y mantiene la atmósfera relativamente caliente. Sin el efecto invernadero natural, la temperatura promedio de la superficie de la Tierra estaría muy por abajo de la congelación, y tal vez la Tierra no tendría vida.

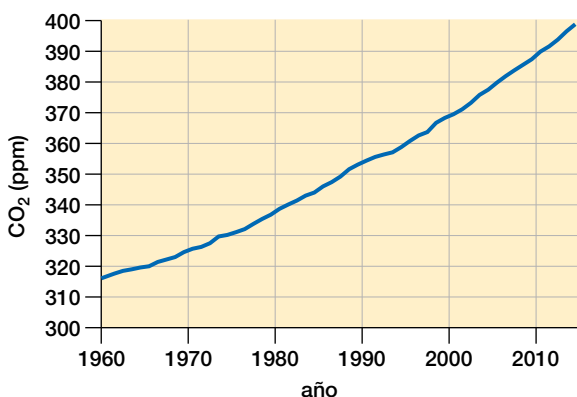
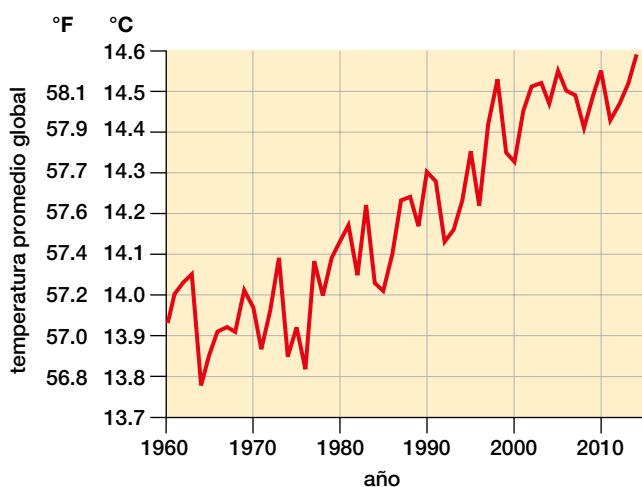
La liberación de gases de efecto invernadero por las actividades humanas aumenta el efecto invernadero. Para que la temperatura de la Tierra permanezca constante, la cantidad total de energía que entra y sale de la atmósfera de la Tierra debe ser igual. Cuando aumentan las concentraciones atmosféricas de los gases de efecto invernadero, se retiene más calor del que se radia al espacio, lo que hace que la Tierra se caliente. Desde que comenzó en serio la quema de combustibles fósiles, hace alrededor de 150 años, durante la Revolución Industrial, los gases de efecto invernadero, en particular CO_2 , han aumentado. Otros gases de efecto invernadero también han aumentado, incluidos metano (CH_4) y óxido nitroso (N_2O). Sin embargo, en el momento actual, el CO_2 representa con mucho la mayor aportación del efecto invernadero causada por los seres humanos.

La quema de combustibles fósiles produce cambio climático

Las actividades humanas liberan entre 35 y 40 mil millones de toneladas de CO_2 a la atmósfera cada año. La quema de combustibles fósiles representa de 80 a 85% del CO_2 . Una segunda fuente de CO_2 agregado es la **deforestación**, que destruye decenas de millones de hectáreas de bosque al año y representa entre 10 y 15% de las emisiones de CO_2 de la humanidad. La deforestación ocurre sobre todo en los trópicos, donde los bosques lluviosos se talan para convertirlos en tierra de cultivo y de pastoreo. El carbono almacenado en los árboles regresa a la atmósfera cuando se cortan y queman. Una tercera fuente de CO_2 , aunque menor, es la actividad volcánica. El U.S. Geological Survey estima que menos de 1% del CO_2 que entra a la atmósfera proviene de los volcanes, comparado con las actividades humanas.

Los océanos y las plantas terrestres absorben alrededor de la mitad del CO_2 liberado cada año; el resto permanece en la atmósfera. Desde 1850, el contenido de CO_2 de la atmósfera ha aumentado en más de 40% [de 280 partes por millón (ppm) a 400 ppm en 2014] y crece en alrededor de 2 ppm al año (**FIG. 29-14a**). El CO_2 atmosférico ahora es más alto que en cualquier época durante los pasados 800 mil años.

Un gran y creciente cuerpo de evidencia indica que la liberación humana de CO_2 y otros gases de efecto invernadero amplificó el efecto invernadero natural, lo que altera el clima global. Las temperaturas del aire en la superficie de la Tierra, registradas

(a) CO₂ atmosférico

(b) Temperatura superficial global

▲ **FIGURA 29-14 El aumento de temperatura global es paralelo al aumento de CO₂ atmosférico** (a) Concentraciones anuales promedio de CO₂ en partes por millón, medidas a 3396 metros sobre el nivel del mar, en Mauna Loa, Hawái. (b) Aunque las temperaturas promedio globales fluctúan de manera considerable de un año a otro, hay una clara tendencia a la alza con el tiempo. Datos de ambas gráficas tomados de National Oceanic and Atmospheric Administration.

PENSAMIENTO CRÍTICO Si las personas dejan de emitir CO₂ el próximo año, ¿crees que la temperatura global comenzaría a declinar de inmediato? ¿Por qué sí o por qué no?

en miles de sitios en tierra y mar, muestran que la Tierra se ha calentado en alrededor de 0.8 °C desde finales del siglo XIX, incluido un aumento de 0.6 °C justo desde la década de 1970 (FIG. 29-14b). Excepto 1 de los 15 años más calurosos en el registro ocurrieron desde 2000.

La enormemente reportada “pausa” en el aumento de temperaturas desde más o menos 1998 (véase la Fig. 29-14b) es desconcertante. Algunos investigadores plantean la hipótesis de que la pausa fue provocada por más calor que se almacenó en los océanos en lugar de por la atmósfera durante este periodo. Por otra parte, un estudio de mediados de 2015 sugirió que el calentamiento en realidad no ha frenado, y que el aparente hiato puede ser un artificio de métodos de registro de temperatura no

actualizados, en particular en los océanos, y datos insuficientes del Ártico, que se calienta más rápido que el resto del planeta. Si este estudio es correcto, la atmósfera de la Tierra es un poco más caliente de lo que los climatólogos supusieron antes. Sin embargo, las pausas sí ocurren, como la ocurrida desde más o menos 1960 hasta 1978, que después fue seguida por un rápido calentamiento entre 1980 y 1998.

Al impacto global del aumento en los gases de efecto invernadero por lo general se le llama **cambio climático**, lo que refleja el hecho de que los gases de efecto invernadero y el resultante calentamiento global tienen muchos efectos sobre el clima y sobre los ecosistemas de la Tierra. Aunque un aumento de 0.8 °C puede no parecer mucho, el calentamiento climático ya provocó cambios extensos. Por ejemplo, los glaciares están retrocediendo a nivel mundial: alrededor de 90% de los glaciares montañosos del mundo se están encogiendo, y parece ser que la tendencia se acelera (FIG. 29-15). El Glacier National Park, Montana, llamado así por su espectacular abundancia de glaciares, tenía 150 glaciares en 1910; ahora, sólo permanecen 25, y éstos son significativamente más pequeños de lo que eran en el pasado reciente. Durante los últimos 30 años, la capa de hielo ártico se ha vuelto casi 50% más delgada y 35% más pequeña en área. En el continente de Antártica, aunque algunas capas de hielo se



(a) Glaciar Muir, 1941



(b) Glaciar Muir, 2004

▲ **FIGURA 29-15 Los glaciares se derriten** Fotografías tomadas desde el mismo punto de vista en (a) 1941 y (b) 2004 documentan el retroceso del glaciar Muir en Glacier Bay National Park, Alaska.

¿CÓMO SABES ESO?

Monitorización de la salud de la Tierra

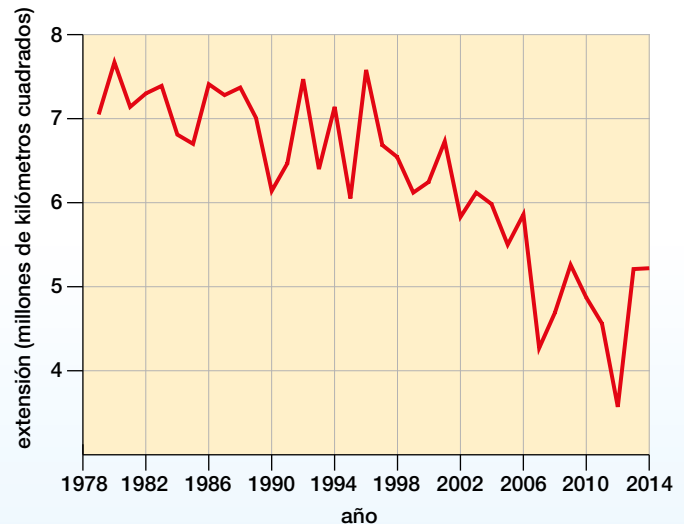
Las concentraciones de dióxido de carbono en la atmósfera están en aumento; la Tierra se vuelve más caliente; los océanos se acidifican; los glaciares retroceden; el hielo del océano Ártico disminuye. Podrías preguntarte: ¿cómo se sabe todo esto?

Estimar algunas condiciones sobre la Tierra es bastante directo. Por ejemplo, el CO₂ atmosférico se mide en cientos de estaciones en docenas de países, incluido Mauna Loa en Hawái (véase la Fig. 29-14a). Las estimaciones de las concentraciones del CO₂ en el pasado distante se obtienen al analizar burbujas de gas atrapadas en hielo antártico antiguo.

En algunos lugares de la Tierra, las personas comenzaron a conservar registros de temperatura precisos hace más de un siglo. Ahora, las temperaturas del aire se miden en alrededor de 1500 lugares, tanto en tierra como en el mar, todos los días. Métodos computacionales complejos compensan la distribución desigual de las estaciones climatológicas (más en Inglaterra que en Ártico o el desierto del Sahara) y producen temperaturas promedio globales. Las temperaturas antiguas pueden estimarse mediante “representantes naturales”: fenómenos naturales que varían con la temperatura y dejan registros de larga duración. Por ejemplo, isótopos de oxígeno en aire atrapado en burbujas dentro de hielo varían con la temperatura del aire en el momento en que se formaron las burbujas. Los núcleos de hielo recolectados de glaciares en Antártica o Groenlandia pueden usarse, por tanto, para estimar “paleotemperaturas”. Mediciones químicas de corales y conchas de moluscos, e incluso algunos tipos de sedimentos y fósiles, también proporcionan estimaciones de paleotemperaturas.

Sin embargo, algunas mediciones del ambiente de la Tierra no habrían sido posibles incluso hace 20 o 40 años. Muchas involucran datos recolectados por satélites. Por ejemplo, la medición de áreas boscosas es una simple cuestión, aunque tediosa, de examinar cuidadosamente fotografías satelitales. Otras mediciones son mucho más complejas. Estimaciones precisas del hielo oceánico Ártico comenzaron en 1979, con el lanzamiento de satélites que miden la radiación de microondas emitida desde la superficie de la Tierra. El hielo emite

más radiación de microondas que el agua líquida, de modo que los satélites pueden distinguir con facilidad las dos. Los datos de satélite muestran que la extensión del hielo Ártico ha declinado aproximadamente 13% por década desde 1979 (FIG. E29-2). Muchas otras características de la Tierra tienen “firmas de longitudes de ondas” distintivas que pueden detectar los satélites, desde el dióxido de azufre emitido por las plantas eléctricas hasta la clorofila en los océanos (FIG. E29-3).



▲ **FIGURA E29-2 Cambios en el hielo ártico** Las mediciones satelitales del hielo del océano Ártico comenzaron en 1979. Hacia 2014, el área cubierta por el hielo al final del verano (septiembre) declinó en más de un tercio.

encogen mientras que otras se expanden, el volumen total de hielo ha disminuido de forma dramática en años recientes (consulta el “¿Cómo sabes eso? Monitorización de la salud de la Tierra”). Los océanos se están calentando, lo que hace que sus aguas se expandan y ocupen más volumen. Esta expansión, junto con el agua que fluye hacia los océanos desde los glaciares y las capas de hielo que se funden, hará que suban los niveles del mar.

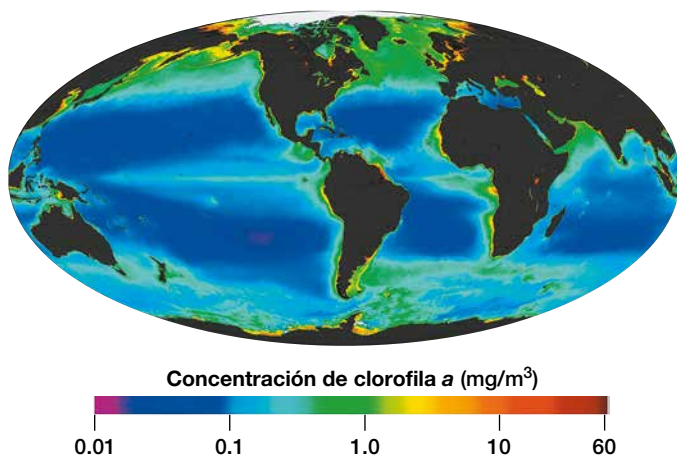
El cambio climático continuo perturbará los ecosistemas y pondrá en peligro de extinción a muchas especies

¿Qué depara el futuro? Los climatólogos predicen que una atmósfera calurosa provocará tormentas más severas, incluidos huracanes más fuertes; mayor cantidad de lluvia o nieve en tormentas individuales (un fenómeno que ya se observó en el noreste de Estados Unidos durante el pasado medio siglo), y sequías más frecuentes, severas y prolongadas. El aumento de CO₂ también

volverá más ácidos los océanos, lo que perturba muchos procesos naturales, incluida la capacidad de muchos animales marinos, como caracoles y corales, para elaborar sus conchas y esqueletos.

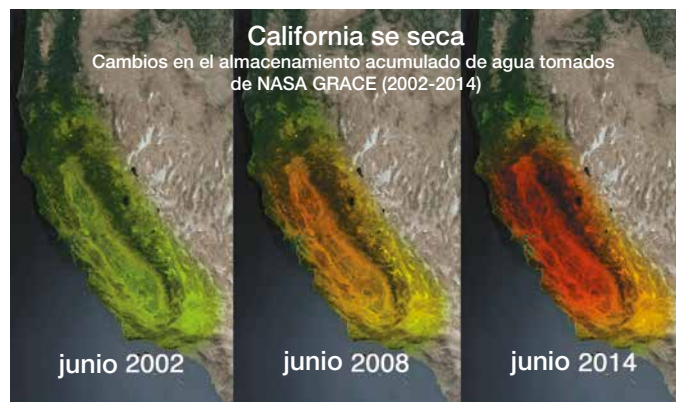
Las predicciones de cambio climático continuo se basan sobre avanzados modelos computacionales desarrollados y corridos de manera independiente por climatólogos alrededor del mundo. Conforme los modelos siguen mejorando, relacionan el clima pasado con precisión creciente, lo que proporciona mayor confianza en sus predicciones para el futuro. Los modelos también proporcionan evidencia de que las causas naturales, como los cambios en las emisiones del Sol, no pueden explicar el calentamiento reciente. Los modelos coinciden con los datos sólo cuando en los cálculos se incluyen las emisiones humanas de gases de efecto invernadero.

El Panel Intergubernamental acerca de Cambio Climático (IPCC, por sus siglas en inglés) es un consorcio de cientos de climatólogos y otros expertos de 130 naciones que trabajan en conjunto para abordar el cambio climático. En su reporte de 2014, el IPCC predijo que incluso bajo el mejor escenario, en



▲ **FIGURA E29-3 Clorofila oceánica** Las mediciones satelitales de clorofila muestran cuáles áreas del océano tienen mayor cantidad de fitoplancton. Morado/azul representa bajas concentraciones de clorofila; verde/amarillo, cantidades intermedias, y anaranjado/rojo, las mayores concentraciones.

Tal vez las mediciones más sorprendentes provienen de los satélites GRACE (Gravity Recovery and Climate Experiment: Experimento de Clima y Recuperación de Gravedad) de la NASA. La rapidez de órbita de un satélite está determinada, en parte, por la fuerza de gravedad que se ejerce sobre él. El agua y el hielo son pesados. Grandes volúmenes de hielo en tierra aumentan la gravedad local, y atraen aunque sea ligeramente a los satélites, que entonces miden el tirón gravitacional adicional. GRACE descubrió que las capas de hielo terrestres en Antártica y Groenlandia declinaron de forma dramática durante las pasadas décadas. Antártica está perdiendo alrededor de 150 mil millones de toneladas de hielo al año; Groenlandia pierde alrededor de 260 mil millones de toneladas. GRACE incluso puede medir el agua subterránea: la combinación de sequía prolongada y agua subterránea bombeada para agricultura en el Valle Central de California agotó enormemente los acuíferos que estaban bajo el Valle (**FIG. E29-4**).



▲ **FIGURA E29-4 Cambios en la gravedad muestran el agotamiento del agua en los acuíferos de California** Los acuíferos subterráneos en el Valle Central de California pierden alrededor de 4 billones de galones de agua cada año. La transición de verde a rojo en estas imágenes con falso color muestran la pérdida de agua entre 2002 y 2014.

PENSAMIENTO CRÍTICO Las personas tienden a estar mucho más atentas a lo que pasa ahora y menos a las tendencias a largo plazo. Cada vez que hay una irrupción de clima frío en invierno o clima caluroso en verano, encuestas de opinión muestran menor o mayor preocupación acerca del calentamiento global. Sin embargo, los climatólogos toman una visión a largo plazo y buscan tendencias en los datos del clima. Con una regla, estima líneas de tendencia para los datos de las Figuras 29-14 y E29-2. ¿Qué predicen las líneas de tendencia acerca del futuro de las concentraciones de CO₂ atmosférico, las temperaturas globales y el hielo Ártico? Si estas tendencias persisten, ¿el Ártico quedará libre de hielo a final del verano? Si es así, ¿en qué año? ¿Cuándo las concentraciones de CO₂ duplicarán los niveles preindustriales y llegarán a 560 partes por millón? ¿Es razonable extrapolar líneas de tendencia rectas (lineales) hacia el futuro? ¿Por qué sí o por qué no?

el cual se realizara un esfuerzo mundial concertado para reducir las emisiones de gases de efecto invernadero, la temperatura global promedio subirá otros 0.7 °C para el año 2100. Sin mayores reducciones en emisiones, las temperaturas globales pueden subir hasta 3.2 °C. Estos cambios en clima serán difíciles de detener, ya no revertir, como se explora en el “Guardián de la Tierra: Intervención climática: ¿Una solución al cambio climático?”, en la página 550.

Incluso si las predicciones más optimistas son correctas, las consecuencias para los ecosistemas naturales serán profundas. En 2011, científicos compilaron los resultados de 53 estudios que examinaron los cambios en la distribución de más de mil especies de plantas y animales terrestres. Los rangos de las especies se movieron hacia los polos a una tasa promedio de más o menos 17 kilómetros por década: justo lo que se esperaría si se movieran en respuesta a un planeta que se calienta. Conforme continúa el cambio climático, algunas plantas y animales

encontrarán más fácil moverse que otros, ya sea porque intrínsecamente son más móviles (como algunas aves) o porque pueden moverse grandes distancias mientras se reproducen (como algunas plantas que producen semillas ligeras que transporta el viento). Algunas especies no pueden moverse con suficiente rapidez y serán raras o incluso se extinguirán.

Las especies de las montañas o en el Ártico o la Antártida tal vez no tendrán a dónde ir. Por ejemplo, la pérdida de hielo marino en verano es mala noticia para los osos polares y otros mamíferos marinos que dependen de los témpanos de hielo como guarderías para sus crías y como plataformas para cazar peces o focas. Conforme el hielo veraniego disminuye, las poblaciones de morsas y de osos polares se mueven hacia tierra para dar a luz, lo que coloca a los adultos más lejos de sus terrenos de caza principales. Conforme las morsas se aglomeran en playas pequeñas (**FIG. 29-16**), en lugar de dispersarse sobre hielo marino, en ocasiones ponen en peligro a sus propias crías. En 2009, por ejemplo, una estampida

GUARDIÁN DE LA TIERRA

Intervención climática: ¿Una solución al cambio climático?

¿Qué debería hacerse acerca del cambio climático? La solución obvia es reducir las emisiones de CO_2 y otros gases de efecto invernadero. Pero eso no es tan simple como suena. Las sociedades modernas dependen de la energía de los combustibles fósiles y no pueden dejar de quemarlos de la noche a la mañana. Como resultado, algunos científicos y legisladores ponderan una solución temporal mientras hacen la transición hacia fuentes de energía renovables neutras en carbono. Quizá sea posible lentificar el cambio climático con *intervención climática*: alterar características fundamentales de la Tierra para reducir los gases de efecto invernadero, o contrarrestar su efecto de calentamiento. Aunque la intervención climática es un tema complejo, existen dos enfoques principales: sombrear al planeta y remover CO_2 de la atmósfera.

Sombrear al planeta

Algunas moléculas, como ciertos compuestos de azufre, pueden reflejar la luz solar de vuelta al espacio, lo que enfría al planeta. Siempre que hace erupción un gran volcán, escupe millones de toneladas de dióxido de azufre a kilómetros de altura hacia la atmósfera. En 1991, cuando el Pinatubo hizo erupción en Filipinas (**FIG. E29-5**), arrojó casi 20 millones de toneladas de dióxido de azufre tan alto como 35 km hacia el cielo. Durante el siguiente par de años, las temperaturas globales fueron ligeramente más frías. A comienzos del siglo XXI, las emisiones globales de azufre en las plantas eléctricas, en especial en China, subieron alrededor de 25%. Al mismo tiempo, pareció que hubo una pausa en la tendencia a la alza de las temperaturas planetarias. Aunque la mayoría de la pausa tal vez se debió a que los océanos tomaron más calor, el efecto de sombreado del azufre agregado en la atmósfera pudo haber contribuido. Con base en datos como éstos, algunos sugieren que los gobiernos podrían lentificar el calentamiento global al enviar aviones cargados con compuestos de azufre en la parte alta de la atmósfera, donde liberarían el azufre. Otros métodos potenciales para dar sombra al planeta incluyen esparcir partículas metálicas reflejantes desde el escape de jets o modificar la cubierta nubosa de la Tierra.

Captura y almacenamiento de CO_2

Existen enfoques tanto de ingeniería como biológicos para capturar y almacenar carbono. Por ejemplo, para reducir el CO_2 en la atmósfera, podría succionarse aire a través de miles de torres, en todo el planeta, donde el CO_2 se removería, concentraría y luego o se inyectaría en el subsuelo o se convertiría en formas sólidas (similares a la caliza) que podrían almacenarse en tierra. Aunque técnicamente factible, este abordaje sería muy costoso. Sin embargo, los gases de escape de las plantas eléctricas tienen una muy alta concentración de CO_2 . Sería mucho menos costoso remover el CO_2 en la fuente de emisión en lugar de la atmósfera como totalidad. En 2014, una planta eléctrica que quema carbón en Canadá se convirtió en la primera instalación a gran escala en capturar y almacenar carbono de esta forma.

Un enfoque biológico para remover CO_2 es fertilizar los océanos. En muchas partes del mar abierto, el nutrimento que limita el crecimiento de fitoplancton es el hierro, que es una parte esencial de las enzimas involucradas en la producción de ATP en mitocondrias, cloroplastos y bacterias. El propósito es esparcir hierro en polvo en las aguas de mar abierto, y disparar el auge de fitoplancton. Entonces el fitoplancton tomaría CO_2 durante la fotosíntesis y almacenaría parte del carbono en sus cuerpos. Cuando el



▲ **FIGURA E29-5** Las emisiones de azufre enfrían y contaminan La erupción en 1991 del Pinatubo, en Filipinas, inyectó millones de toneladas de dióxido de azufre a kilómetros dentro de la atmósfera. Los compuestos de azufre reflejaron la luz solar y enfriaron el planeta durante algunos años.

fitoplancton muera, se hundiría y llevaría consigo el carbono hacia las profundidades marinas, donde debería permanecer durante muchos años.

¿La intervención climática funcionará?

¿Vale la pena arriesgarse?

Muchas personas cuestionan la factibilidad y deseabilidad de la intervención climática. Como dijo un panel de expertos comisionado por la Academia Nacional de Ciencias estadounidense: "la intervención climática no es un sustituto para las reducciones en emisiones de dióxido de carbono". ¿Por qué no? El azufre atmosférico produce daño respiratorio en las personas, disminuye la capa de ozono y genera deposición ácida que lastima los ecosistemas. Además, ensombrecer al planeta no haría nada para reducir la acidificación de los océanos. Aunque pruebas a pequeña escala han sido prometedoras, en realidad nadie sabe si la fertilización del océano removería suficiente CO_2 para ayudar mucho, o qué efectos puede tener sobre los ecosistemas oceánicos. Remover CO_2 de la atmósfera con medios químicos sería en extremo costoso. No obstante, el panel experto recomienda estudiar tanto el sombreado planetario como el almacenamiento de carbono: si el cambio climático se pone suficientemente difícil, es probable que las personas demanden acciones, y la acción informada mediante investigación cuidadosa es preferible que andar a tientas, con poca comprensión de las consecuencias.

CONSIDERA ESTO Investiga con cierta profundidad acerca de una propuesta de intervención climática. ¿Cuánto cambio de temperatura puede lograrse, cuán rápido y a qué costo? ¿Cuáles son los posibles efectos colaterales para la salud o el ambiente? Compara estos costos y beneficios con las emisiones "usuales" y con los esfuerzos para reducir las emisiones de carbono.



▲ **FIGURA 29-16** Morsas saturan la playa en Point Lay, Alaska Las morsas usualmente se dispersan en hielo marino flotante durante el verano. Conforme el Ártico se calienta y el hielo marino desaparece durante el verano, ahora se congregan en pocas playas, un fenómeno que se vio por primera vez en 2007.

de adultos pisoteó hasta la muerte a 131 crías de morsa. La pérdida completa de hielo marino ártico durante el verano, que los modelos climáticos predicen podría ocurrir a mediados de siglo, puede provocar la extinción de los osos polares en la naturaleza.

Algunos de los movimientos de especies pueden tener impactos directos sobre la salud humana. Muchas enfermedades, en especial las transportadas por mosquitos y garrapatas, en la actualidad están restringidas a las partes tropicales o subtropicales del planeta. Como otros animales, estos vectores patógenos tal vez se dispersarán hacia los polos como resultado de temperaturas más calurosas, lo que llevará consigo sus enfermedades, como paludismo, dengue, fiebre amarilla y fiebre del Valle del Rift. Por otra parte, puede volverse tan caliente y seco en partes de los trópicos que los mosquitos y algunos otros insectos pueden tener vidas más cortas, lo que en consecuencia reducirá las enfermedades transmitidas por vector en estas regiones. En este momento, nadie puede predecir con certeza los efectos globales sobre la salud humana.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo las actividades humanas han perturbado los ciclos de nutrientes?
- describir cómo la interferencia humana en los ciclos de nutrientes provoca deposición ácida, daños a los ecosistemas acuáticos, aumento del efecto invernadero y produce cambio climático?
- describir alguna de la evidencia de que la Tierra se calienta y alguna acerca de los impactos del cambio climático sobre los ecosistemas de la Tierra?

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Peces moribundos alimentan un ecosistema

El regreso del salmón rojo a un río de Alaska es inolvidable (**FIG. 29-17**). Incluso después de que los peces atraviesan la tormenta de osos pardos y águilas calvas, cientos permanecen, y sus brillantes cuerpos rojos se retuercen en agua tan poco profunda que apenas los cubre. Una hembra excava una depresión en la grava donde libera sus huevos; entonces un macho los baña con esperma. Pero esperma y huevos no son la única carga que los salmones llevan corriente arriba desde el océano. Alrededor de 95% de la masa corporal del salmón rojo se acumuló durante sus años de alimentación en el océano, de modo que lleva consigo enormes cantidades de energía y nutrientes corriente arriba. Energía de la luz solar, originalmente capturada por el fitoplancton, luego transferida al zooplancton y a peces más pequeños, ahora está almacenada en los cuerpos de los salmones, donde queda disponible para los depredadores y carroñeros terrestres. Durante un verano de atiborrarse con salmones, un oso pardo puede acumular más de 180 kg de grasa, que sirve como su suministro de energía vital mientras hiberna durante el largo invierno de Alaska. Los visones también se benefician. Las hembras nutren a sus crías durante las carreras de salmón, y sacan ventaja del casi inagotable suministro de cadáveres de salmón a medio comer que dejan los osos.

De los nutrientes que el salmón transporta desde el océano hacia tierra, el nitrógeno es en especial importante. El nitrógeno de las fuentes oceánicas puede distinguirse del nitrógeno terrestre



▲ **FIGURA 29-17** Salmón rojo en reproducción

por la razón de dos isótopos de nitrógeno, ^{14}N y ^{15}N . Los ecólogos han descubierto que de 50 a 70% del nitrógeno cerca de algunos ríos en Alaska se originaron en el océano y se llevaron corriente arriba en los cuerpos de los salmones. En algunos lugares, más de la mitad de este nitrógeno derivado de los salmones es transportado

a cierta distancia desde las corrientes por los osos, que con frecuencia sólo comen las mejores partes del pez y dejan el resto. El nitrógeno derivado del salmón es importante para las píceas Sitka, que pueden crecer tres veces más rápido cerca de las corrientes de salmón que cerca de las corrientes sin salmones. También es importante para la siguiente generación de salmones. Dado que los cadáveres de los salmones fertilizan los lagos cercanos, lo que estimula el crecimiento de fitoplancton y en consecuencia del zooplancton del que se alimentan los salmones recién nacidos, el salmón adulto indirectamente alimenta a sus crías.

CONSIDERA ESTO Presas, contaminación de ríos y sobre-pesca han agotado muchas poblaciones de salmones, y algunos se mencionan como en peligro de extinción o amenazadas bajo la Ley de Especies en Peligro de Extinción. Algunas personas argumentan que, dado que estos salmones también se crían comercialmente en piscaderías, el agotamiento de las poblaciones silvestres en realidad no importa. Con base en lo que aprendiste en este capítulo, ¿consideras que las poblaciones silvestres de salmones deberían protegerse y hacerse esfuerzos para aumentar su número?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

29.1 ¿Cómo se mueven los nutrientes y la energía a través de los ecosistemas?

Los ecosistemas están sostenidos por una continua entrada de energía de la luz solar y el reciclado de nutrientes. La energía entra a la porción biótica de los ecosistemas mediante la fotosíntesis y luego fluye a través del ecosistema. Los organismos obtienen nutrientes de sus ambientes viviente y no viviente, y se reciclan dentro y entre los ecosistemas.

29.2 ¿Cómo fluye la energía a través de los ecosistemas?

Los organismos fotosintéticos actúan como conductos de energía y nutrientes hacia las comunidades biológicas. La energía de la luz solar es capturada por los organismos fotosintéticos (productores), el primer nivel trófico en un ecosistema. Los herbívoros (comedores de plantas, también llamados consumidores primarios) forman el segundo nivel trófico. Los carnívoros (comedores de carne) son consumidores secundarios cuando cazan herbívoros y son consumidores terciarios o de nivel superior cuando comen otros carnívoros. Los omnívoros ocupan múltiples niveles tróficos. Los detritívoros y los descomponedores se alimentan de cuerpos muertos y desechos. Los descomponedores (sobre todo bacterias y hongos) liberan nutrientes como moléculas simples que reingresan a los ciclos de nutrientes.

Mientras más alto esté el nivel trófico, menor energía está disponible para sostenerlo. En general, sólo alrededor de 10% de la energía capturada por los organismos en un nivel trófico está disponible para los organismos en el siguiente nivel superior.

29.3 ¿Cómo se reciclan los nutrientes dentro y fuera de los ecosistemas?

Un ciclo de nutrientes muestra el movimiento de un nutriente particular desde su depósito, por lo general en la porción abiótica de un ecosistema, a través de la porción biótica, y de vuelta a su depósito.

En el ciclo hidrológico, el principal depósito del agua son los océanos. La energía solar evapora agua, que regresa a la Tierra como precipitación. El agua fluye hacia lagos y acuíferos subterráneos, y la transportan ríos hacia los océanos.

En el ciclo del carbono, los depósitos a corto plazo son el CO₂ en los océanos y la atmósfera. El carbono entra a los productores a través de fotosíntesis. Desde los productores, el carbono pasa a través de la red trófica y se libera a la atmósfera como CO₂ durante la respiración celular. La quema de combustibles fósiles también libera CO₂ en la atmósfera.

En el ciclo del nitrógeno, el principal depósito es N₂ en la atmósfera. Bacterias fijadoras de nitrógeno capturan N₂ y producen amoníaco. Otras bacterias convierten el amoníaco en nitratos. Las plantas obtienen nitrógeno de nitratos y amoníaco. El nitrógeno pasa de los productores hacia los consumidores y regresa al ambiente mediante excreción y las actividades de los detritívoros y los descomponedores. El N₂ regresa a la atmósfera por la acción de bacterias desnitrificadoras.

En el ciclo del fósforo, el principal depósito consta de fosfato en las rocas. El fosfato se disuelve en agua, es absorbido por organismos fotosintéticos y se transmite a lo largo de las redes tróficas. Algunos fosfatos se excretan, y el resto regresa al suelo y al agua por los descomponedores. Parte se lleva a los océanos, donde puede depositarse en sedimentos marinos.

29.4 ¿Qué ocurre cuando los seres humanos perturban los ciclos de nutrientes?

Las actividades humanas con frecuencia producen y liberan más nutrientes del que pueden procesar de manera eficiente los ciclos de nutrientes. El uso de fertilizantes en la agricultura ha perturbado muchos ecosistemas acuáticos. Al quemar combustibles fósiles, los seres humanos sobrecargaron los ciclos naturales para azufre, nitrógeno y carbono. En la atmósfera, el dióxido de azufre y el óxido de nitrógeno se convierten en ácido sulfúrico y ácido nítrico, que caen a la Tierra como deposición ácida, con efectos dañinos sobre lagos y bosques.

La quema de combustibles fósiles aumentó de forma sustancial el dióxido de carbono atmosférico. Los climatólogos han concluido que el aumento de CO₂ produjo el aumento en las temperaturas globales. El aumento en las temperaturas produce cambio climático que se manifiesta como clima más extremo, glaciares que se funden, adelgazamiento del hielo marino ártico, océanos más calientes y ácidos, elevación de los niveles marinos, y cambio en la distribución y las actividades estacionales de la vida silvestre.

Términos clave

abiótico	534	ciclo del nitrógeno	542
acuífero	541	ciclo hidrológico	539
autótrofo	534	combustible fósil	542
bacteria desnitrificante	543	consumidor	534
biomasa	535	consumidor	
biótico	534	primario	534
cadena trófica	536	consumidor secundario	534
cambio climático	547	consumidor terciario	534
carnívoro	534	deforestación	546
ciclo de nutriente	539	deposición ácida	544
ciclo del carbono	541	depósito	539
ciclo del fósforo	543	descomponedor	536

detrítico 536	micronutriente 539
ecosistema 534	nivel trófico 534
efecto invernadero 546	nutriente 534
fijación de nitrógeno 543	omnívoro 536
fitoplancton 536	pirámide de energía 538
gases de efecto invernadero 546	producción primaria neta 535
herbívoro 534	productor 534
heterótrofo 534	red trófica 536
macronutriente 539	zooplancton 536
magnificación biológica 539	

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- ¿Cuál nivel trófico debe estar presente para sostener cualquier ecosistema?
 - sólo productores
 - productores y consumidores
 - productores, detritívoros y descomponedores
 - productores, consumidores, detritívoros y descomponedores
- ¿Cuál de los siguientes no es un depósito principal en el ciclo del carbono?
 - consumidores
 - la atmósfera
 - los océanos
 - combustibles fósiles
- Las bacterias desnitrificadoras
 - convierten amoníaco a nitrato.
 - convierten nitrato a amoníaco.
 - convierten N_2 a amoníaco.
 - convierten nitrato a N_2 .
- La producción primaria neta por unidad de área es probable que sea más alta, ¿en cuál de los siguientes ecosistemas?
 - pastizal
 - desiertos
 - bosques caducifolios templados
 - bosques tropicales lluviosos
- El efecto de las emisiones de CO_2 por la quema de combustibles fósiles es probable que sea
 - nada; la fotosíntesis de las plantas removerá de la atmósfera todo el CO_2 agregado.
 - nada; el ciclo del carbono simplemente correrá más rápido.
 - calentamiento planetario debido a un aumento en el efecto invernadero.
 - enfriamiento planetario debido a una reducción en el efecto invernadero.

Llena los espacios

- Casi toda la vida obtiene su energía a partir de _____, que se captura mediante el proceso de _____. En contraste, _____ se reciclan constantemente durante procesos llamados _____.
- Los organismos fotosintéticos se llaman o _____ o _____. La energía que ellos almacenan y ponen a disposición de otros organismos se llama _____.
- Los niveles de alimentación dentro de los ecosistemas también se llaman _____. Una ilustración de estos niveles con sólo un organismo en cada nivel se llama _____. Las relaciones de alimentación se describen de manera más precisa como _____.

- En general, sólo aproximadamente _____ por ciento de la energía disponible en un nivel trófico es capturado por el nivel sobre él.
- Los organismos fotosintéticos constituyen el primer nivel trófico. Los organismos en los niveles tróficos superiores se llaman colectivamente _____ o _____. Los organismos fotosintéticos son consumidos por organismos que de forma colectiva se les llama _____ o _____. Los animales que se alimentan de otros animales se llaman _____ o _____. Los organismos que se alimentan de desechos y cuerpos muertos se llaman _____ y _____.
- Durante el ciclo del nitrógeno, el gas nitrógeno es capturado de su depósito atmosférico por _____ en el suelo, y luego regresa a este depósito mediante _____. Las dos formas de nitrógeno que usan las plantas son _____ y _____.
- Dos depósitos de carbono a plazo relativamente corto son _____ y _____. El carbono en estos depósitos está en forma de _____. Dos depósitos a largo plazo para el carbono son _____ y _____.

Preguntas de repaso

- ¿Qué hace que el movimiento de energía a través de los ecosistemas sea fundamentalmente diferente del movimiento de nutrientes?
- ¿Qué es un productor? ¿Qué nivel trófico ocupa y cuál es su importancia en los ecosistemas?
- Define *producción primaria neta*. ¿Predecirías mayor productividad en un estanque de granja o en un lago alpino? Explica tu respuesta.
- Menciona los primeros tres niveles tróficos. Entre los consumidores, ¿cuáles son más abundantes? Usa la "ley del 10%" para explicar por qué predecirías que habrá mayor biomasa de plantas que de herbívoros en un ecosistema.
- ¿Cómo difieren las cadenas tróficas y las redes tróficas? ¿Cuál es la representación más precisa de las relaciones alimenticias en los ecosistemas?
- Define *detritívoro* y *descomponedor*, y explica su importancia en los ecosistemas.
- Traza el movimiento del carbono desde uno de sus depósitos a través de la comunidad biótica y de vuelta al depósito. ¿Cómo las actividades humanas alteraron el ciclo del carbono y cuáles son las implicaciones para el clima futuro de la Tierra?
- Explica cómo el nitrógeno pasa de la atmósfera al cuerpo de una planta.
- Traza una ruta de una molécula de fósforo desde una roca rica en fosfato hacia un carnívoro. ¿Qué hace al ciclo del fósforo fundamentalmente diferente de los ciclos de carbono y nitrógeno?

Aplicación de conceptos

- Los seres humanos son omnívoros que pueden alimentarse en varios niveles tróficos. Discute cómo la ineficiencia de la transferencia de energía entre niveles tróficos puede aplicarse a cuantos seres humanos pueden alimentarse, con qué impactos ambientales, por parte de personas que comen dietas fundamentalmente diferentes.
- Discute la aportación del crecimiento poblacional humano a (a) la precipitación ácida y (b) el cambio climático global.

30

DIVERSOS ECOSISTEMAS DE LA TIERRA

ESTUDIO DE CASO

Alimento de los dioses

¿QUÉ TIENEN EN COMÚN el chocolate y el café? Algunos dirían que ambos son necesidades de la vida. Cada año, la persona promedio en Estados Unidos consume alrededor de 5 kg de chocolate y bebe más o menos 340 tazas de café. Los escandinavos devoran casi el doble de chocolate y café que los estadounidenses. De hecho, en Suecia tal vez existieron adictos al chocolate al menos desde hace 300 años: Carolus Linnaeus, el científico sueco que inventó la taxonomía científica, nombró al cacao *Theobroma cacao*: en griego, *theobroma* significa “alimento de los dioses”.

La cocoa se produce a partir de las semillas del cacao, originalmente proveniente de los bosques lluviosos de América del Sur y Central. Los “granos” de café son las semillas de dos especies de cafeto, nativas de los bosques de tierras altas en el país africano de Etiopía. Tanto el cacao como el café ahora se cultivan de manera amplia en los trópicos, incluidos América del Sur y Central, África y el sureste asiático. A nivel mundial, cada año se producen alrededor de 4.4 millones de toneladas de cacao y 9 millones de toneladas de granos de café.

Las variedades originales de cacao y café crecieron en la sombra de árboles más altos; de hecho, la luz solar plena mata las plantas, en especial a las plántulas. En América Central y del Sur, cacao y café tradicionalmente se cultivaron como planta de sotobosque en el bosque lluvioso. Estas plantaciones proporcionaron un hábitat diverso de varios niveles que sostenían monos, ranas, flores y casi 200 especies de aves. La vegetación boscosa absorbía agua y protegía el suelo de la erosión. La sombra desalentaba el crecimiento de hierbas, y detritívoros y descomponedores reciclaban las hojas caídas para convertirlas en nutrientes vegetales.

Sin embargo, en las décadas de 1960 y 1970 se desarrollaron nuevas variedades de plantas de cacao y café que proliferaron a



Muchos agricultores sudamericanos usan métodos sustentables para cultivar cacao. La vaina amarilla contiene semillas con las cuales se elabora chocolate.

pleno Sol y produjeron más semillas. Conforme la demanda mundial de chocolate y café aumenta, cada vez más plantas de cacao y café se cultivan en plantaciones a pleno Sol. ¿Qué se pierde cuando los bosques lluviosos se talan para hacer espacio para las plantaciones a pleno Sol? ¿O cuando se alteran, o incluso destruyen, las comunidades naturales en otras formas, como al drenar humedales para la agricultura o viviendas? Para responder estas preguntas, primero debes entender las propiedades de las comunidades que constituyen la vida sobre la Tierra.

DE UN VISTAZO

30.1 ¿Qué determina la distribución de la vida sobre la Tierra?

30.2 ¿Qué factores influyen el clima de la Tierra?

30.4 ¿Cuáles son los principales biomas acuáticos?

30.3 ¿Cuáles son los principales biomas terrestres?

30.1 ¿QUÉ DETERMINA LA DISTRIBUCIÓN DE LA VIDA SOBRE LA TIERRA?

Tanto el tipo de organismos vivientes (cactus o secuoyas, langostas o jaguares) como su abundancia varían enormemente de lugar a lugar. Esta variabilidad surge a partir de una distribución desigual de cuatro requisitos para la vida sobre la Tierra: (1) energía, (2) nutrientes, (3) agua líquida y (4) temperaturas adecuadas.

La energía entra a casi todos los ecosistemas como luz solar, es capturada por las plantas y otros organismos fotosintéticos, y se transfiere a través de las redes tróficas hacia los consumidores (véase el Capítulo 29). Por tanto, la distribución de la vida sobre la Tierra está determinada sobre todo por los requisitos de los fotosintetizadores. Aunque hay excepciones, es posible hacer dos grandes generalizaciones acerca de cómo la ubicación y la abundancia de los cuatro requisitos de la vida afectan a los organismos fotosintéticos.

Primera: en los ecosistemas acuáticos, el agua líquida casi siempre está disponible, de modo que la energía de la luz solar, nutrientes y temperatura por lo general son los factores que determinan la distribución de la vida. Sólo los 200 metros superiores de un cuerpo de agua, y por lo general mucho menos, reciben suficiente luz solar para la fotosíntesis. Incluso ahí, la fotosíntesis puede ser limitada porque las aguas superficiales casi siempre contienen bajos niveles de muchos nutrientes. La temperatura también puede ser un factor limitante porque muchos organismos acuáticos, como los corales, sólo florecen dentro de un rango de temperatura bastante estrecho.

Segunda: en los ecosistemas terrestres, la energía de la luz solar y la mayoría de los nutrientes son relativamente abundantes, de modo que la precipitación y las temperaturas determinan en gran medida la distribución de la vida. Las plantas terrestres requieren agua líquida en el suelo, al menos durante parte del año, porque necesitan agua para sus actividades metabólicas y para sustituir el agua que se evapora de sus hojas. El suelo húmedo depende de la precipitación y la temperatura. En términos generales, mientras más precipitación, más humedad contiene el suelo, pero la temperatura también influye mucho la humedad del suelo: las temperaturas altas evaporan agua del suelo, mientras que las temperaturas de congelación prolongadas convierten el agua del suelo en hielo, lo que la vuelve no disponible para las plantas.

Estos requisitos para la vida ocurren en patrones específicos en el planeta, lo que resulta en comunidades características de organismos vivientes que se extienden sobre miles, en ocasiones (en los océanos) incluso millones, de kilómetros cuadrados. Estas comunidades a gran escala se conocen como **biomas**, con frecuencia llamadas así por sus principales tipos de vegetación, como bosques caducifolios o pastizales.

Los tipos de vegetación que dominan un bioma terrestre están determinados por patrones a largo plazo de temperatura y precipitación. Medidos sobre horas o días, temperatura y precipitación son dos de los principales componentes del tiempo. Los patrones de tiempo que prevalecen durante años o siglos en una región particular constituyen su **clima**. Por tanto, el clima en cualquier región particular es un buen predictor de su bioma (**FIG. 30-1**). Antes de comenzar el sondeo de los biomas terrestres, se explorará cómo las características físicas de la Tierra y su movimiento en el sistema solar afectan el clima.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

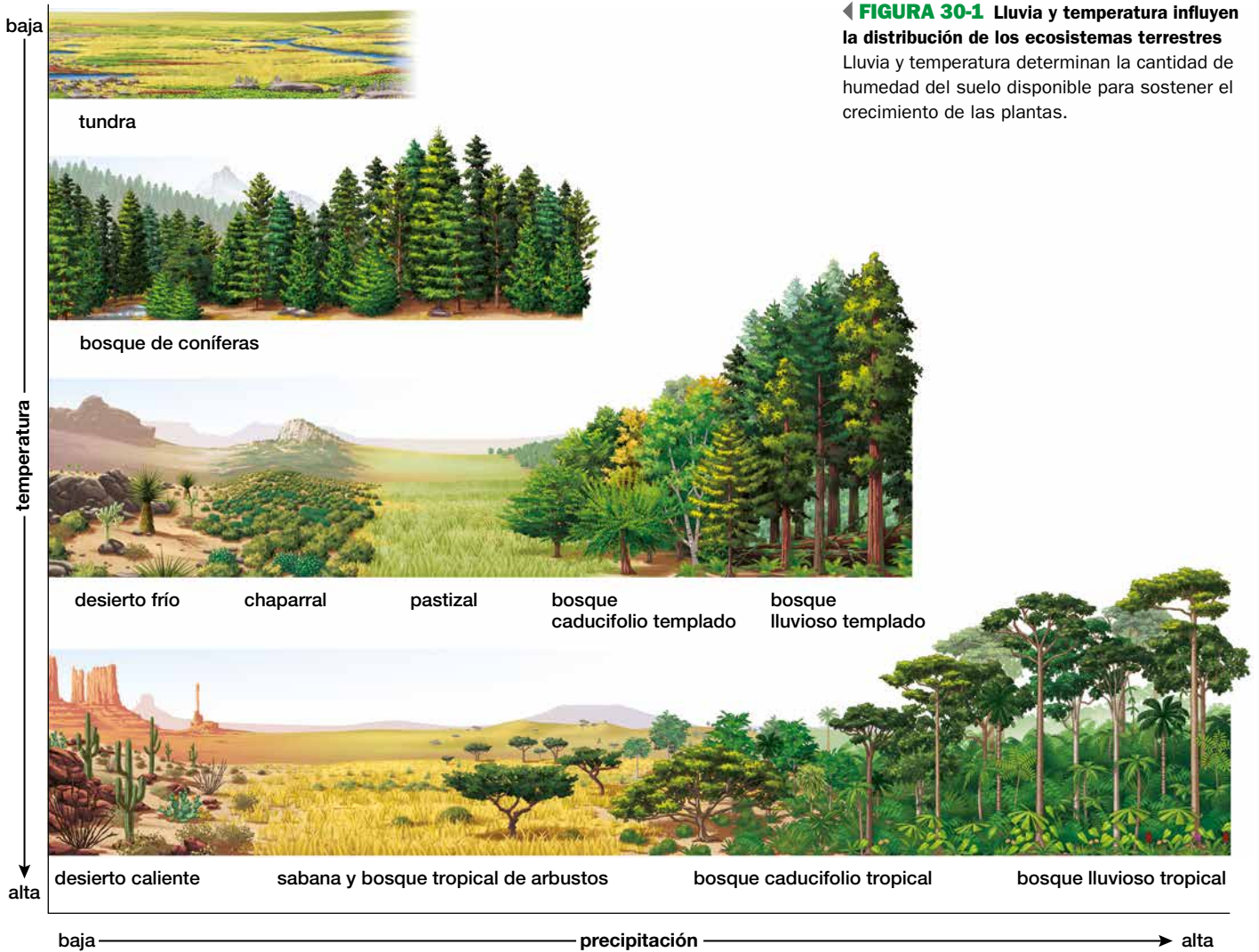
¿Puedes...

- mencionar los cuatro requisitos para la vida sobre la Tierra?
- explicar cuáles de estos requisitos son más importantes para determinar la distribución de la vida en los ecosistemas acuáticos y terrestres?

30.2 ¿QUÉ FACTORES INFLUYEN EL CLIMA DE LA TIERRA?

El tiempo y el clima son impulsados por un gran motor termónuclear: el Sol. La energía solar llega a la Tierra en un rango de longitudes de onda: desde los rayos ultravioleta (UV) cortos de alta energía, pasando por la luz visible, hasta las largas longitudes de onda infrarrojas que se experimentan como calor (véase el Capítulo 7). Cuando la luz solar entra a la atmósfera, parte se refleja de vuelta al espacio, pero la mayoría de la energía solar es absorbida o por moléculas en la atmósfera o por la superficie de la Tierra, lo que en consecuencia calienta al planeta. Por fortuna, la mayor parte de la radiación UV, que puede dañar las moléculas biológicas, incluido el ADN, no llega a la superficie. La UV es absorbida por una **capa de ozono** en medio de la atmósfera, o estratosfera. Durante el siglo XX, los seres humanos produjeron algunos químicos que comenzaron a agotar la capa de ozono. En un caso notable de cooperación internacional, casi todas las naciones del mundo estuvieron de acuerdo en limitar la producción de químicos que agotan el ozono, como se explora en el “Guardián de la Tierra: Taponando el agujero de ozono” en la página 558.

El clima de diferentes ubicaciones sobre la Tierra varía mucho. Estas variaciones surgen a partir de las propiedades físicas del planeta. Entre las más importantes están la curvatura de la Tierra, su eje inclinado y el hecho de que orbita al Sol en lugar de permanecer en un lugar. Como verás, estos factores producen un calentamiento desigual de la superficie de la Tierra el cual, en conjunción con la rotación de la Tierra sobre su eje, generan corrientes aéreas y oceánicas, que a su vez son modificadas por la presencia, ubicación y topografía de los continentes.



◀ **FIGURA 30-1** Lluvia y temperatura influyen la distribución de los ecosistemas terrestres
Lluvia y temperatura determinan la cantidad de humedad del suelo disponible para sostener el crecimiento de las plantas.

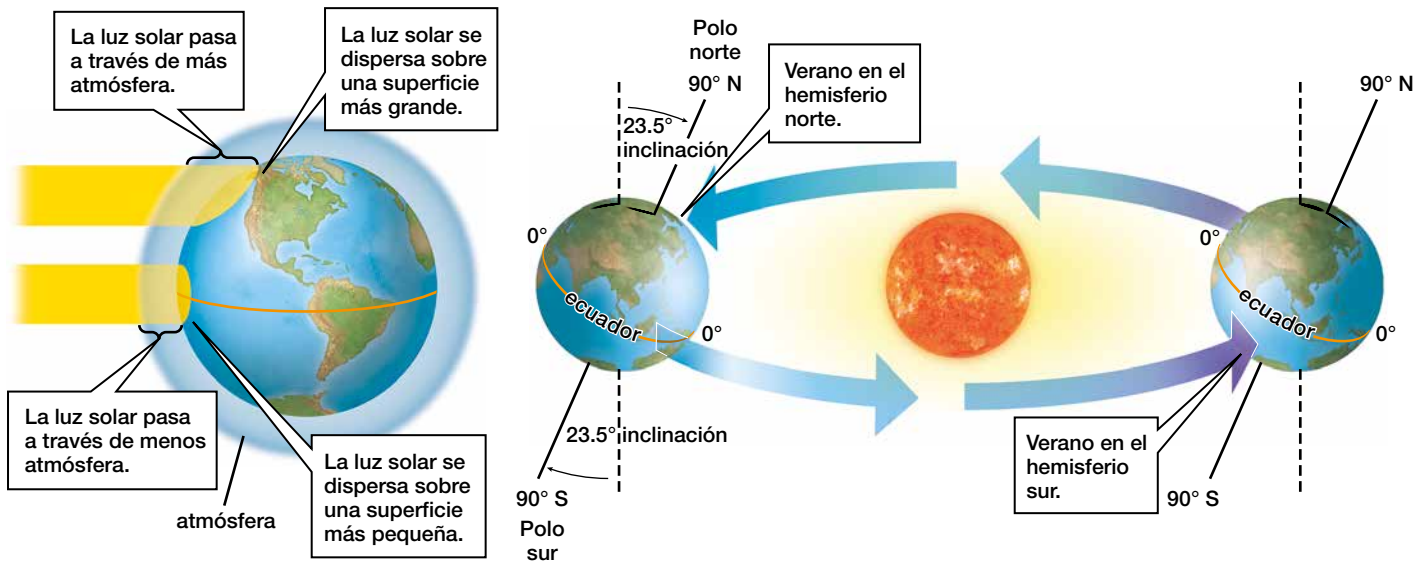
La curvatura de la Tierra y la inclinación sobre su eje determinan el ángulo al que la luz solar incide sobre la superficie

Las temperaturas anuales promedio están determinadas por la cantidad de luz solar que llega a la superficie en diferentes regiones, lo que a su vez depende de la latitud (**FIG. 30-2a**). La latitud es una medida de la distancia al norte o el sur del ecuador, expresada en grados. El ecuador se define como latitud 0° , y los polos están a 90° latitudes norte y sur. La luz solar golpea el ecuador de manera relativamente directa (perpendicular a la superficie) a lo largo del año. Sin embargo, puesto que la Tierra es una esfera, mientras más lejos se esté del ecuador, más inclinada llegará la luz solar, de modo que una cantidad dada de luz solar se dispersa sobre un área más grande. Además, la luz solar inclinada que llega a mayores latitudes debe viajar a través de más atmósfera de la Tierra que la luz solar vertical en el ecuador, lo que reduce aún más la cantidad de energía solar que llega a la superficie. La Tierra también está inclinada sobre su eje, aproximadamente 23.5° en relación con una línea perpendicular al plano de su órbita alrededor del Sol (**FIG. 30-2b**). Durante el curso de un año, el eje inclinado hace que las latitudes norte y sur del ecuador experimenten

cambios significativos en el ángulo y duración de la luz solar, lo que resulta en estaciones pronunciadas. Cuando la posición de la Tierra en su órbita hace que el hemisferio norte se incline hacia el Sol, este hemisferio recibe luz solar relativamente directa y experimenta verano (**Fig. 30-2b**, izquierda). De manera simultánea, el hemisferio sur está inclinado alejado del Sol, y por tanto experimenta invierno. Seis meses más tarde, las condiciones se invierten: es verano en el hemisferio sur e invierno en el hemisferio norte (**Fig. 30-2b**, derecha). Puesto que la luz solar golpea el ecuador de forma bastante directa a lo largo del año, los trópicos permanecen cálidos todo el año.

Las corrientes de aire producen zonas climáticas de gran escala que difieren en temperatura y precipitación

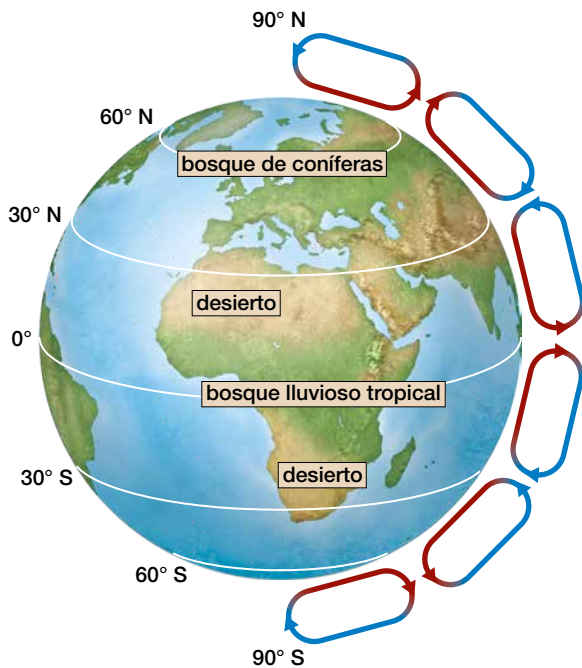
El ángulo al cual la luz solar golpea la superficie de la Tierra produce zonas climáticas con temperaturas y precipitaciones notablemente diferentes (**FIG. 30-3**). Promediada durante el curso de un año, la luz solar tiene el mayor efecto de calentamiento en el ecuador ¹. El calor evapora agua de la superficie de la Tierra, en especial de los océanos, de modo que el aire ecuatorial contiene



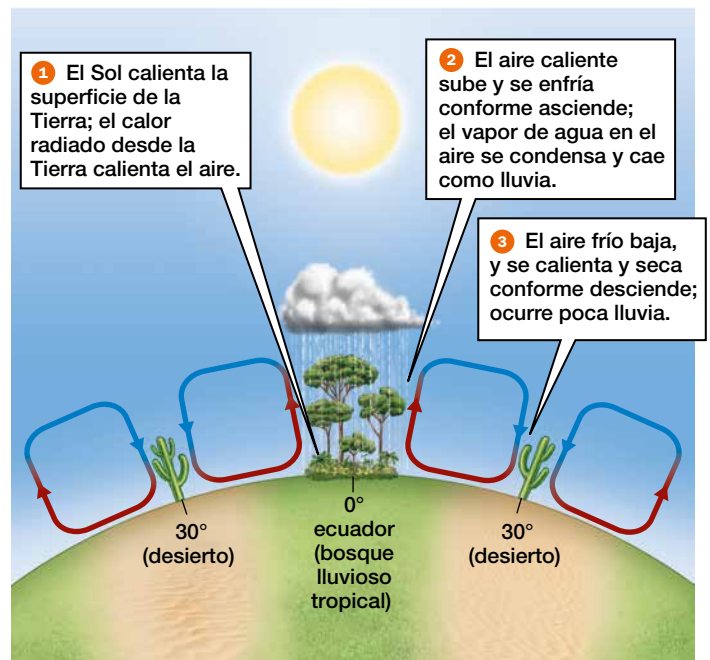
(a) La intensidad de la luz solar que golpea la superficie de la Tierra varía con la latitud.

(b) La intensidad de la luz solar que golpea diferentes latitudes sobre la superficie de la Tierra varía con las estaciones.

▲ **FIGURA 30-2** Las curvatura e inclinación de la Tierra hacen que la temperatura varíe con la latitud y la época del año (a) En el ecuador, la luz solar pasa a través de un grosor mínimo de atmósfera y golpea la superficie de la Tierra de forma casi vertical todo el año. Más hacia los polos, la luz solar pasa a través de más atmósfera y golpea la superficie de la Tierra en un ángulo que dispersa una cantidad dada de luz solar sobre una superficie de tierra mucho más grande. (b) La inclinación de la Tierra sobre su eje provoca variaciones estacionales en las cuales la luz solar golpea directamente distintas latitudes.



(a) Patrones globales de circulación del aire



(b) La circulación del aire afecta el clima

▲ **FIGURA 30-3** Corrientes de aire y zonas climáticas (a) El aire caliente (rojo) se eleva a latitudes aproximadas de 0 y 60°, y el aire frío (azul) baja en latitudes aproximadas de 30 y 90°. (b) Los patrones de circulación del aire producen zonas climáticas amplias.



Taponando el agujero de ozono

La luz ultravioleta es tan energética que puede dañar moléculas biológicas. La UV produce quemaduras solares, envejecimiento prematuro de la piel, y cáncer de piel. Por fortuna, más de 97% de la radiación UV es filtrada por una región de la estratosfera rica en ozono llamada capa de ozono, que comienza aproximadamente a 10 kilómetros sobre la superficie de la Tierra y se extiende hasta más o menos 50 kilómetros. La luz UV que golpea los gases ozono y oxígeno causan reacciones que tanto descomponen como regeneran ozono. En el proceso, la radiación UV se convierte en calor, y el nivel global de ozono permanece razonablemente constante... o al menos lo hacía, hasta que los seres humanos intervinieron.

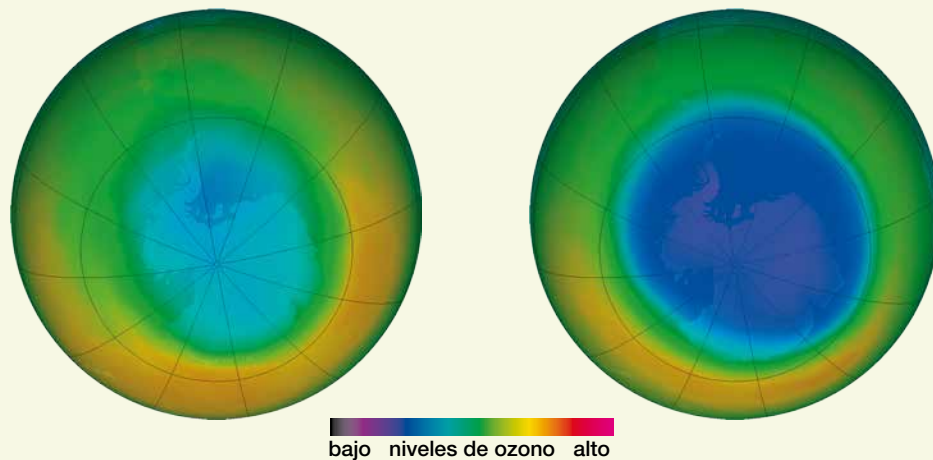
En 1985, científicos atmosféricos británicos publicaron la sorprendente noticia de que los niveles primaverales del ozono estratosférico sobre la Antártida declinaron en más de 30% desde 1979. Hacia mediados de la década de 1990 empeoró el **agujero en la capa de ozono** sobre la Antártida, con ozono primaveral sólo de aproximadamente 50% de sus niveles originales (**FIG. E30-1**). Mayores niveles de luz UV bajo el agujero de ozono reducen la fotosíntesis por parte del fitoplancton, los productores en los ecosistemas marinos, y la base de las redes tróficas que sostienen a pingüinos, focas y ballenas. Aunque el agotamiento de la capa de ozono es más severo sobre la Antártida, la capa de ozono se reduce un poco sobre la mayor parte del mundo. La capa de ozono a latitudes medias es aproximadamente 5% menos que su nivel original.

El agujero en la capa de ozono es causado sobre todo por producción y liberación humana de clorofluorocarbonos (CFC). Estos

químicos alguna vez se usaron de manera amplia en la producción de espuma plástica, como enfriadores en refrigeradores y acondicionadores de aire, como propelentes en rociadores de aerosol y como limpiadores de partes electrónicas. Los CFC son muy estables y se consideraron seguros. Sin embargo, su estabilidad resultó ser un gran problema porque permanecen químicamente invariables conforme se elevan con lentitud hacia la estratosfera. Ahí, la luz UV provoca su rompimiento y liberan átomos de cloro, que a su vez catalizan el rompimiento del ozono.

Por fortuna, se han dado grandes pasos para “tapar” el agujero en la capa de ozono. El Protocolo de Montreal 1987 impuso límites y estableció periodos de reducción progresiva para varios químicos que agotan el ozono. En un notable esfuerzo mundial, 197 países firmaron el tratado. Desde 2000, la capa de ozono comenzó a mostrar signos de recuperación. Sin embargo, dado que los CFC persisten en la atmósfera durante muchos años, su recuperación plena no se espera sino hasta 2050, o incluso más tarde.

PENSAMIENTO CRÍTICO La luz UV daña algunas de las moléculas involucradas en la fotosíntesis, no sólo en el fitoplancton, sino también en muchas plantas terrestres. Supón que el Protocolo de Montreal no se hubiese implementado y que los químicos que agotan el ozono se hubieran liberado en cantidades crecientes. En esta situación, ¿cómo esperas que el agotamiento del ozono afectaría al cambio climático global?



(a) Agujero en la capa de ozono antártico, septiembre 1979

(b) Agujero en la capa de ozono antártico, septiembre 2014

◀ **FIGURA E30-1 El agujero en la capa de ozono antártica** Las imágenes satelitales muestran concentraciones de ozono arriba de la Antártida en septiembre de 1979, antes de que ocurriera un significativo agotamiento del ozono, y en septiembre de 2014. Las concentraciones bajas de ozono se muestran en azul y morado. Existen fluctuaciones de año en año, pero el área del agujero (alrededor de 25 millones de kilómetros cuadrados) y su concentración de ozono (más o menos 50% de la concentración antes de que comenzara el agotamiento) hoy son más o menos las mismas que había a mediados de la década de 1990. Imagen cortesía de NASA.

mucha humedad. El aire caliente es menos denso que el aire frío, de modo que cerca del ecuador este aire caliente húmedo sube. Conforme se eleva, el aire se enfría, y el agua se condensa, cayendo como lluvia **2**. Los rayos directos del Sol y abundante lluvia en el ecuador crean un clima cálido y húmedo, donde florecen los bosques lluviosos.

Después de que la humedad cae del aire ecuatorial en elevación, permanece aire más frío y más seco. El continuo flujo

ascendente de aire desde el ecuador empuja este aire frío y seco al norte y el sur. Hacia más o menos las latitudes 30° N y 30° S, el aire se enfría lo suficiente como para hundirse. Conforme se hunde, el aire se calienta mediante el calor radiado desde la superficie de la Tierra. Este aire caliente y seco produce muy poca lluvia **3**. Como resultado, los grandes desiertos del mundo se encuentran cerca de estas latitudes. Después de llegar a la superficie del desierto, el aire caliente fluye hacia el norte y el sur, parte se mueve

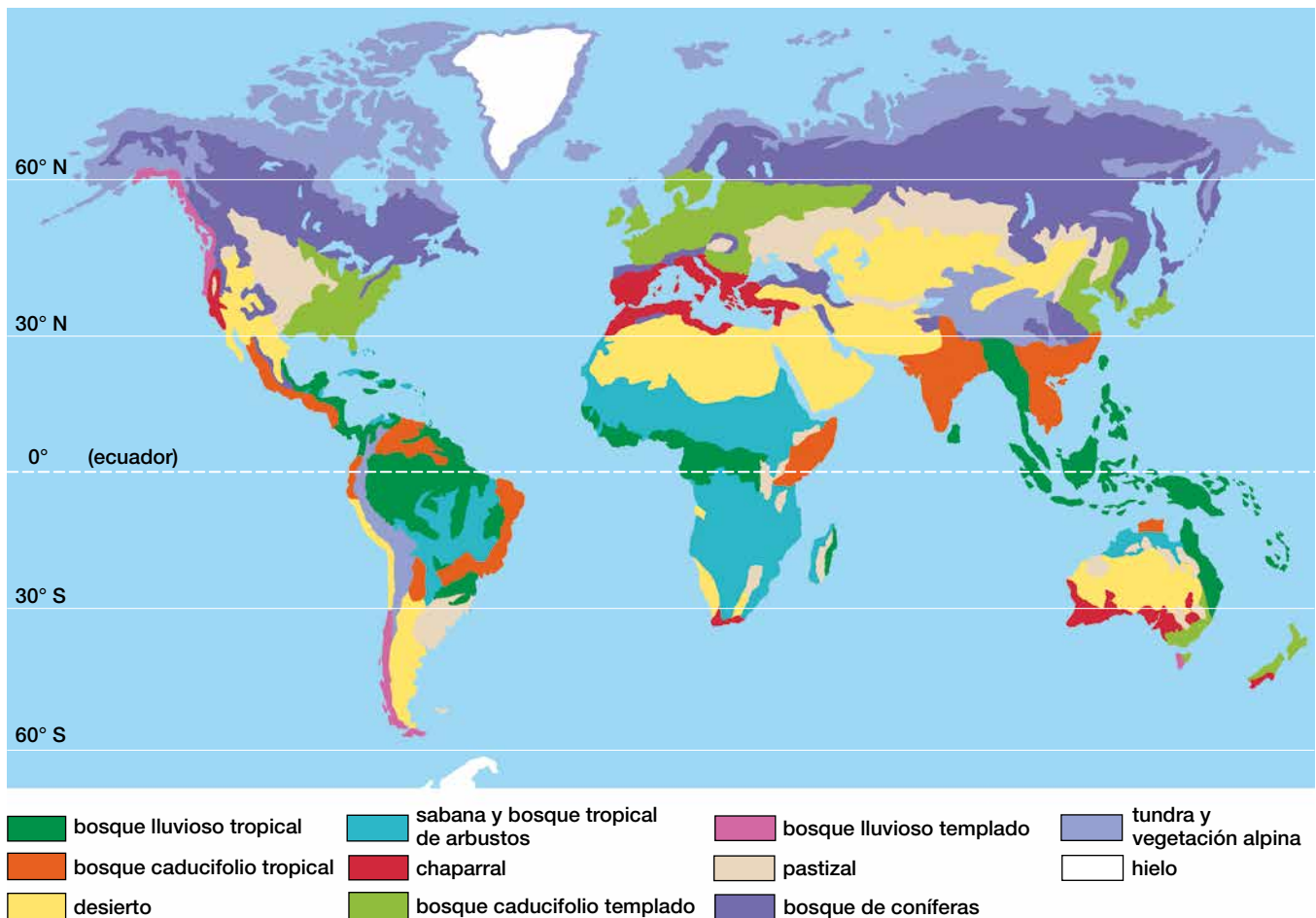
de vuelta hacia el ecuador, y parte se mueve hacia los polos. Conforme el aire fluye cerca de la superficie, su calor evapora agua, de modo que el aire se vuelve húmedo de manera gradual. Este aire húmedo algo cálido sube hasta aproximadamente 60° N y 60° S. El aire se enfría conforme se eleva, de modo que el agua se precipita como lluvia o (en invierno) como nieve. Estas condiciones climáticas favorecen el crecimiento de bosques de coníferas y caducifolios. Por último, el aire seco restante fluye hacia los polos y baja una vez más, lo que produce muy poca precipitación. Con luz solar muy inclinada en verano y sin luz solar en el invierno, los polos también son en extremo fríos.

Estos patrones de circulación de aire predicen que las zonas climáticas deben ocurrir en bandas que corresponden a la latitud. Las ubicaciones reales de los biomas de la Tierra concuerdan bastante bien con este patrón global, pero el ajuste no es perfecto de ninguna forma (FIG. 30-4). Las diferencias se deben a tres factores:

la rotación de la Tierra sobre su eje, la existencia de los continentes y la presencia de grandes cadenas montañosas en los continentes.

Los climas terrestres son afectados por los vientos prevalecientes y la proximidad a los océanos

La interacción entre la rotación de la Tierra y el aire que fluye al norte y al sur desde las latitudes 30° N y 30° S determina las direcciones promedio del viento: de este a oeste entre el ecuador y las latitudes 30° N y 30° S, y de oeste a este al norte de la latitud 30° N y al sur de la latitud 30° S. La fricción entre los vientos y la superficie del océano produce corrientes oceánicas. Si no hubiera continentes, entonces las corrientes oceánicas fluirían alrededor del globo, de este a oeste cerca del ecuador, y de oeste a este al norte de 30° N y al sur de 30° S. Sin embargo, los continentes



▲ **FIGURA 30-4 Los biomas terrestres del mundo** Aunque las cadenas montañosas y el inmenso tamaño de los continentes complica la distribución de biomas, permanecen patrones bastante consistentes. Las tundras y los bosques de coníferas están en las partes más septentrionales del hemisferio norte, mientras que los desiertos de México, el Sahara, Arabia Saudita, Sudáfrica y Australia se ubican alrededor de las latitudes 30° N y 30° S. Los bosques lluviosos tropicales se encuentran cerca del ecuador. Observa que hay poca tierra en el hemisferio sur entre 45° S y el continente antártico; por tanto, los biomas de bosque de coníferas y tundra son raros en el hemisferio sur.

interrumpen las corrientes, y las rompen en patrones aproximadamente circulares llamados **giros**, que circulan en sentido de las manecillas del reloj en el hemisferio norte y en sentido contrario en el hemisferio sur (**FIG. 30-5**).

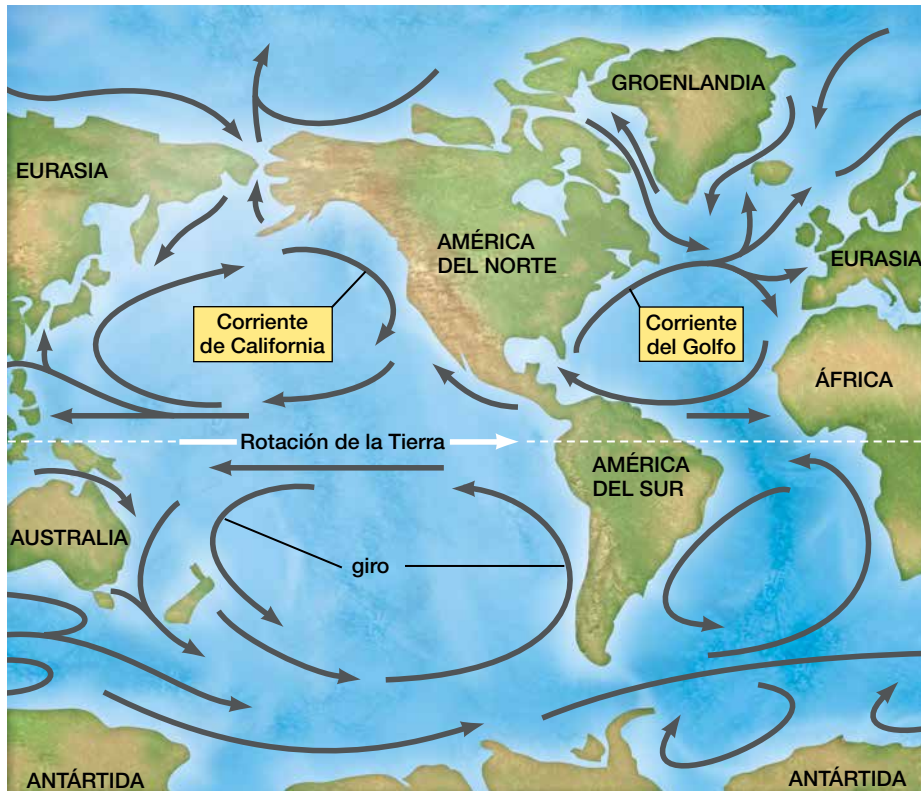
Las interacciones entre los vientos prevalentes, las corrientes oceánicas y el tamaño de los continentes afectan profundamente los climas terrestres. Puesto que el agua tanto se calienta como se enfría más lentamente que la tierra o el aire, los interiores de los continentes tienen temperaturas mucho más extremas que las que experimentan las regiones costeras en latitudes similares. Por ejemplo, las altas temperaturas promedio en San Francisco, en la costa de California, varían de 14 °C en invierno a 22 °C en verano. Sacramento, a sólo 130 km tierra adentro, tiene temperaturas altas promedio de 12 °C en invierno y 33 °C en verano. En St. Louis, Missouri, unos 2700 km al este de San Francisco y 960 km del océano más cercano, las temperaturas altas promedian alrededor de 3 °C en invierno y 32 °C en verano.

El calentamiento diferencial de la tierra contra el agua produce los *monzones* que llevan lluvia de verano a la India y gran parte del sureste asiático. Conforme el sol veraniego calienta la tierra, el aire caliente sube, y lleva aire más frío y húmedo tierra adentro desde el océano. El aire húmedo se eleva en las montañas de tierra y se enfría aún más hasta que el vapor de agua se condensa y cae como lluvia. En algunas partes de India, 80% de la lluvia anual ocurre durante los monzones. De igual modo, pero de forma mucho más débil, los monzones llevan lluvia hacia el suroeste de Estados Unidos, incluidas partes de Arizona, Nuevo México, Utah, Nevada y Colorado.

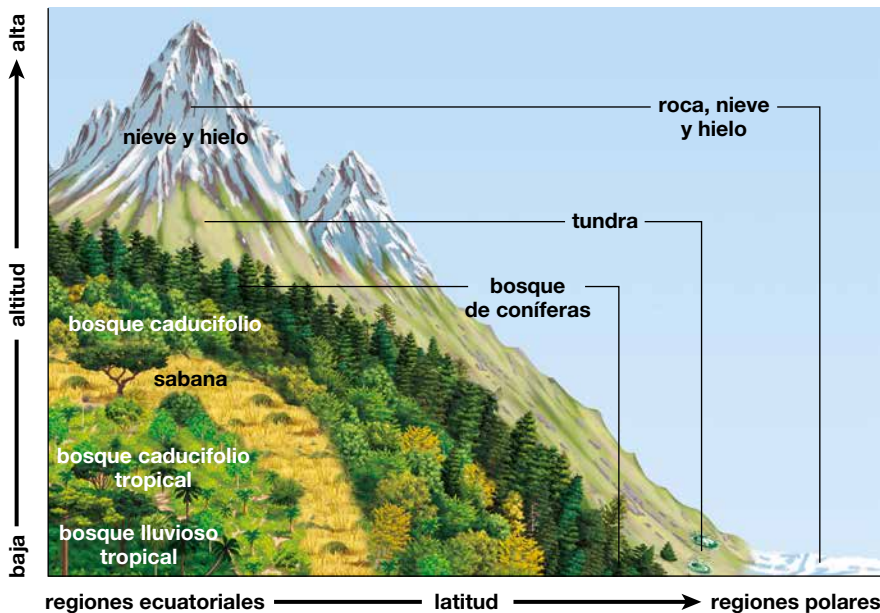
Los giros oceánicos modifican aún más algunos climas costeros. Algunos giros llevan agua caliente desde los trópicos hacia

las regiones costeras ubicadas relativamente lejos del ecuador. Esto crea climas más cálidos y más húmedos que los que se esperaría en estas latitudes. Por ejemplo, la corriente del Golfo, que lleva agua caliente desde el Caribe hacia la costa de Norteamérica y a través del Atlántico (véase la Fig. 30-5), es responsable del clima leve, infamemente húmedo, de las islas británicas. Otras corrientes oceánicas, como la de California, mueven agua fría desde cerca de los polos y baja hacia el ecuador, lo que produce climas más fríos de los que se esperaría en regiones adyacentes a estas corrientes.

Por último, los cambios en la temperatura del agua en las partes central y oriental del Océano Pacífico impulsan a *El Niño/Oscilación del sur*, un gran cambio en el clima global que regresa cada pocos años. De manera esporádica, las aguas superficiales en el Pacífico ecuatorial se calientan y mueven hacia el este, hacia América del Sur. Puesto que el agua oceánica caliente con frecuencia aparece en la costa de América del Sur alrededor de Navidad, los pescadores locales la llaman *El Niño*, en alusión a Jesús. La evaporación de esta porción de agua caliente provoca aumento de lluvias invernales en el norte de América del Sur, México y el sur de Estados Unidos. En el Pacífico occidental, agua más fría sustituye el agua caliente que se movió hacia el este. Menos agua se evapora de esta agua más fría, lo que produce menos lluvia en Australia e Indonesia. Los cambios de rutas de estas enormes masas de agua y aire también afectan los patrones climáticos lejos del ecuador; por ejemplo, *El Niño* usualmente lleva vientos más cálidos y más secos hacia las regiones norteadas de América del Norte. También existen años cuando el Pacífico ecuatorial es más frío que lo usual; estas condiciones se llaman *La Niña*. Sus efectos sobre el clima son aproximadamente opuestos a los de *El Niño*.



◀ **FIGURA 30-5** Patrones de circulación oceánica Los giros fluyen en sentido de las manecillas del reloj en el hemisferio norte, y contra las manecillas del reloj en el hemisferio sur. Algunas corrientes oceánicas, como la del Golfo, llevan agua caliente desde los trópicos hacia los polos. Otras, como la corriente de California, llevan agua fría desde regiones polares hacia el ecuador.



◀ **FIGURA 30-6** Los efectos similares de la altitud y la latitud sobre la distribución de los biomas. Ascender una montaña en el hemisferio norte es como dirigirse hacia el norte; en ambos casos, las temperaturas cada vez más frías producen una serie similar de biomas.

Las montañas complican los patrones climáticos

Las variaciones en elevación dentro de los continentes afectan de manera significativa el clima. Conforme aumenta la elevación, el aire se vuelve más delgado y frío. La temperatura cae aproximadamente 2°C por cada 305 metros de elevación, de modo que el aumento en elevación y el aumento en latitud tienen efectos similares sobre los ecosistemas terrestres (**FIG. 30-6**). Incluso cerca del ecuador, montañas elevadas, como el Kilimanjaro en Tanzania (5895 m) y el Chimborazo en Ecuador (6268 m), pueden tener sus cimas nevadas gran parte del año.

Las montañas también modifican los patrones de lluvia. Cuando el aire cargado con agua se fuerza a elevarse cuando encuentra una montaña, se enfría. Dado que el enfriamiento reduce la capacidad del aire para retener agua, el agua se condensa y cae como lluvia o nieve en el lado de barlovento (cercano) de la montaña. El aire se calienta de nuevo conforme baja por el lado lejano (sotavento) de la montaña, de modo que absorbe agua de la tierra, lo que crea un área seca local llamada **sombra de lluvia** (**FIG. 30-7**). Por ejemplo, la cordillera Sierra Nevada de California exprime humedad de los vientos occidentales que soplan desde

el Océano Pacífico. En el lado occidental de las montañas, fuertes nieves invernales proporcionan humedad a los bosques de pinos, abetos y grandes secuoyas. El desierto de la Gran Cuenca, el valle Owens y el norte del desierto Mojave, en la sombra de lluvia del lado oriental de la Sierra Nevada, reciben sólo de 12 a 18 cm de lluvia al año y sostienen sobre todo cactus y arbustos resistentes a la sequía.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- distinguir entre tiempo y clima?
- explicar cómo la curvatura de la Tierra, la inclinación sobre su eje y la órbita alrededor del Sol afectan el clima?
- explicar cómo interactúan temperatura y lluvia para determinar la humedad del suelo y la distribución de los biomas terrestres?
- describir cómo los vientos, las corrientes oceánicas, los continentes y las montañas afectan el clima y la distribución de los biomas terrestres?



◀ **FIGURA 30-7** Las montañas crean sombras de lluvia

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Alimento de los dioses

En años recientes, un hongo llamado roya del café se ha convertido en una gran amenaza para la producción de café en América Central. El hongo infecta las hojas del cafeto, lo que evita la fotosíntesis. Si suficientes hojas se infectan, toda la planta puede morir. La roya del café en general es un gran problema en las plantaciones a pleno Sol en temperaturas cálidas. Crece lentamente, si acaso lo hace, a temperaturas por abajo de 15 °C. En el pasado, la roya del café no era un problema significativo para los agricultores en muchos países centroamericanos, donde el café crece sobre todo en climas fríos a altitudes por arriba de 1200 m. Sin embargo, el cambio climático ha traído temperaturas más calientes y clima más húmedo, y la roya ha proliferado, incluso en campos a gran altitud.

Se tiene conocimiento de que la roya del café ocurre en África desde hace al menos 150 años, por lo general sin destruir los cafetos. ¿El café que crece en un hábitat de bosque lluvioso más natural puede ayudar a los agricultores modernos a vencer a la roya del café?

30.3 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPALES BIOMAS TERRESTRES?

En las siguientes secciones estudiarás los principales biomas terrestres, comenzando en el ecuador y avanzando hacia los polos. También se discutirán algunos de los impactos de las actividades humanas sobre estos biomas.

Bosques lluviosos tropicales

Cerca del ecuador, la temperatura está entre 25 y 30 °C, con poca variación durante el año. La lluvia varía de 250 a 400 centímetros al año. Estas condiciones uniformemente cálidas y húmedas crean el bioma más productivo sobre la Tierra, el **bosque lluvioso tropical**, dominado por árboles perennifolios de hojas anchas (**FIG. 30-8**). En América del Sur y Central, África y el sureste asiático se encuentran extensos bosques lluviosos.

Los bosques lluviosos tienen la mayor **biodiversidad**, o número total de especies, de cualquier bioma sobre la Tierra. Aunque los bosques lluviosos cubren menos de 5% del área terrestre total de la Tierra, los ecologistas estiman que contienen la mitad



◀ **FIGURA 30-8** El bioma bosque lluvioso tropical. Altísimos árboles buscan la luz en el denso bosque lluvioso tropical. Entre sus ramas habita la más diversa variedad de vida sobre la Tierra, incluidos (de izquierda a derecha) orquídeas arborícolas, ranas hoja y tucanes frugívoros.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cómo un bioma con suelo tan pobre sostiene la más alta productividad vegetal y la mayor diversidad animal sobre la Tierra?

de la biodiversidad del mundo. Por ejemplo, en un terreno de unos 5 kilómetros cuadrados de bosque lluvioso en Perú (más o menos 8 kilómetros cuadrados), los científicos contaron más de 1 300 especies de mariposas y 600 especies de aves. En comparación, todo Estados Unidos continental es hogar de sólo unas 600 especies de mariposas y 800 especies de aves.

Los bosques lluviosos tropicales por lo general tienen varias capas de vegetación. Los árboles más altos pueden medir más de 60-70 metros, y sobresalen del resto del bosque. Bajo estos gigantes hay un dosel bastante continuo de copas de árboles de aproximadamente 30 a 40 metros. Otra capa de árboles más cortos por lo general se encuentra abajo del dosel. Grandes enredaderas leñosas crecen en los árboles. De manera colectiva, estas plantas capturan la mayor parte de la luz solar. Sólo alrededor de 2% de la luz solar llega al suelo boscoso, donde las plantas con frecuencia tienen enormes hojas verde oscuro, una adaptación que les permite realizar fotosíntesis en luz tenue.

Debido a la falta de luz solar, el material vegetal comestible cerca del suelo es escaso, de modo que la mayor parte de los animales (incluyendo aves, monos e insectos) habitan los árboles. La competencia por los nutrientes que sí llegan al suelo es intensa tanto entre plantas como entre animales. Por ejemplo, cuando un mono defeca alto en el dosel, cientos de escarabajos estercoleros convergen sobre las heces minutos después de que el desecho golpea el suelo. Las plantas absorben nutrientes casi tan pronto como los descomponedores de suelo los liberan de los desechos o las plantas y animales muertos. Este rápido reciclamiento significa que casi todos los nutrientes en un bosque lluvioso se almacenan en la vegetación, lo que deja el suelo relativamente infértil.

Impactos humanos Debido al suelo estéril y las fuertes lluvias, la agricultura en los bosques lluviosos es arriesgada y con frecuencia destructiva. Si los árboles se cortan y transportan para madera, pocos nutrientes permanecen para sostener los cultivos. Si los árboles se queman, lo que libera nutrientes en el suelo, la fuerte lluvia todo el año rápidamente disuelve los nutrientes y se los lleva, lo que deja el suelo agotado después de sólo algunas épocas de cultivo.

No obstante, los bosques lluviosos se talan para madera o se queman para actividades ganaderas o agrícolas a una tasa alarmante. Imágenes satelitales indican que entre 8 a 12 millones de hectáreas de bosque lluvioso tropical se pierden cada año: el área de un campo de fútbol cada 1 a 1.5 segundos. En la actualidad se ha perdido casi la mitad de los bosques lluviosos del mundo. Además, como todos los bosques, los bosques lluviosos absorben dióxido de carbono y liberan oxígeno. Aproximadamente 10% del CO₂ liberado a la atmósfera por las actividades humanas proviene de talar y quemar bosques lluviosos tropicales, lo que intensifica el efecto invernadero y acelera el cambio climático. Por fortuna, algunas áreas se han apartado como reservas protegidas, y se llevan a cabo algunos esfuerzos de reforestación.

Bosques caducifolios tropicales

Un poco más lejos del ecuador, la lluvia anual todavía es alta, pero hay pronunciadas estaciones húmedas y secas. En estas áreas, que incluyen gran parte de India así como partes del sureste asiático, América del Sur y América Central, crecen los **bosques caducifolios tropicales**. Durante la estación seca, los árboles

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Alimento de los dioses

Cuando el café se cultiva en la sombra de árboles altos en un ambiente de bosque lluvioso, el hongo de roya del café, otras enfermedades e incluso algunos insectos depredadores con frecuencia causan daño relativamente leve, comparado con las plantaciones a pleno Sol. Los ecologistas Ivette Perfecto y John Vandermeer descubrieron que un segundo hongo, llamado halo blanco, ataca al hongo de la roya del café sin dañar los cafetos. El halo blanco es común en los ambientes sombreados, pero no en las plantaciones a pleno Sol. Las aves, que son mucho más abundantes en las plantaciones a la sombra, comen barrenadores del café, que son escarabajos cuyas larvas viven en, y se alimentan de, granos de café. Incluso la supuesta ventaja de las plantaciones a pleno Sol, mayor producción, pueden ser problemáticas. Cuando crecen en pleno Sol con mucho fertilizante, los cafetos con frecuencia producen tantos barrenadores que se estresan, con lo que se debilitan y se vuelven más susceptibles a la roya del café. El café a pleno Sol, también, es más susceptible a varias enfermedades fúngicas, incluidas la “escoba de bruja” y la moniliasis.

Aunque una demanda creciente por café y chocolate significa que es probable que más bosque lluvioso se convierta en plantaciones, las plantaciones a la sombra con gran diversidad de árboles puede tanto producir estos alimentos deliciosos como ayudar a preservar muchos de los beneficios de un bosque lluvioso intacto para futuras generaciones. ¿Pueden aplicarse a otros biomas estrategias similares que combinen producción y preservación?

no pueden obtener suficiente agua del suelo para compensar la que se evapora de sus hojas. Muchas mudan sus hojas durante la estación seca (“caducifolio” literalmente significa “hojas que caen”), lo que minimiza la pérdida de agua.

Impactos humanos Las actividades humanas impactan los bosques caducifolios tropicales en formas muy parecidas a las que afectan a los bosques lluviosos tropicales. La tala, la quema para limpiar la tierra para agricultura, y el corte para leña contribuyen todos a la deforestación de los bosques caducifolios tropicales. Por fortuna, muchos árboles caducifolios tropicales con frecuencia se recuperan muy rápido, y existen casi las mismas especies que estaban presentes antes de que ocurrieran las perturbaciones.

Bosques tropicales de arbustos y sabanas

A lo largo de los límites del bosque caducifolio tropical, la lluvia reducida produce el bioma **bosque tropical de arbustos**, dominado por árboles caducifolios que son más cortos y están más ampliamente espaciados que en los bosques caducifolios tropicales. Entre los árboles dispersos, la luz solar penetra hasta el nivel del suelo, lo que permite crecer el césped. Todavía más lejos del ecuador, el clima se vuelve más seco y los céspedes se convierten en la vegetación dominante, sólo con árboles dispersos; este bioma es la **sabana** (FIG. 30-9).

La lluvia en los bosques tropicales de arbustos y sabanas varían desde unos 30 hasta 100 centímetros al año, y casi toda cae durante una época lluviosa que dura tres o cuatro meses. Cuando llega la estación seca, la lluvia puede no caer por meses, y el suelo se vuelve duro, seco y polvoriento. Los céspedes están bien adaptados a este tipo de clima y crecen muy rápido durante la estación lluviosa, y se apagan de nuevo en raíces resistentes a la sequía durante la estación seca. Sólo algunos árboles especializados, como la acacia espinosa o el baobab que almacena agua, pueden sobrevivir las estaciones secas.

La sabana africana sostiene la distribución más diversa de grandes mamíferos sobre la Tierra. Éstos incluyen herbívoros como antílopes, ñúes, búfalos acuáticos, rinocerontes, elefantes y jirafas, y carnívoros como leones, leopardos, hienas y perros salvajes.

Impactos humanos La rápida expansión de la población humana de África amenaza la vida salvaje de la sabana. Los abundantes céspedes que hacen de la sabana un hábitat adecuado para tanta vida salvaje también la hacen adecuada para palear ganado doméstico. Las cercas que se levantan para contener el ganado perturban la migración de las manadas de herbívoros salvajes mientras buscan alimento y agua. Además, las ventas en el mercado negro, por lo general en Asia, de productos derivados de animales africanos raros pueden significar la sentencia de muerte para algunas especies. La demanda en el mercado negro de cuernos de rinoceronte ya llevó a los rinocerontes negros al borde de la extinción, y la caza furtiva por marfil pone en peligro de extinción a los elefantes africanos; alrededor de 20 mil fueron asesinados en 2013, un número que supera con exceso la tasa de reproducción de los elefantes.



◀ **FIGURA 30-9 La sabana africana** Las jirafas se alimentan de los árboles de la sabana y comparten este bioma con (de izquierda a derecha) leones, raros rinocerontes negros y cebras.





(a) Dunas del Sahara



(b) Desierto de Utah

◀ FIGURA 30-10 El bioma desierto

(a) Bajo las condiciones más extremas de calor y sequía, los desiertos pueden estar casi privados de vida, como estas dunas de arena del desierto del Sahara en África. (b) A lo largo de gran parte de Utah y Nevada, el desierto de la Gran Cuenca presenta un paisaje de arbustos ampliamente espaciados, como la artemisa y las *Sarcobatus*.



(a) Cactus



(b) Euforbia

▲ **FIGURA 30-11 Las demandas ambientales moldean las características físicas** La evolución en respuesta a condiciones desérticas similares moldeó los cuerpos de (a) cactus y (b) euforbias en estructuras casi idénticas, aunque no están estrechamente relacionadas una con otra.

Desiertos

Incluso los céspedes resistentes a la sequía necesitan al menos de 25 a 50 centímetros de lluvia al año, dependiendo de la temperatura y de la distribución estacional de la precipitación. Los biomas donde la lluvia anual es de 25 centímetros o menos se llaman **desiertos**. Aunque se tiende a pensar en ellos como en calientes, los desiertos se definen por su falta de precipitación en lugar de por sus temperaturas. En el desierto Gobi de Asia, por ejemplo, aunque los veranos son muy calientes, las temperaturas promedio están por abajo de la congelación durante la mitad del año. Los biomas desierto se encuentran en todos los continentes, por lo general alrededor de las latitudes 30° N y 30° S, y también en las sombras de lluvia de las cadenas montañosas.

Los desiertos varían en cuán secos son. En un extremo están el desierto de Atacama en Chile y partes del desierto del Sahara en África, donde casi nunca llueve y no crece vegetación (**FIG. 30-10a**). Más comúnmente, los desiertos se caracterizan por vegetación muy espaciada y grandes áreas de terreno árido (**FIG. 30-10b**).

En los desiertos sólo pueden crecer plantas muy especializadas. Aunque no se relacionan de manera estrecha, los cactus (sobre todo en el hemisferio occidental) y las euforbias (principalmente en el hemisferio oriental; **FIG. 30-11**) tienen raíces que se extienden de forma superficial y absorben con rapidez el agua de lluvia antes de que se evapore. Sus gruesos tallos almacenan agua cuando está disponible. Las espinas protegen a las plantas de los herbívoros, que de otro modo comerían los tallos tanto para nutrición como para agua. La evaporación se minimiza porque las hojas, si alguna, son muy pequeñas; por lo general, la mayor parte de la fotosíntesis ocurre en el tallo verde y carnoso. Un grueso recubrimiento ceroso en el tallo reduce aún más la pérdida de agua.

Algunos desiertos tienen una estación lluviosa muy breve, en la cual toda la lluvia del año cae en sólo pocas tormentas. Las flores silvestres anuales sacan ventaja del breve periodo de humedad para salir de la semilla, crecer, florecer y producir semillas propias en un mes o dos (**FIG. 30-12**).



◀ **FIGURA 30-12 Flores silvestres del desierto** Después de una primavera relativamente húmeda, este desierto de Arizona está alfombrado con flores silvestres. Durante gran parte del año, y en ocasiones durante varios años, las semillas de las flores silvestres anuales yacen dormidas, y esperan la caída de las lluvias adecuadas.

Los animales del desierto también están adaptados para sobrevivir al calor y la sequía. Pocos animales son activos durante los calurosos días de verano. Muchos moradores del desierto se refugian del calor en madrigueras subterráneas que permanecen relativamente frías y húmedas. En los desiertos norteamericanos, los animales nocturnos (activos durante la noche) incluyen liebres, murciélagos, ratas canguro y mochuelos de madriguera (FIG. 30-13). Los reptiles como serpientes, tortugas y lagartijas ajustan sus ciclos de actividad dependiendo de la temperatura. En verano, pueden estar activos sólo alrededor del amanecer y el atardecer. Las ratas canguro y muchos otros pequeños animales del desierto sobreviven sin beber jamás. Obtienen el agua de su alimento y como subproducto de la respiración celular (véase el Capítulo 8). Los animales más grandes, como el cimarrón del desierto, dependen de agujeros de agua permanentes durante las épocas más secas del año.

Impactos humanos Los ecosistemas de desierto son frágiles. El suelo del desierto se estabiliza y enriquece por cepas de bacterias que se entretajan entre granos de arena. Conducir vehículos motorizados en el desierto destruye esta red bacteriana crucial, lo que produce erosión del suelo y reduce los nutrientes disponibles a las plantas de lento crecimiento del desierto. La regeneración es en extremo lenta: en el desierto Mojave de California, marcas de rastros dejadas por tanques durante la Segunda Guerra Mundial todavía son visibles en la actualidad. El suelo del desierto puede



(a) Una rata canguro



(b) Un mochuelo de madriguera

▲ **FIGURA 30-13** Moradores del desierto (a) Las ratas canguro y (b) los mochuelos de madriguera pasan la parte más calurosa del día en madrigueras, y salen en la noche para alimentarse.



▲ **FIGURA 30-14** Desertificación en el Sahel Una población humana rápidamente creciente, aunada a sequía y pobre uso de la tierra, redujeron la capacidad de muchas regiones secas para sostener la vida.

requerir cientos de años para recuperarse por completo del uso de vehículos pesados.

Las actividades humanas también contribuyen a la **desertificación**, el proceso mediante el cual regiones relativamente secas se convierten en desierto como resultado de sequía en conjunto con mal uso de la tierra. Cuando las personas cortan en exceso arbustos y árboles para leña, pacen demasiado ganado, y agotan el agua superficial y el agua subterránea para regar cultivos, la vegetación nativa se vuelve extremadamente vulnerable a la sequía. A su vez, la pérdida de vegetación permite la erosión del suelo, lo que reduce aún más la productividad de la tierra. La desertificación ha impactado de manera severa la región Sahel en África, justo al sur del desierto del Sahara (FIG. 30-14). En 2011, 11 países africanos propusieron construir un “Gran muro verde” de árboles y arbustos, de aproximadamente 15 kilómetros de ancho, a través del continente, en un esfuerzo por regenerar la vegetación del ambiente degradado y detener la desertificación en el Sahel. Senegal, en la costa Atlántica, ha plantado más de 20 mil hectáreas de árboles resistentes a la sequía, incluidas acacias que proporcionan alimento al ganado y goma arábiga que puede venderse en ultramar como aditivo alimenticio. En Níger, al evitar el sobrepastoreo y plantar céspedes y arbustos ha reducido la erosión y ayudado a los bosques a crecer de vuelta en forma natural.

Chaparral

Muchas regiones costeras que bordean los desiertos, como en el sur de California y gran parte del Mediterráneo, sostienen el bioma **chaparral** (FIG. 30-15). La lluvia anual es de hasta 75 centímetros, y casi toda cae durante los inviernos fríos y húmedos. Los veranos son calurosos y secos. Las plantas de chaparral constan sobre todo de arbustos resistentes a la sequía y pequeños árboles. Sus hojas por lo general son pequeñas y con frecuencia están cubiertas con pequeños vellos o capas cerosas que reducen la evaporación durante los meses secos del verano. El chaparral está adaptado a los incendios. Muchos arbustos vuelven a crecer desde sus raíces después de los incendios. Otros tienen semillas que son estimuladas a germinar por químicos que se encuentran en el humo.

Impactos humanos Las personas gustan de vivir en los climas cálidos y secos adyacentes a los océanos, de modo que el desarrollo para viviendas es una gran amenaza para los biomas



▲ **FIGURA 30-15 El bioma chaparral** Limitado a regiones costeras cálidas y secas, y mantenido por incendios iniciados por relámpagos. Este bioma se caracteriza por arbustos resistentes a la sequía y pequeños árboles, como los que se ven aquí en las laderas de las montañas San Gabriel en el sur de California.

chaparral. En terreno más irregular, en especial en el sur de Europa, el chaparral se ha limpiado para pastoreo, bosquecillos de olivos y otros tipos de agricultura.

Pastizales

En los centros de los continentes, como América del Norte y Eurasia, el bioma predominante es el **pastizal**, o *pradera* (**FIG. 30-16**). Los biomas pastizal en general tienen veranos calurosos e inviernos fríos, y reciben de 35 a 75 centímetros de lluvia al año. Por lo común, estos biomas tienen una cubierta continua de césped y casi no hay árboles, excepto a lo largo de ríos. En la pradera de césped alto (en América del Norte, originalmente se encuentra desde Texas hasta el sur de Canadá) los céspedes alcanzan hasta 180 centímetros de altura. Cuatro mil metros cuadrados de pradera de césped alto natural pueden sostener de 200 a 400 especies diferentes de plantas nativas. Las áreas más al oeste, que reciben menos lluvia, sostienen praderas de céspedes medianos y cortos. En estos pastizales, los perros de las praderas y las ardillas proporcionan alimento a águilas, zorros, coyotes y gatos monteses. Los berrendos vagan en los pastizales occidentales, y el búfalo sobrevive en reservas.

¿Por qué los pastizales carecen de árboles? El agua y los incendios son los factores críticos en la competencia entre céspedes y árboles. Los veranos calurosos y secos, y las frecuentes sequías de las praderas de céspedes medianos y cortos, pueden tolerarlos el césped, pero son mortales para los árboles. En las praderas de césped alto con más precipitación, los

bosques son los ecosistemas clímax. Sin embargo, históricamente, los árboles fueron suprimidos por una combinación de ocasionales sequías severas e incendios frecuentes causados por relámpagos o iniciados por nativos americanos para mantener la tierra de pastoreo para el búfalo. Aunque los incendios matan árboles, sobreviven los sistemas de raíces de los céspedes.

Impactos humanos Los céspedes que crecieron y se descompusieron durante miles de años produjeron el suelo más fértil del mundo. A principios del siglo XIX, los pastizales norteamericanos sostenían un estimado de 60 millones de búfalos. En la actualidad, las praderas del medio oeste estadounidense se convirtieron sobre todo en granjas y tierras de pastoreo, y el ganado vacuno sustituyó al búfalo.

Las colonias de perros de las praderas y las águilas y hurones que los cazaban se han vuelto raros conforme su hábitat se reduce. En algunas regiones, el pastoreo excesivo destruyó los céspedes nativos, lo que permitió el florecimiento de artemisas leñosas (**FIG. 30-17**). Los pastizales sin perturbar ahora están confinados a áreas protegidas. La pradera de césped alto es uno de los ecosistemas más en peligro del mundo. Sólo queda alrededor de 1%, en pequeños remanentes restaurados al plantar especies nativas y mantenidos mediante quema controlada.

▼ **FIGURA 30-16 Pradera de césped corto** La pradera de césped corto se caracteriza por céspedes de poco crecimiento. Además de muchas flores silvestres, la vida en las praderas de césped corto incluye (de izquierda a derecha) búfalo (en reservas), perros de las praderas y berrendos.





▲ **FIGURA 30-17 ¿Desierto de artemisa o pradera de césped corto?** Los biomas están influidos tanto por actividades humanas como por temperatura, lluvia y suelo. La pradera de césped corto de la derecha fue sobreexplotada para pastar ganado, lo que hizo que los céspedes fueran sustituidos por artemisas.



Bosques caducifolios templados

En su extremo este, los pastizales norteamericanos se funden en el bioma de **bosque caducifolio templado** (FIG. 30-18). Este tipo de bosque también se encuentra en gran parte de Europa y el este de Asia. En los bosques caducifolios templados ocurre más precipitación que en los pastizales (75 a 150 centímetros). El suelo retiene suficiente humedad para que crezcan los árboles, y ensombrecen a la mayoría de los céspedes.

Los inviernos en los bosques caducifolios templados con frecuencia tienen largos periodos abajo de la congelación, cuando el agua líquida no está disponible. Los árboles caducifolios tiran sus hojas en el otoño y quedan latentes durante el invierno, con lo que conservan su agua. Durante el breve tiempo de primavera cuando el suelo se descongela pero las hojas que salen en los árboles todavía no bloquean la luz solar, abundantes flores silvestres embellecen el suelo del bosque.

El lecho de hojas en descomposición sobre el suelo del bosque proporciona alimento y hábitat adecuado para bacterias, lombrices de tierra, hongos y pequeñas plantas. Varios vertebrados (incluidos ratones, musarañas, ardillas, mapaches, ciervos, osos y muchas especies de aves) habitan en los bosques caducifolios.

Impactos humanos Grandes mamíferos depredadores como osos negros, lobos, gatos monteses y pumas antes eran abundantes en el este de Estados Unidos, pero la caza y la pérdida de hábitat redujeron severamente su número. En consecuencia, en muchas áreas las poblaciones de ciervos han aumentado demasiado debido a la falta de depredadores. El desmonte para madera, agricultura y vivienda redujo de manera dramática los bosques caducifolios en Estados Unidos. Los bosques caducifolios vírgenes (sin cortar) son

casi inexistentes, pero el último siglo ha visto un renacimiento extenso de los bosques caducifolios en granjas abandonadas y tierras anteriormente de tala.

Bosques lluviosos templados

En la costa Pacífico de Estados Unidos y Canadá, desde el norte de California hasta el sureste de Alaska, se encuentra un **bosque húmedo templado** (FIG. 30-19). Los bosques lluviosos templados también se localizan a lo

◀ **FIGURA 30-18 El bioma bosque caducifolio templado** En los bosques caducifolios templados del este de Estados Unidos habitan (de arriba abajo) venado cola blanca y aves como este arrendajo azul; en primavera, una profusión de flores silvestres leñosas (como estas agrimonias) florecen un poco antes de que los árboles produzcan hojas que ensombrecen el suelo boscoso.

PENSAMIENTO CRÍTICO Tanto los bosques caducifolios tropicales como los caducifolios templados están dominados por árboles que tiran sus hojas durante parte del año. Explica cómo soltar las hojas es una adaptación efectiva en estos dos biomas muy diferentes.



▲ **FIGURA 30-19 El bioma bosque lluvioso templado** El bosque lluvioso templado del río Hoh en el Parque Nacional Olympic recibe alrededor de 365 centímetros de lluvia al año. Helechos, musgos y flores silvestres crecen a la luz verde pálida del suelo del bosque. Los moradores de este bosque lluvioso incluyen (de arriba abajo) helechos, como este helecho hembra, alces y esta *Digitalis* en flor.

largo de la costa sureste de Australia, la costa suroeste de Nueva Zelanda y partes de Chile y Argentina. En América del Norte, estos biomas por lo común reciben más de 140 centímetros de lluvia al año, y hasta 365 centímetros al año en algunas áreas. El océano cercano mantiene la temperatura moderada.

La mayoría de los árboles en el bosque lluvioso templado son enormes coníferas, como la píce, el abeto Douglas y la tsuga, por lo general de entre 75 a 90 metros de alto. El lecho boscoso y los troncos de los árboles en general están cubiertos con musgos y helechos. Los hongos proliferan en el suelo húmedo y enriquecido. Como en los bosques lluviosos tropicales, al suelo del bosque llega tan poca luz que por lo general las plántulas no pueden establecerse. Sin embargo, siempre que cae uno de los gigantes del bosque, abre un parche de luz y nuevas plántulas brotan rápidamente, con frecuencia justo encima del tronco caído.

Impactos humanos Los árboles rectos y altos son muy valiosos por su madera, y en consecuencia muchos bosques lluviosos templados se han talado. En el clima húmedo leve, los bosques vuelven a crecer con rapidez, lo que proporciona un suministro renovable de madera. Sin embargo, algunos animales, como el búho moteado, habitan sobre todo en bosques que tienen cientos de años de edad. Por fortuna, en parques nacionales se conservan algunos bosques lluviosos templados prístinos, incluido el Olympic en Washington y el Glacier Bay en Alaska.

Bosque septentrional de coníferas

Al norte de los pastizales y los bosques templados se extiende el **bosque septentrional de coníferas** (también llamado *taiga*; FIG. 30-20). El bosque septentrional de coníferas, que es el bioma terrestre más grande de la Tierra, se extiende a través de Escandinavia, Siberia, la parte central de Alaska, Canadá y partes del norte de Estados Unidos. Bosques similares se presentan en muchas cadenas montañosas, incluidas las Cascadas, la Sierra Nevada y las Montañas Rocosas.

Las condiciones en el bosque septentrional de coníferas son mucho más duras que en los bosques caducifolios templados, con largos inviernos fríos y cortas épocas de florecimiento. Aquí ocurren alrededor de 40 a 100 centímetros de precipitación al año,



◀ **FIGURA 30-20 El bioma bosque septentrional de coníferas** Las pequeñas agujas y forma cónica de las coníferas les permite despojarse de las nieves pesadas. (Arriba izquierda) Un linco canadiense captura a una liebre americana. (Arriba derecha) Un gran búho cornudo espera la noche, cuando comenzará a cazar.



▲ **FIGURA 30-21 Corta a hecho** Los bosques de coníferas son vulnerables a la corta a hecho, como se ve en este bosque en Alberta, Canadá. Las cortas a hecho son un medio relativamente simple y barato de talar en comparación con la cosecha selectiva de árboles, pero sus costos ambientales son elevados. La erosión disminuye la fertilidad del suelo, lo que frena el nuevo crecimiento. Más aún: las densas poblaciones de árboles con edades similares que por lo general vuelven a crecer son más susceptibles a incendios y parásitos de lo que sería una población natural de árboles de varias edades.

mucha de ella como nieve. La forma cónica y las agujas estrechas y rígidas de las coníferas les permiten despojarse de la nieve de manera eficiente. El recubrimiento ceroso sobre las agujas minimiza la pérdida de agua durante los largos inviernos, cuando el agua permanece congelada. Al retener sus hojas durante el invierno, las coníferas siempre verdes conservan la energía que deben emplear los árboles caducifolios para crecer nuevas hojas en la primavera. Por lo tanto, cuando llega la primavera, las coníferas pueden comenzar de inmediato la fotosíntesis. Grandes mamíferos (incluidos osos negros, alces, ciervos y lobos) todavía deambulan por el bosque septentrional de coníferas, así como glotones, lince, zorros, gatos monteses y liebres americanas. Estos bosques también sirven como terrenos de reproducción para muchas especies de aves migratorias.

Impactos humanos La corta a hecho para fabricar papel y obtener madera destruyó enormes extensiones de bosque septentrional de coníferas tanto en Canadá como en el Pacífico noroeste de Estados Unidos (**FIG. 30-21**). La demanda también es creciente para extraer gas natural y petróleo, con frecuencia de fuentes no convencionales como la arena bituminosa. No obstante, gran parte del bosque de coníferas de Canadá permanece intacto. De manera alentadora, los gobiernos provinciales de Ontario y Quebec se comprometieron a proteger la mitad de los bosques de coníferas de propiedad pública, y a gestionar el resto de manera sustentable.



Tundra

El bioma más al norte es la **tundra** ártica, una vasta región sin árboles que bordea el Océano Ártico (**FIG. 30-22**). Las condiciones en la tundra son severas. Las temperaturas en el invierno con frecuencia son de -55°C o menos, con vientos ululantes. La precipitación promedia 25 centímetros o menos cada año, lo que hace a esta región un desierto congelante. Incluso durante el verano las heladas son frecuentes, y la estación de crecimiento puede durar sólo algunas semanas. Climas similares y vegetación de tundra se encuentran en montañas de gran elevación a nivel mundial.

El clima frío de la tundra ártica resulta en **permafrost**, una capa de suelo siempre congelada. El suelo arriba del permafrost se descongela cada verano, por lo general a



◀ **FIGURA 30-22 El bioma tundra** La vida en la tundra se ve aquí en el Parque Nacional Denali, Alaska, que cambia de color en el otoño. (De izquierda a derecha) Las plantas perennes como esta gayuba cubierta de escarcha crecen bajo en el suelo, y evitan el helado viento de la tundra. Los animales de la tundra, como estos zorro ártico y caribú, pueden regular el flujo de sangre en sus patas, y mantenerlas lo suficientemente calientes para evitar la congelación mientras conservan precioso calor corporal para el cerebro y otros órganos vitales.

una profundidad de 60 centímetros o más. Cuando llega el deshielo de verano, el permafrost subyacente limita la capacidad del suelo para absorber el agua de la nieve y hielo fundidos, de modo que la tundra se vuelve un cenagal.

Los árboles no crecen en la tundra debido al frío extremo, la breve época de crecimiento, y el permafrost, que limita la profundidad de las raíces. No obstante, el suelo está cubierto con pequeñas flores perennes, sauces enanos y grandes líquenes llamados “líquen de los renos”, un alimento favorito de los caribúes. Los cenagales veraniegos también proporcionan un supremo hábitat para los mosquitos. Éstos y otros insectos se alimentan de unas 100 especies diferentes de aves, cuya mayoría migra ahí para anidar y criar a sus juveniles durante el breve festín veraniego. La vegetación de la tundra también sostiene liebres árticas y lemmings (pequeños roedores) de los que se alimentan lobos, búhos y zorros árticos.

Impactos humanos La tundra está entre los más frágiles de todos los biomas terrestres, debido a su corta época de crecimiento. Un sauce de 10 centímetros de alto puede tener 50 años de edad. La tundra alpina se daña con facilidad por vehículos todo terreno e incluso por excursionistas. Por fortuna para los habitantes de la tundra ártica, el impacto de la civilización se localiza sobre todo alrededor de los sitios de extracción de petróleo, tuberías, minas y bases militares dispersas. La amenaza más significativa para la tundra es el cambio climático. Arbustos y árboles están sustituyendo a la tundra a lo largo de su margen sur. Los modelos climáticos sugieren que más de un tercio de la tundra de la Tierra puede perderse hacia el final de este siglo.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

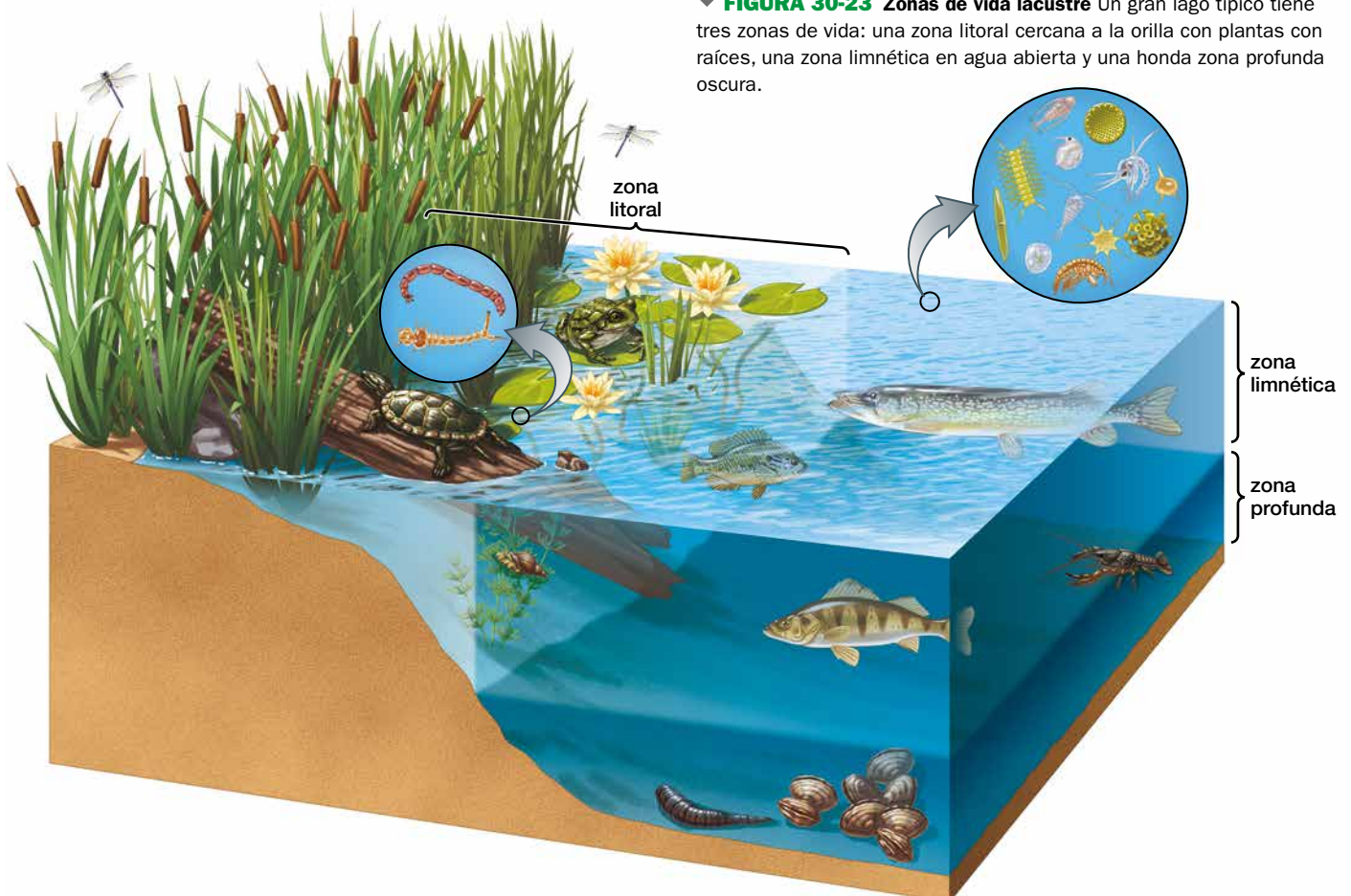
- describir los principales biomas terrestres y discutir cómo interactúan temperatura y precipitación para determinar su vida vegetal característica?
- describir los impactos humanos sobre los biomas terrestres?

30.4 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPALES BIOMAS ACUÁTICOS?

De los cuatro requisitos para la vida, los ecosistemas acuáticos por lo general proporcionan abundante agua y temperaturas adecuadas. Sin embargo, la luz solar en los ecosistemas acuáticos disminuye con la profundidad, ya que el agua la absorbe y la bloquean partículas suspendidas. Además, los nutrientes en los ecosistemas acuáticos tienden a estar concentrados de sedimentos en el fondo, de modo que, donde los nutrientes son altos, los niveles de luz tienden a ser bajos.

Lagos de agua dulce

Los lagos de agua dulce se forman cuando depresiones naturales se llenan con agua proveniente de filtraciones de agua subterránea, corrientes y escurrimientos de lluvia o nieve fundida. Los lagos grandes en los climas templados tienen distintas zonas de vida (**FIG. 30-23**). Cerca de la orilla está la **zona litoral** poco profunda, que recibe abundante luz solar y nutrientes. Las plantas



▼ **FIGURA 30-23 Zonas de vida lacustre** Un gran lago típico tiene tres zonas de vida: una zona litoral cercana a la orilla con plantas con raíces, una zona limnética en agua abierta y una honda zona profunda oscura.

¿TE HAS PREGUNTADO...

y *Velociraptor* es un poco disparatada. Pero, ¿qué hay de un Parque Pleistoceno? El científico ruso Sergey Zimov piensa que la tundra siberiana de la actualidad, dominada por musgos y arbustos, es un paisaje artificial creado cuando las personas prehistóricas barrieron con la mayoría de los grandes herbívoros de



Los caballos Yakut son componentes cruciales del Parque Pleistoceno

Siberia, incluidos mamuts, bisontes y rinocerontes lanudos. Zimov hipotetiza que el pastoreo y el pisoteo de estos grandes herbívoros destruyó musgos, arbustos y plántulas de árboles, pero que los céspedes florecieron. Cuando la megafauna murió, todo el ecosistema cambió. Zimov quiere recrear la “estepa del mamut”, un vasto pastizal que sostiene manadas de herbívoros y los carnívoros que los depredan. Desde luego, ya no existen ni los mamuts ni los rinocerontes lanudos, pero Zimov introdujo caballos Yakut, bueyes almiscleros, bisontes europeos y alces a una gran área protegida en Siberia llamada Parque Pleistoceno. Los caballos

¿Recuerdas *Parque Jurásico* y *Mundo Jurásico*? Muy bien, quizá la idea de resucitar *T. rex*

si las personas pueden recrear biomas antiguos?

parecen ser cruciales para restaurar los pastizales. Siempre que hay suficientes caballos, los pastizales regresan. La “re-silvestración” del Parque Pleistoceno está avanzando bastante.

litoral y limnética, y con sedimentos arrastrados desde tierra. Los habitantes de la zona profunda incluyen bagres, que se alimentan sobre todo en el fondo, y detritívoros y descomponedores como cangrejos de río, gusanos acuáticos, almejas, sanguijuelas y bacterias.

Los lagos de agua dulce se clasifican de acuerdo con su contenido de nutrimentos

Los lagos de agua dulce pueden describirse como *oligotróficos* (del griego, “pobrementemente alimentados”), *eutróficos* (“bien alimentados”) o *mesotróficos* (entre estos dos extremos, o “medio alimentados”). Aquí se describen las características de los lagos oligotróficos y eutróficos.

Los **lagos oligotróficos** contienen pocos nutrimentos y sostienen relativamente poca vida. Muchos de estos lagos se formaron por glaciares que tallaron depresiones en roca desnuda y ahora se alimentan con corrientes montañosas y nieve fundida. Puesto que hay poco sedimento o vida microscópica para enturbiar el agua, los lagos oligotróficos son claros, y la luz penetra profundo. Peces que requieren agua bien oxigenada, como la trucha, proliferan en estos lagos.

Los **lagos eutróficos** reciben cantidades relativamente grandes de sedimentos, material orgánico y nutrimentos inorgánicos (como fosfatos y nitratos) de sus alrededores, lo que les permite sostener densas comunidades vegetales (**FIG. 30-24**). Son turbios por el sedimento suspendido y densas poblaciones de fitoplancton, de modo que la zona limnética es superficial. Los cuerpos muertos de los habitantes de la zona limnética se hunden en la zona profunda, donde alimentan a organismos descomponedores. Las actividades metabólicas de estos descomponedores agotan el oxígeno, de modo que la zona profunda de los

en la zona litoral incluyen espadañas, juncos y lirios acuáticos, que se anclan al fondo cerca de la orilla, y plantas por completo sumergidas que florecen en aguas un poco más profundas. Las aguas litorales son hogar de pequeños organismos llamados de manera colectiva **plancton** (de una palabra griega que significa “errantes”). Los protistas y bacterias fotosintéticas se llaman **fitoplancton**. Los protistas no fotosintéticos y pequeños crustáceos que se alimentan de fitoplancton constituyen el **zooplancton**.

En la zona litoral también hay una gran diversidad de vida animal, aunque muchos de los animales, sobre todo peces, pasan el tiempo en más de una zona. Los vertebrados litorales incluyen ranas, serpientes acuáticas, tortugas y peces como lucio, perca azul y robalo; los invertebrados incluyen larvas de insectos, caracoles, platelmintos y crustáceos como cangrejos de río.

Conforme el agua aumenta en profundidad, las plantas son incapaces de anclarse al fondo y todavía recibir suficiente luz solar para realizar fotosíntesis. Esta región de agua abierta se divide en una **zona limnética**, en la que penetra suficiente luz para sostener la fotosíntesis mediante el fitoplancton, y una **zona profunda**, donde la luz es muy débil para que ocurra la fotosíntesis (véase la Fig. 30-23). El plancton y los peces dominan en la zona limnética. Los organismos que viven en la zona profunda se nutren con materia orgánica que deriva desde las zonas



▲ **FIGURA 30-24** Un lago eutrófico Rico en nutrimentos disueltos transportados desde tierra, los lagos eutróficos sostienen densos crecimientos de algas, fitoplancton y plantas tanto flotantes como de raíces.

lagos eutróficos con frecuencia es muy baja en oxígeno y sostienen poca vida.

De manera gradual, conforme se acumula el sedimento rico en nutrientes, los lagos oligotróficos tienden a convertirse en mesotróficos y después en eutróficos, un proceso llamado eutroficación. Aunque los lagos grandes pueden persistir durante millones de años, la eutroficación con el tiempo puede hacer que los lagos experimenten sucesión hacia tierra seca (véase el Capítulo 29).

Impactos humanos Los nutrientes transportados hacia los lagos desde granjas, comederos, drenajes e incluso terrenos suburbanos fertilizados aceleran la eutroficación. Los lagos fertilizados en exceso a veces experimentan florecimientos de algas nocivas, seguidos por extinciones y descomposiciones que agotan el oxígeno del agua y matan a la mayoría de los peces. Detergentes libres de fosfato, tratamiento más efectivo de aguas de drenaje, uso reducido de fertilizantes, y adecuadas ubicación y operación de comederos disminuyen el peligro de la eutroficación.

Corrientes y ríos

Las corrientes con frecuencia se originan en las montañas, la *región fuente* que se muestra en la **FIGURA 30-25**, donde el escurrimiento de lluvia y la fusión de la nieve caen en cascadas sobre rocas impermeables. Poco sedimento llega a las corrientes, el fitoplancton es escaso, y el agua es clara y fría. En las rocas del lecho del río crecen algas, donde larvas de insectos encuentran alimento y cobijo. La turbulencia mantiene las corrientes de las montañas bien

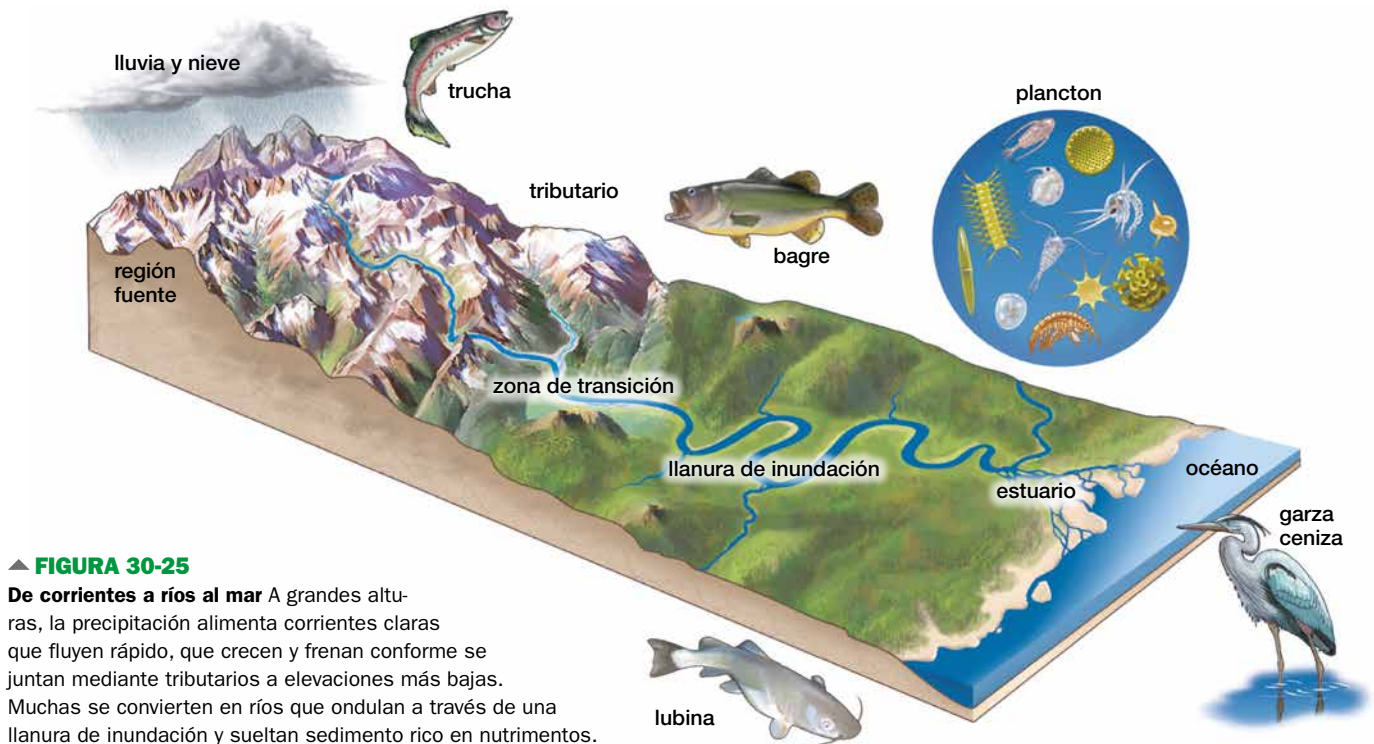
oxigenadas, lo que proporciona un hogar para las truchas que se alimentan de larvas de insectos y peces más pequeños.

A elevaciones menores, en la *zona de transición*, se funden pequeñas corrientes, y forman corrientes y ríos pequeños más anchos y de movimiento más lento. El agua se calienta un poco, y se transporta más sedimento desde tributarios, lo que proporciona nutrientes que permiten la proliferación de plantas acuáticas, algas y fitoplancton. Aquí se encuentran peces como lubina negra, perca azul y perca canadiense (todas requieren menos oxígeno que las truchas).

Conforme la tierra se vuelve más baja y más plana, el río se calienta, ensancha y lentifica, y forma meandros. El agua se enturbia con densas poblaciones de fitoplancton. Bacterias descomponedoras agotan el oxígeno en el agua más profunda, pero carpas y bagres todavía pueden proliferar a pesar de los bajos niveles de oxígeno. Cuando la precipitación o la nieve fundada es alta, el río puede inundar la tierra plana circundante, llamada *llanura de inundación*, y deposita sedimento sobre el ecosistema terrestre adyacente.

Los ríos desaguan en los lagos o en otros ríos que a final de cuentas por lo general conducen a un estuario, el área donde un río encuentra el océano (descrito más adelante). Cerca del nivel del mar, la mayoría de los ríos se mueven lentamente, y depositan su sedimento. En muchos casos, el sedimento interrumpe el flujo del río, y lo descompone en pequeños canales serpenteantes antes de vaciarse en el océano.

Impactos humanos En ocasiones se canalizan los ríos (profundizan y enderezan) para facilitar el tráfico fluvial, para evitar



▲ **FIGURA 30-25**

De corrientes a ríos al mar A grandes alturas, la precipitación alimenta corrientes claras que fluyen rápido, que crecen y frenan conforme se juntan mediante tributarios a elevaciones más bajas. Muchas se convierten en ríos que ondulan a través de una llanura de inundación y sueltan sedimento rico en nutrientes. Con el tiempo, la mayoría de los ríos fluyen hacia estuarios, donde se encuentran con el océano. Las comunidades de organismos de agua dulce cambian conforme el agua fluye de las montañas al océano.

inundaciones y permitir la agricultura a lo largo de sus bancos. La canalización aumenta la erosión del lecho del río y los bancos, porque el agua fluye más rápido en los ríos enderezados. Además, donde la inundación natural se evita, el suelo de la llanura de inundación ya no recibe más los nutrientes que antes depositaban ahí las inundaciones.

En Estados Unidos, poblaciones de salmón tanto del Pacífico como del Atlántico se han reducido de manera notable por las presas hidroeléctricas, la desviación del agua para agricultura, la erosión de las operaciones de tala y la pesca excesiva. En ambas costas de Estados Unidos, grupos federales, estatales y locales trabajan para restaurar los ríos y corrientes limpios y de flujo libre que sostienen las comunidades de salmón y la rica vida silvestre. Algunas presas en los estados de Washington y Maine se han removido para permitir que el salmón una vez más migre corriente arriba para reproducirse, en algunos casos por primera vez en más de 150 años.

Humedales

Los **humedales** de agua dulce, que incluyen cenagales, pantanos y ciénagas, son regiones donde el suelo está cubierto o saturado con agua. Los humedales sostienen densos crecimientos de algas y fitoplancton, así como plantas flotantes y de raíz, como el falso ciprés calvo. Los humedales proporcionan terrenos de apareamiento, alimento y cobijo para una gran variedad de aves (cigüeñas, somormujos, garzas, martín pescador y patos), mamíferos (castores, ratas almizcleras y nutrias), peces de agua dulce e invertebrados como cangrejo de río y libélulas.

Los humedales de agua dulce están entre los ecosistemas más productivos en América del Norte. Muchos están alrededor de los márgenes de lagos o en las llanuras de inundación de los ríos. Los humedales actúan como esponjas gigantes, y absorben agua y luego en forma gradual la liberan en los ríos, lo que convierte a los humedales en importantes defensas contra las inundaciones y la erosión. Los humedales también funcionan como filtros y purificadores naturales del agua. Conforme el agua fluye lentamente a través de ellos, partículas suspendidas caen al fondo. Las plantas de humedal y el fitoplancton absorben nutrientes como nitratos y fosfatos que se arrastraron desde tierra. Las bacterias descomponen muchos contaminantes orgánicos, y los vuelven inofensivos.

Impactos humanos Casi la mitad de los humedales de agua dulce en Estados Unidos (fuera de Alaska) se han perdido como resultado del desagüe y relleno para agricultura, vivienda y usos comerciales. La destrucción de los humedales hace que el agua cercana sea más susceptible a los contaminantes, reduce el hábitat de la vida silvestre y puede aumentar la severidad de las inundaciones.

Por fortuna, agencias locales, estatales y federales han cooperado para proteger los humedales existentes y restaurar algunos que se han degradado. Estas acciones se han combinado para frenar la pérdida de humedales en Estados Unidos. Un sondeo del U.S. Fish and Wildlife Service descubrió que, aunque tipos individuales de humedales de agua dulce se han expandido o encojido, su área total ha permanecido bastante constante en años recientes.

Biomás marinos

Los océanos pueden dividirse en zonas de vida caracterizada por la cantidad de luz que reciben y su proximidad a la orilla (**FIG. 30-26**). La **zona fótica** consta de aguas relativamente superficiales (hasta una profundidad de alrededor de 200 metros) donde la luz es lo suficiente intensa como para sostener la fotosíntesis. Bajo la zona fótica se encuentra la **zona afótica**, que se extiende hasta el fondo marino, con una profundidad máxima de alrededor de 11 mil metros en la fosa de las Marianas en el Océano Pacífico. La luz en la zona afótica no es adecuada para la fotosíntesis. Por lo tanto, casi toda la energía para sostener la vida debe extraerse del excremento y los cuerpos de los organismos que se hunden en la zona afótica desde la zona fótica arriba.

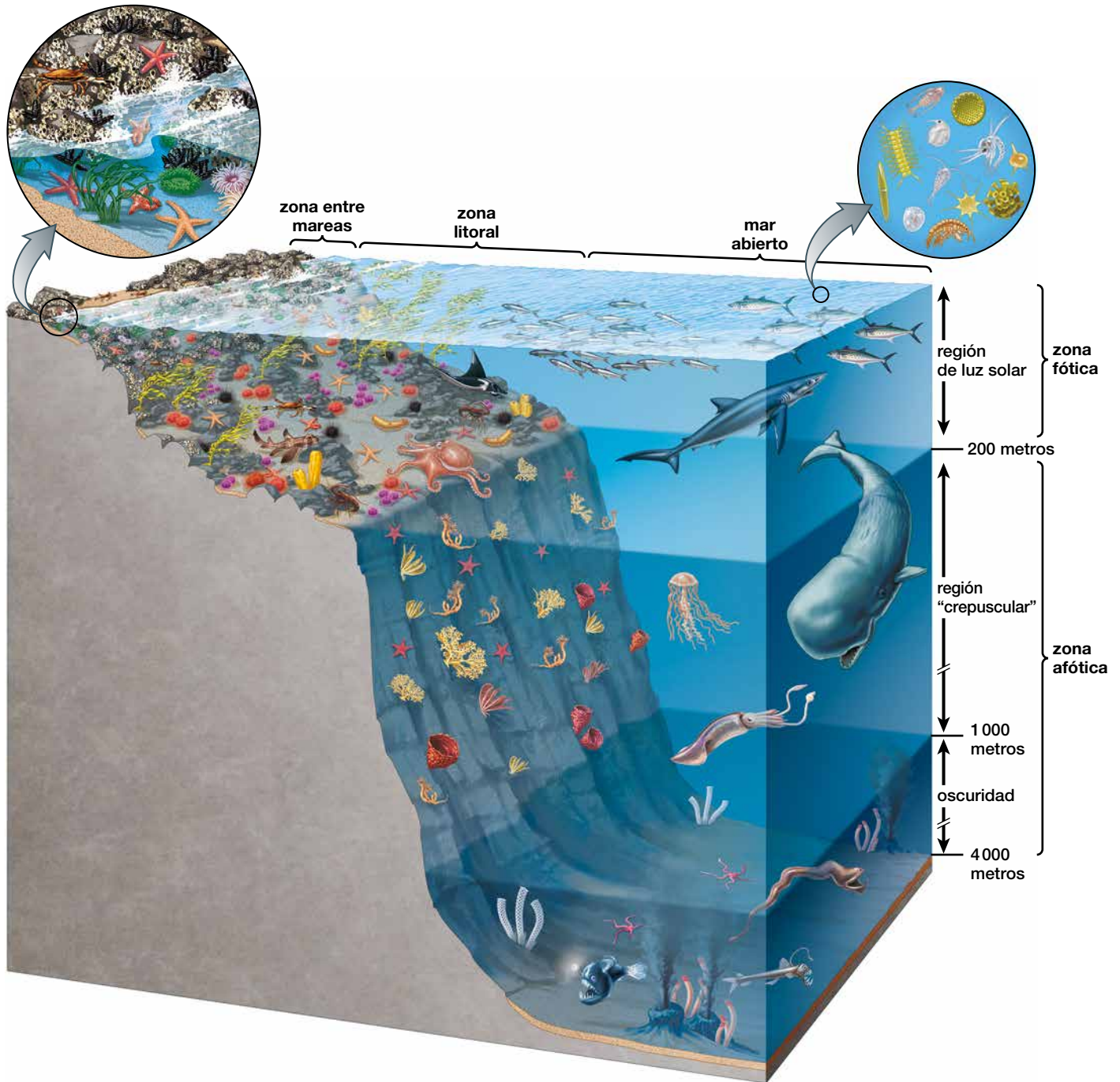
Puesto que sus niveles de agua suben y bajan con las mareas, los océanos no tienen una orilla definida. En vez de ello, la **zona entre mareas**, donde la tierra encuentra el océano, está alternativamente cubierta y expuesta por las mareas. La **zona litoral** se extiende hacia el mar desde la línea de marea baja, y aumenta de manera gradual en profundidad conforme la plataforma continental se inclina hacia abajo. Por lo general, se considera que la zona litoral termina, y comienza el **mar abierto**, donde el agua es suficientemente profunda como para que la acción de las olas ya no afecte el fondo, incluso durante fuertes tormentas.

Biomás marinos de aguas superficiales

Como en los lagos de agua dulce, las principales concentraciones de vida en los océanos se encuentran en aguas superficiales donde nutrientes y luz son abundantes. Tales ubicaciones incluyen estuarios, la zona entre mareas, y los bosques de kelp y los arrecifes de coral, que están ubicados sobre todo en la zona litoral.

Estuarios Un **estuario** es un área de agua salobre donde el agua dulce de uno o más ríos se mezcla con agua de mar (**FIG. 30-27a**). Las aguas de los estuarios varían en salinidad; las mareas altas, por ejemplo, traen un influjo de agua de mar, mientras que las lluvias fuertes llevan un pulso de agua dulce desde el río. Los estuarios sostienen enormes productividad y diversidad biológica. Muchas especies animales importantes para el comercio incluyen camarón, ostras, almejas, cangrejos y varios peces que pasan parte de sus vidas en estuarios. Docenas de especies de aves, incluidos patos, cisnes y aves zancudas, se alimentan y anidan en estuarios.

Zona entre mareas En la zona entre mareas, los organismos deben adaptarse para sobrevivir tanto sumergidos en agua de mar como expuestos al aire conforme las mareas suben y bajan. Durante las lluvias intensas, los organismos en las mareas y marismas también pueden experimentar significativa dilución de agua de mar. En las playas rocosas, los percebes (crustáceos con concha) y los mejillones (moluscos) filtran fitoplancton del agua en la marea alta, y cierran sus conchas en la marea baja para resistir el secado. En la marea alta, las estrellas de mar depredan mejillones abiertos para comerlos, erizos marinos se dan un festín con las algas que recubren las rocas, y anémonas extienden sus tentáculos para capturar crustáceos y pequeños peces que pasan (**FIG. 30-27b**). La zona entre mareas de las playas arenosas y marismas por lo general



▲ **FIGURA 30-26 Zonas de vida marina** La fotosíntesis sólo puede ocurrir en la zona fótica de luz solar, que incluye la zona entre mareas, la zona litoral y las aguas superiores del mar abierto. Se muestran profundidades aproximadas de varias regiones, aunque éstas varían de manera considerable dependiendo de la claridad del agua; observa que las profundidades no se dibujan a escala. Casi todos los organismos que pasan sus vidas en la zona afótica dependen del material orgánico que se deposita desde la zona fótica arriba de ella.

tiene menos diversidad pero aún así contiene vida, incluidos organismos como cangrejos areneros y gusanos de madriguera.

Bosques de kelp El kelp son enormes algas café que pueden crecer hasta 50 metros de altura (consulta el Capítulo 21). El kelp con frecuencia se presenta en densas cadenas llamadas

bosques de kelp, que se encuentran a lo largo del mundo en aguas frías de la zona litoral (**FIG. 30-27c**). Los bosques de kelp proporcionan alimento y refugio a una sorprendente variedad de animales, incluidos gusanos anélidos, anémonas, erizos de mar, caracoles, estrellas de mar, langostas, cangrejos, peces, focas y nutrias.



(a) Un estuario



(b) Una marisma



(c) Un bosque de kelp submarino



(d) Un arrecife de coral tropical

▲ **FIGURA 30-27 Biomas marinos de agua superficial** (a) La vida florece en los estuarios, donde el agua dulce del río se mezcla con el agua de mar. Las plantas de las ciénagas salitrosas ofrecen cobijo a peces e invertebrados de los que se alimentan las garcetas (aquí mostradas) y muchas otras aves. (b) Aunque golpeadas por las olas y cocinadas por el Sol, las marismas en la zona entre mareas albergan una brillante diversidad de invertebrados. (c) Los bosques de kelp son hogar de una sorprendente diversidad de invertebrados y peces, como estos brillantes garibaldis anaranjados. (d) Los arrecifes de coral proporcionan hábitat para muchas especies de peces e invertebrados.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué los estuarios y otros ecosistemas costeros tienen mayor productividad que el mar abierto?

Arrecifes de coral Los corales son parientes de las anémonas y las medusas. Algunos corales construyen esqueletos de carbonato de calcio. Estos esqueletos se acumulan a lo largo de cientos o miles de años, y construyen los **arrecifes de coral** (FIG. 30-27d). Estos arrecifes son más abundantes en las aguas tropicales, donde las temperaturas por lo general varían entre 20 y 30 °C. Grandes arrecifes se encuentran en los Océanos Pacífico e Índico, el Caribe y el Golfo de México tanto al norte como el sur de Florida. Los arrecifes de coral proporcionan anclaje, cobijo y alimento a una

diversa comunidad de algas, peces e invertebrados como camarones, esponjas y pulpos. Los arrecifes son hogar de más de 90 mil especies conocidas, tal vez con un millón todavía por descubrir.

La mayoría de los corales que construyen arrecifes albergan en sus cuerpos protistas fotosintéticos unicelulares, llamados dinoflagelados. La relación es mutuamente benéfica: los dinoflagelados se benefician de los altos niveles de nutrientes y dióxido de carbono dentro de los corales, y los dinoflagelados proporcionan a los corales alimento producido mediante fotosíntesis. Puesto que

los dinoflagelados requieren luz solar para la fotosíntesis, los corales que construyen arrecifes sólo pueden proliferar dentro de la zona fótica, por lo general a profundidades de menos de 40 metros. Los dinoflagelados dan a muchos corales sus brillantes colores.

Impactos humanos El crecimiento de la población humana aumenta el conflicto entre la conservación de los ecosistemas costeros como hábitats de vida silvestre y el desarrollo de dichas áreas para extracción de energía, vivienda, puertos y marinas. Los estuarios están amenazados por el escurrimiento proveniente de las operaciones agrícolas, que con frecuencia proporcionan un exceso de nutrientes a partir de fertilizantes y excrementos del ganado. Esto aumenta el crecimiento excesivo de algas y bacterias fotosintéticas. Cuando estos organismos mueren, proporcionan nutrientes que estimulan el crecimiento de descomponedores, cuyo metabolismo agota el oxígeno del agua, y matan tanto a peces como a invertebrados.

Los arrecifes de coral enfrentan múltiples amenazas. Cualquier cosa que disminuya la claridad del agua lesiona a los socios fotosintéticos del coral e impide el crecimiento del coral. El escurrimiento proveniente de granjas, agricultura, tala y construcción lleva cieno y nutrientes en exceso. Moluscos, tortugas, peces, crustáceos y los mismos corales son recolectados de los arrecifes más rápido de lo que pueden reproducirse. Remover escaros e invertebrados con frecuencia conduce a una explosión de algas que asfixian a los arrecifes.

Aun cuando requieren agua cálida, los arrecifes de coral son vulnerables al calentamiento global causado por el aumento de CO₂ en la atmósfera. Cuando las aguas se vuelven muy calientes,

los corales expulsan a sus coloridos dinoflagelados fotosintéticos y parecen blanquearse (consulta el Capítulo 31). Los dinoflagelados regresan si el agua se enfría, pero cuando las temperaturas del agua permanecen muy altas durante mucho tiempo, los corales pueden morir de hambre. El aumento de CO₂ también acidifica lentamente los océanos, lo que reduce la capacidad de los corales para construir sus esqueletos de carbonato de calcio.

Hay algunas buenas noticias. Muchos países ahora reconocen los enormes beneficios de los arrecifes de coral, incluidos beneficios económicos por el turismo, y trabajan para proteger sus arrecifes. El Parque Marino de la Gran Barrera de Coral de Australia y el Monumento Nacional Marino Papahānaumokuākea de las Islas Hawaianas protegen enormes sistemas de arrecifes. De manera colectiva, alrededor de 20 mil especies conocidas florecen en estos dos importantes sitios de biodiversidad.

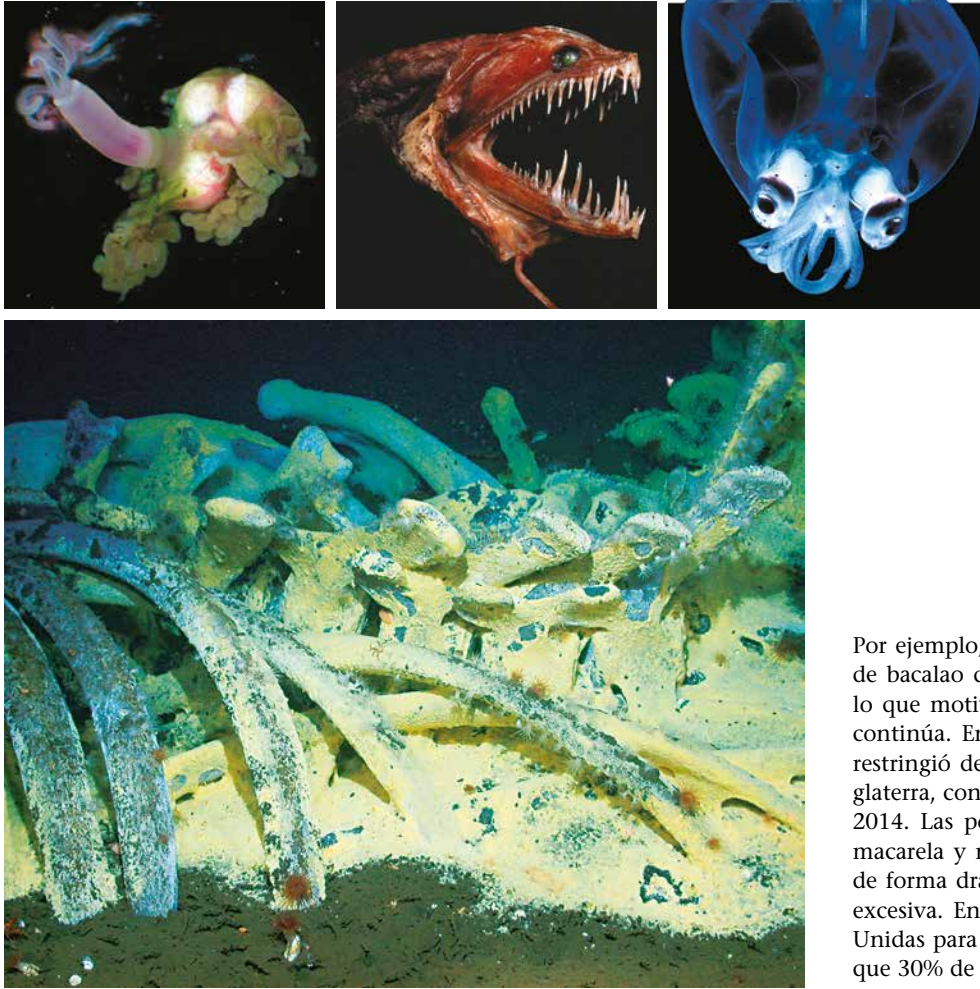
El mar abierto

Más allá de las regiones costeras se encuentran grandes áreas de océano donde el fondo es muy profundo para permitir el anclaje de plantas y todavía recibir suficiente luz para crecer. En consecuencia, la mayor parte de la vida en el mar abierto depende de la fotosíntesis realizada por fitoplancton que habita en la zona fótica. El zooplancton, como pequeños crustáceos con forma de camarón, consume fitoplancton y a su vez es comido por invertebrados más grandes, peces pequeños e incluso algunos mamíferos marinos, como las ballenas jorobadas y las ballenas azules (**FIG. 30-28**).

Incluso en la zona fótica, la cantidad de vida en el mar abierto varía enormemente de un lugar a otro, sobre todo debido a diferencias en la disponibilidad de nutrientes. Los nutrientes los



◀ **FIGURA 30-28 El mar abierto** El mar abierto sostiene abundante vida en la zona fótica, incluidas las ballenas, como estas jorobadas que se alimentan de krill (abajo izquierda). Los animales en el mar abierto, incluidas ballenas, krill y medusas (abajo medio), a final de cuentas dependen del fitoplancton, los productores fotosintéticos de la zona fótica (abajo derecha).



◀ **FIGURA 30-29** **Moradores de las profundidades** El esqueleto de una ballena proporciona una bonanza de nutrientes submarinos. Un gusano zombie (arriba izquierda) inserta su cuerpo inferior con forma de raíz en los huesos del esqueleto de la ballena en descomposición. Otros moradores de las profundidades incluyen un pez víbora (arriba medio), cuyas enormes mandíbulas y afilados dientes le permiten asir y tragar su presa completa, y un calamar casi transparente, con tentáculos cortos abajo de ojos protuberantes (arriba derecha).

proporcionan dos fuentes principales: el escurrimiento desde tierra y la surgencia desde las profundidades marinas. La **surgencia de aguas profundas** lleva agua fría, cargada con nutrientes, desde las profundidades marinas hacia la superficie. Grandes áreas de surgencia de aguas profundas ocurren alrededor de la Antártida y a lo largo de las costas occidentales, incluidas las de California, Perú y África occidental. Las aguas ricas en nutrientes que sostienen una gran comunidad de fitoplancton son verdosas y relativamente turbias. En contraste, la claridad azul de muchas aguas tropicales se debe a la falta de nutrientes, lo cual limita la concentración de fitoplancton en el agua.

Impactos humanos La contaminación y la pesca excesiva son dos grandes amenazas del mar abierto. Por ejemplo, desperdicios plásticos, llevados desde tierra o tirados de manera deliberada al mar, con frecuencia son confundidos como alimento por tortugas marinas, gaviotas, marsopas, focas y ballenas. Los animales que consumen estos desperdicios pueden morir por obstrucción de sus sistemas digestivos. El petróleo proveniente de derrames de buques petroleros, escurrimientos desde vertederos inadecuados en tierra, y fugas de pozos petroleros marinos contamina el mar abierto. Algunos componentes del petróleo producen defectos de desarrollo mortales en varios organismos marinos.

Muchas poblaciones de peces se cosechan de forma no sustentable como resultado de la creciente demanda de pescado y las enormemente eficientes técnicas de pesca (véase el Capítulo 31).

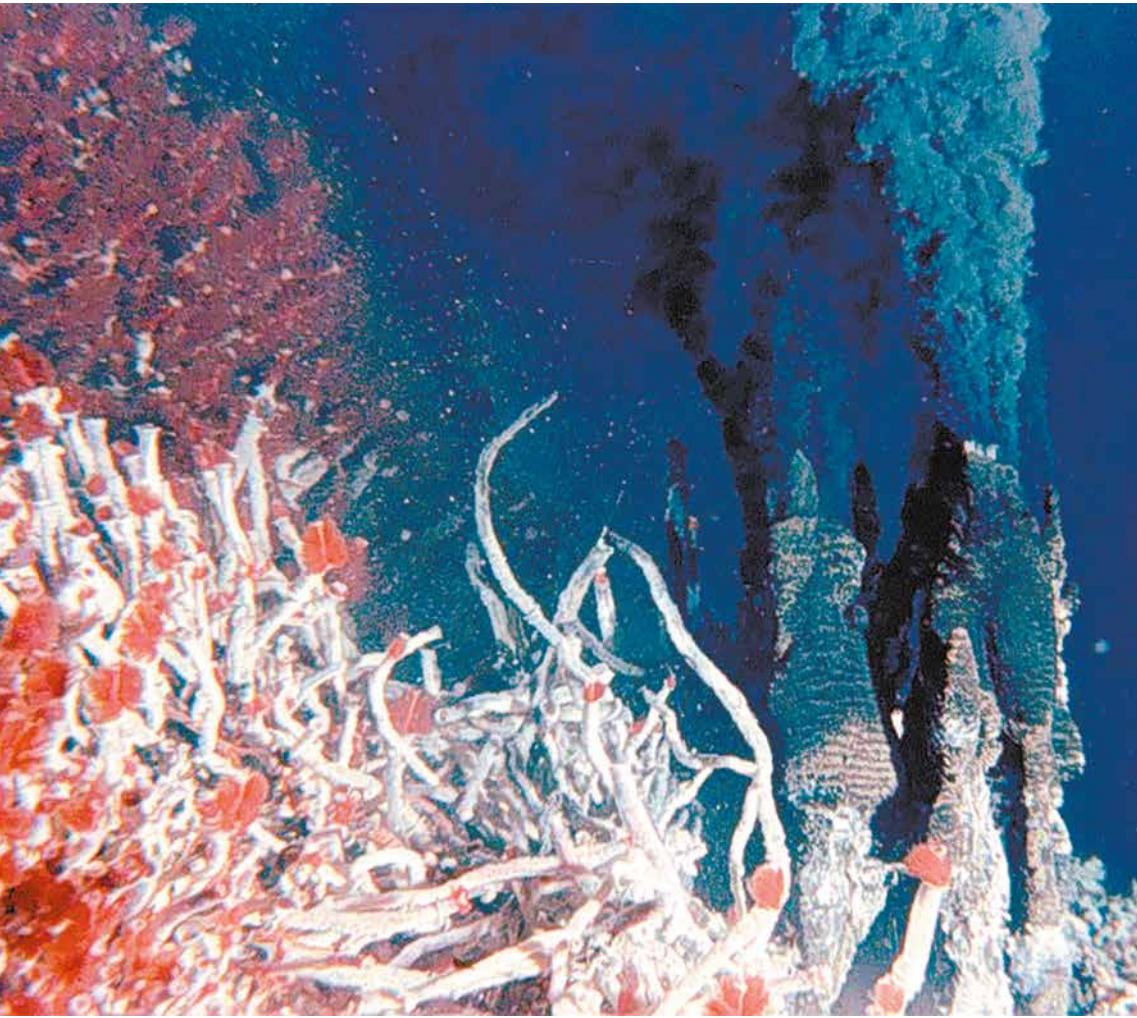
Por ejemplo, las algunas vez abundantes poblaciones de bacalao del este de Canadá colapsaron en 1992, lo que motivó una moratoria de pesca que todavía continúa. En 2013, la pesca de bacalao también se restringió de forma severa en la costa de Nueva Inglaterra, con mayores restricciones reglamentadas en 2014. Las poblaciones de atún aleta azul, merluza, macarela y muchos otros peces también declinaron de forma dramática en el Pacífico debido a la pesca excesiva. En 2014, la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura estimó que 30% de las poblaciones de peces marinos se pescaban en niveles no sustentables.

Ahora se hacen esfuerzos para evitar la pesca excesiva. Muchos países establecieron cuotas sobre los peces cuyas poblaciones están amenazadas. Las restricciones pesqueras han tenido éxito en la reconstrucción de las poblaciones de peces como el pez escorpión americano y el pez espada del Atlántico. En todo el mundo, cada vez más se establecen reservas marinas, donde está prohibida la pesca, lo que produce mejoras sustanciales en la diversidad, número y tamaño de los animales marinos. Las áreas cercanas también se benefician porque las reservas actúan como guarderías y ayudan a restaurar poblaciones afuera de las reservas.

El lecho marino

Puesto que la cantidad de luz en la zona afótica es inadecuada para la fotosíntesis, la mayor parte del alimento en la zona afótica proviene del excremento y los cuerpos muertos que caen desde arriba. No obstante, la vida que se encuentra en el lecho marino es sorprendente en cantidad y variedad, incluidos gusanos, pepinos de mar, estrellas de mar, moluscos, calamares y peces de formas extrañas (**FIG. 30-29**). Poco se sabe del comportamiento y la ecología de estas criaturas exóticas, que casi nunca sobreviven si se llevan a la superficie.

Comunidades enteras se alimentan de los cuerpos de ballenas muertas, cada una de las cuales contiene un promedio de 40 toneladas de alimento. Cuando el cadáver de una ballena llega al fondo marino, peces, cangrejos, gusanos y caracoles infestan el ca-



◀ **FIGURA 30-30 Comunidades de chimeneas hidrotermales** Las chimeneas hidrotermales escupen agua supercaliente rica en minerales que proporcionan tanto energía como nutrientes a la comunidad de la chimenea hidrotermal. Los gusanos tubo rojo gigantes pueden alcanzar casi 3 metros de largo y vivir hasta 250 años (izquierda). El pie de este caracol está protegido con escamas recubiertas con sulfuro de hierro (derecha).



dáver y extraen nutrientes de su carne y huesos. Los “gusanos zombi” comedores de huesos cavan un túnel en el hueso y absorben nutrientes. Bacterias anaerobias completan la descomposición del hueso y proporcionan alimento a almejas, gusanos, mejillones y crustáceos.

Comunidades de chimeneas hidrotermales En 1977, geólogos que exploraban la falla de las Galápagos (un área del lecho Pacífico donde se separan las placas que forman la corteza de la Tierra) encontraron grietas en el lecho marino, que llamaron chimeneas hidrotermales (“agua caliente”). Las chimeneas hidrotermales emiten agua supercalentada que contiene sulfuros y otros minerales (**FIG. 30-30**). Alrededor de las chimeneas hay **comunidades de chimeneas hidrotermales** de peces rosas, cangrejos blancos ciegos, mejillones enormes, almejas blancas, anémonas de mar, gusanos tubo gigantes y una especie de caracol ataviado con placas de armadura cargadas de hierro (Fig. 30-30, derecha). Cientos de especies se han encontrado cerca de estas chimeneas, que ahora se han descubierto en muchas regiones del mar profundo donde se separan las placas tectónicas, lo que permite la salida de material del interior de la Tierra.

En este ecosistema único por completo oscuro, bacterias sulfurosas funcionan como productores. En lugar de fotosíntesis, las bacterias sulfurosas usan **quimiosíntesis** para elaborar moléculas orgánicas a partir de dióxido de carbono y aprovechar la energía de una fuente que es mortal para la mayoría de las demás

formas de vida: ácido sulfhídrico, descargado de las chimeneas. Muchos animales de las chimeneas hidrotermales consumen directamente las bacterias sulfurosas; otros, como el gusano tubo gigante, alojan bacterias quimiosintéticas dentro de sus cuerpos y viven de los subproductos del metabolismo bacteriano. Los gusanos tubo derivan su color rojo de una forma única de hemoglobina que transporta ácido sulfhídrico hacia su bacteria simbiótica.

Las bacterias y arqueas que habitan las comunidades de las chimeneas hidrotermales pueden sobrevivir a temperaturas en extremo altas; algunas pueden vivir a 106 °C; la tremenda presión en la profundidad marina evita que el agua hierva a temperaturas muy por arriba de su punto de ebullición a nivel del mar. Los científicos investigan cómo las enzimas y otras proteínas de estos microbios amantes del calor pueden seguir funcionando a tan altas temperaturas.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los principales biomas de agua dulce y marinos?
- explicar cómo la profundidad del agua y la proximidad a la orilla ayudan a determinar la naturaleza y abundancia de vida en cada uno?
- describir algunos efectos que los seres humanos tienen sobre los biomas acuáticos?

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Alimento de los dioses

La demanda mundial de café y chocolate tal vez continuará en aumento. ¿Quiénes cultivan café y cacao pueden satisfacer esta demanda, disfrutar de un ingreso razonable y al mismo tiempo ayudar a conservar los bosques lluviosos? Eso depende sobre todo de cómo se cultivan las plantas de café y cacao.

Las plantaciones a pleno Sol, en las cuales la vegetación original se removió por completo y se sustituyó con monocultivos de café o cacao, con frecuencia tienen las mayores producciones de café o cacao, pero al costo de menor calidad, uso sustancial de fertilizantes y pesticidas, y poca biodiversidad. Las plantas a la sombra por lo general proporcionan productos de mayor calidad y más biodiversidad, pero algunas plantaciones a la sombra son mejores que otras. Por ejemplo, la mayor parte del café proveniente de México crece en plantaciones a la sombra, pero con frecuencia sólo bajo una cubierta escasa de algunas especies de árboles, que no ofrecen un hábitat suficientemente diverso para las aves y otras especies del bosque lluvioso. En contraste, en las plantaciones rústicas, el dosel permanece intacto, porque del bosque lluvioso sólo se remueven las plantas de bajo crecimiento para dejar espacio para las plantas de café o cacao. El Smithsonian Migratory Bird Center, la Rainforest Alliance y organizaciones similares pueden certificar las plantaciones rústicas que promueven la diversidad y la producción sustentable. Para lograr la certificación, las plantaciones deben incluir una

diversidad de especies de árboles. Algunas plantaciones rústicas ofrecen un hogar para más de 150 diferentes especies de aves, que comen frutos o insectos que florecen en los árboles y el suelo húmedo.

¿Las plantaciones rústicas son buenas para la biodiversidad pero son mal negocio para los agricultores? No, si están bien gestionadas. En muchos casos, el dosel de los árboles sirve como una fuente adicional de alimento o ingreso para los agricultores, que proporcionan cítricos, plátanos, guayabas y madera. La mayor calidad del cacao y el café, combinada con la certificación por parte del Bird Center o de la Rainforest Alliance, por lo general proporcionan a los agricultores mayor precio para sus productos y, en consecuencia, mayores ingresos.

CONSIDERA ESTO Los ecologistas argumentan que es ecológica y económicamente ventajoso gestionar los ecosistemas de la Tierra como una inversión a largo plazo en lugar de como un beneficio a corto plazo, y dejar que los ecosistemas naturales prosperen mientras simultáneamente proporcionan productos necesarios para las personas. Investiga acerca de un producto natural sustentable (por ejemplo, un producto boscoso o un tipo de pez). ¿La fuente de este producto se sobreexplotó alguna vez? ¿Qué medidas se tomaron para garantizar la sustentabilidad? ¿Qué retos puede traer el futuro, y cómo pueden superarse dichos retos?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

30.1 ¿Qué determina la distribución de la vida sobre la Tierra?

Los requisitos para la vida sobre la Tierra incluyen nutrimentos, energía, agua líquida y un rango de temperatura adecuado. En los ecosistemas acuáticos, el agua líquida está disponible con facilidad; la luz solar, los nutrimentos y la temperatura determinan la distribución y abundancia de la vida. Sobre tierra, la energía de la luz solar y los nutrimentos por lo general son abundantes; la distribución de la vida está determinada sobre todo por la humedad del suelo, que a su vez lo está por la precipitación y la temperatura. Los requisitos para la vida ocurren en patrones específicos sobre la Tierra, lo que resulta en comunidades características a gran escala llamadas biomas.

30.2 ¿Qué factores influyen el clima de la Tierra?

Debido a la curvatura de la Tierra, los rayos del Sol son casi verticales y pasan a través de la menor cantidad de atmósfera en el ecuador; hacia los polos, los rayos están más inclinados y deben penetrar más atmósfera. Por ende, el ecuador está uniformemente caliente, mientras que mayores latitudes tienen menores temperaturas globales. La inclinación de la Tierra sobre su eje produce variaciones estacionales en el clima a latitudes norte y sur conforme la Tierra orbita el Sol. El aire caliente que asciende y el aire frío que baja en patrones regulares de norte a sur produce áreas de baja y alta humedad. Estos patrones se modifican por los vientos prevaletentes, la presencia y la topografía de los continentes, y por la proximidad a los océanos.

30.3 ¿Cuáles son los principales biomas terrestres?

El bioma de bosque lluvioso tropical, ubicado cerca del ecuador, es cálido y húmedo todo el año. Los bosques lluviosos tropicales están dominados por árboles siempre verdes de hojas anchas. La mayoría de los nutrimentos se encuentran en la vegetación. La mayor parte de los animales viven en los árboles. Los bosques lluviosos tienen la mayor productividad y biodiversidad sobre la Tierra. Un poco más lejos del ecuador, las estaciones húmedas alternan con estaciones secas durante las cuales los árboles pierden sus hojas, lo que produce bosques caducifolios tropicales. Los bosques de arbustos y las sabanas reciben menos lluvia que los bosques caducifolios tropicales y tienen extensas estaciones secas. Las sabanas se caracterizan por árboles enormemente espaciados con césped que crece bajo ellos. La mayoría de los desiertos, que reciben menos de 25 centímetros de lluvia al año, se localizan alrededor de las latitudes 30° N y 30° S, o en las sombras de lluvia de las cadenas montañosas. En los desiertos, las plantas están ampliamente espaciadas y tienen adaptaciones para conservar el agua. Los animales tienen mecanismos tanto conductuales como fisiológicos para evitar el calor excesivo y conservar el agua. El chaparral existe en condiciones parecidas a desierto que son moderadas por su proximidad a una costa, lo que permite el crecimiento de árboles pequeños y arbustos resistentes a la sequía. Los pastizales ocurren en el centro de los continentes. Estos biomas tienen una cubierta de césped continua y pocos árboles. Precipitación relativamente baja, incendios y severas sequías evitan el crecimiento de árboles. Los pastizales tienen los suelos más ricos del mundo y se han convertido sobre todo a la agricultura. Los bosques caducifolios templados, cuyos árboles de hoja ancha se desprenden de sus hojas en invierno, dominan la mitad oriental de Estados Unidos y también se encuentran en Europa y el este de Asia. Precipitación moderada y falta de sequías severas permiten el crecimiento de árboles caducifolios, que dan sombra al suelo boscoso, lo cual evita el

crecimiento de céspedes. Los bosques lluviosos templados, dominados por coníferas, se encuentran en regiones costeras con lluvia alta y temperaturas moderadas. El bosque septentrional de coníferas casi da vuelta a la Tierra abajo de la región ártica. Está dominado por coníferas cuyas pequeñas agujas cerosas están adaptadas para conservar agua y sacar ventaja de la breve época de crecimiento. La tundra es un desierto congelado donde el permafrost evita el crecimiento de árboles y los arbustos permanecen achaparrados. La tundra se encuentra tanto en el Ártico como en las cimas de las montañas.

30.4 ¿Cuáles son los principales biomas acuáticos?

Sólo en aguas superficiales la luz solar es suficientemente intensa para la fotosíntesis. Los nutrimentos se encuentran en sedimentos del fondo, escurridos de la tierra circundante o proporcionados por surgencia de aguas profundas en aguas marinas cercanas a la costa.

En los lagos de agua dulce, la zona litoral recibe tanto luz solar como nutrimentos, y sostiene la mayor cantidad de vida. La zona limnética es la región bien iluminada del agua abierta donde florecen protistas fotosintéticos. En la zona profunda de los lagos grandes, la luz es inadecuada para la fotosíntesis, y los detritos proporcionan la mayor parte de la energía. Los lagos oligotróficos son claros, bajos en nutrimentos y sostienen comunidades escasas. Los lagos eutróficos son ricos en nutrimentos y sostienen comunidades densas. Durante la sucesión, los lagos cambian desde una condición oligotrófica hacia una eutrófica.

Las corrientes comienzan en una región fuente, con frecuencia en montañas, donde la lluvia y la nieve proporcionan el agua. El agua fuente por lo general es clara, alta en oxígeno y baja en nutrimentos. En la zona de transición, las corrientes se unen para formar ríos que llevan sedimento desde tierra y sostienen una comunidad más grande. En su camino hacia lagos u océanos, los ríos entran a llanuras de inundación relativamente planas, donde depositan nutrimentos, siguen rutas en meandros y desbordan sobre la tierra durante las inundaciones.

La mayor parte de la vida en los océanos se encuentra en agua poco profunda, donde la luz solar puede penetrar y se concentra cerca de los continentes, en particular en áreas de surgencia, donde los nutrimentos son más abundantes. Los estuarios son áreas muy productivas donde los ríos encuentran el océano. La zona entre mareas, alternativamente cubierta y expuesta por las mareas, aloja organismos que pueden soportar olas y la exposición al aire. Los bosques de kelp crecen en áreas costeras frías ricas en nutrimentos y proporcionan alimento y refugio a muchos animales. Los arrecifes de coral, que se forman con los esqueletos de los corales, se encuentran sobre todo en mares tropicales poco profundos. Los arrecifes de coral sostienen un ecosistema extremadamente diverso. En el mar abierto, la mayoría de la vida se encuentra en la zona fótica, donde la luz sostiene la fotosíntesis realizada por el fitoplancton. En la zona afótica, la vida se sostiene por los nutrimentos que caen desde la zona fótica. El lecho marino profundo yace dentro de la zona afótica. Los cadáveres de las ballenas ofrecen una bonanza de nutrimentos que sostiene una sucesión de comunidades únicas. Las comunidades especializadas de las chimeneas hidrotermales, sostenidas por bacterias quimiosintéticas, florecen a grandes profundidades en aguas calentadas mediante procesos geotérmicos.

Términos clave

agujero en la capa de ozono	558	bosque caducifolio	
arrecife de coral	576	tropical	563
biodiversidad	562	bosque de kelp	575
bioma	555	bosque lluvioso	
bosque caducifolio		templado	568
templado	568	bosque lluvioso tropical	562

bosque septentrional		pastizal	567
de coníferas	569	permafrost	570
bosque tropical de arbustos	563	plancton	572
capa de ozono	555	quimiosíntesis	579
chaparral	566	sabana	564
clima	555	sombra de lluvia	561
comunidad de chimenea		surgencia de aguas profundas	578
hidrotermal	579	tundra	570
desertificación	566	zona afótica	574
desierto	565	zona entre mareas	574
estuario	574	zona fótica	574
fitoplancton	572	zona limnética	572
giro	560	zona litoral	571, 574
humedales	574	zona profunda	572
lago eutrófico	572	zooplancton	572
lago oligotrófico	572		
mar abierto	574		

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- ¿Cuál de los siguientes elementos *no* caracteriza al bioma bosque lluvioso tropical?
 - temperaturas cálidas todo el año
 - lluvia abundante
 - suelo rico en nutrimentos
 - enorme biodiversidad
- El bioma que en su mayoría está cubierto por césped y árboles dispersos, con temperaturas cálidas todo el año y pronunciadas estaciones húmeda y seca, es
 - el bosque caducifolio tropical.
 - la sabana.
 - el desierto.
 - el bosque tropical de arbustos.
- La parte de un lago de agua dulce que casi siempre contiene la más abundante vida vegetal y animal es la
 - zona profunda.
 - zona afótica.
 - zona limnética.
 - zona litoral.
- ¿Cuál de los siguientes enunciados acerca de los ecosistemas oceánicos es cierto?
 - Las aguas superficiales usualmente tienen abundante luz solar pero bajos niveles de nutrimentos.
 - Puesto que no hay suficiente luz solar para la fotosíntesis, las aguas profundas por lo general no tienen vida.
 - Las aguas superficiales en el mar abierto tienen la mayor productividad.
 - La vida cerca de las chimeneas hidrotermales depende de la fotosíntesis para su energía.
- Conforme el clima global se calienta, ¿cuál de los siguientes cambios en la distribución de biomas es probable que ocurra?
 - Dispersión de bosques de coníferas hacia elevaciones menores en las montañas
 - Dispersión de tundra a menores elevaciones en las montañas
 - Dispersión de bosques septentrionales de coníferas más hacia el norte
 - Dispersión de bosques septentrionales de coníferas más hacia el sur

Llena los espacios

1. La inclinación de la Tierra sobre su eje produce _____. Los climas costeros son más moderados debido a _____. Una región seca en el lado de una cadena montañosa que da frente a la dirección de alejamiento de los vientos prevalecientes se llama _____.
2. De los cuatro requisitos principales para la vida, ¿cuáles son los más importantes para determinar la naturaleza y distribución de los biomas terrestres? _____, _____. ¿Cuáles son los más importantes para los ecosistemas acuáticos? _____, _____, _____.
3. Los ecosistemas terrestres más diversos biológicamente son _____. Los ecosistemas acuáticos más diversos biológicamente son _____.
4. La porción poco profunda de un gran lago de agua dulce se llama _____. El plancton fotosintético se llama _____; el plancton no fotosintético se llama _____. La porción de agua abierta de un lago se divide en dos zonas, la _____ superior y la _____ inferior. Los lagos que son bajos en nutrientes se describen como _____. Los lagos altos en nutrientes se describen como _____. Los ecosistemas de agua dulce más diversos son _____.
5. Los productores primarios del mar abierto son principalmente _____. Las comunidades de chimeneas hidrotermales están sostenidas por bacterias que obtienen energía mediante el proceso de _____, que usa el compuesto _____ como fuente de energía. Cerca de las chimeneas hidrotermales el agua puede estar a temperaturas por arriba del punto de ebullición de la superficie, pero no hierve debido a _____.

Preguntas de repaso

1. Explica cómo las corrientes de aire contribuyen a la formación de bosques lluviosos y grandes desiertos.
2. ¿Cómo se llaman las grandes corrientes oceánicas aproximadamente circulares? ¿Qué efecto tienen sobre el clima y dónde es más fuerte ese efecto?

3. Explica por qué subir una montaña en el hemisferio norte te lleva a través de biomas similares a los que encontrarías al viajar al norte una larga distancia.
4. ¿Dónde se concentran los nutrientes del bioma bosque lluvioso tropical? ¿Por qué la vida en el bosque lluvioso tropical se concentra alto sobre el suelo?
5. Menciona algunas adaptaciones de los cactus del desierto y los animales del desierto ante el calor y la sequía.
6. ¿Qué es desertificación?
7. ¿Cómo se adaptaron los árboles del bosque septentrional de coníferas a una falta de agua y una estación de crecimiento corta?
8. ¿Cómo difieren los biomas caducifolios y de coníferas?
9. ¿Qué factor ambiental explica mejor por qué el bioma natural es pradera de césped corto en el este de Colorado, pradera de césped alto en Illinois y bosque caducifolio en Ohio?
10. ¿Dónde es más abundante la vida en los océanos y por qué?
11. Distingue entre las zonas litoral, limnética y profunda de los lagos en términos de su ubicación y las comunidades que sostienen.
12. Distingue entre lagos oligotróficos y eutróficos. Describe un escenario natural y uno creado por seres humanos bajo los cuales un lago oligotrófico pueda convertirse en un lago eutrófico.
13. Compara las zonas fuente, de transición y llanura de inundación de corrientes y ríos.
14. Distingue entre las zonas fótica y afótica del océano. ¿Cómo obtienen nutrientes los organismos de la zona fótica? ¿Cómo se obtienen nutrientes en la zona afótica?

Aplicación de conceptos

1. Fairbanks, Alaska, las planicies del este de Montana y Tucson, Arizona, tienen todos más o menos la misma precipitación anual. Explica por qué estos lugares contienen vegetación muy diferente.
2. Con las figuras 30-3 y 30-4 como punto de partida, explica por qué los biomas terrestres no están equitativamente distribuidos en bandas de latitud a través de la superficie de la Tierra. Explica cómo tus mecanismos propuestos se aplican a dos ubicaciones específicas.

31

CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD DE LA TIERRA



Exterminar los lobos en el Parque Nacional Yellowstone puso en peligro todo un ecosistema.

ESTUDIO DE CASO

parque han variado desde más o menos 100 hasta 170. Pocos años después de que los lobos se reintrodujeron en el parque, las poblaciones de alces comenzaron a declinar. También cambió el comportamiento de los alces. Ellos pasan más tiempo vigilando y menos tiempo comiendo. Los

Los lobos de Yellowstone

EN 1926, LOS DOS ÚLTIMOS LOBOS del Parque Nacional Yellowstone fueron asesinados por guardias del parque. ¿Por qué de manera intencional se exterminaban lobos en un parque nacional? Porque, cuando el Congreso estableció el parque en 1872, el Secretario del Interior instruyó “proteger contra la destrucción sin sentido de la caza y pesca”. La depredación de los lobos a los alces se consideró “destrucción sin sentido”, de modo que todos los lobos fueron asesinados. Pero ello evidenció que el que no hubiera lobos significaba demasiados alces, los que a su vez devastaron el parque. Tan pronto como la década de 1930, los científicos notaron que álamos, chopos y sauces eran sobreexplotados. De hecho, desde mediados de los 1930 y hasta 1997, en 87 sitios de estudio en el norte de Yellowstone, ni un solo retoño de álamo sobrevivió.

En 1987, el Servicio de Pesca y Vida Salvaje estadounidense, encargado de restaurar las especies en peligro de extinción, propuso trasplantar lobos desde Canadá a Yellowstone. Después de considerable debate, 31 lobos se liberaron en Yellowstone en 1995 y 1996. Desde 2000, las poblaciones de lobos en el

retoños de álamo sufrieron menos depredación y comenzaron a crecer de nuevo, lo que proporcionó aumento de hábitat para muchas otras especies, incluidas flores silvestres y aves canoras. Aunque es muy difícil probar que la restauración de lobos es la causa del declive en alces y el renacimiento de los álamos, la mayoría de los ecólogos que estudian el ecosistema de Yellowstone concluyeron que los lobos de hecho provocaron estos profundos cambios.

El impacto de los lobos en Yellowstone sólo es un ejemplo de la importancia de la **biodiversidad**: la suma total de la tremenda variedad de vida de la Tierra, incluidos genes, especies, comunidades y ecosistemas. Cuando los lobos fueron exterminados de Yellowstone en 1926, todavía había osos grizzly, coyotes, zorros y pumas en el parque, pero todos estos depredadores juntos no podían satisfacer el papel del lobo en el ecosistema de Yellowstone.

¿La biodiversidad en realidad es importante para el funcionamiento del ecosistema, o sólo algunas especies son los jugadores clave? Si la biodiversidad es esencial, ¿por qué lo es? ¿Cómo las actividades humanas ponen en peligro la biodiversidad, y de manera potencial el funcionamiento de los ecosistemas de los cuales depende toda la vida sobre la Tierra?

DE UN VISTAZO

31.1 ¿Qué es la biología de conservación?

31.2 ¿Por qué es importante la biodiversidad?

31.3 ¿Está disminuyendo la biodiversidad de la Tierra?

31.4 ¿Cuáles son las principales amenazas para la biodiversidad?

31.5 ¿Por qué es necesaria la protección del hábitat para preservar la biodiversidad?

31.6 ¿Por qué la sustentabilidad es esencial para un futuro saludable?

31.1 ¿QUÉ ES LA BIOLOGÍA DE CONSERVACIÓN?

Biología de la conservación es la disciplina científica dedicada a la comprensión y la preservación de la biodiversidad de la Tierra, incluidos:

- **Diversidad genética** La sobrevivencia a largo plazo de una especie depende de la variedad de diferentes alelos en su pool genética. La diversidad genética es crucial para que una especie se adapte a ambientes cambiantes.
- **Diversidad de especies** La variedad y abundancia relativa de las diferentes especies que constituyen una comunidad son importantes para el funcionamiento de la comunidad. La diversidad de especies ayuda a amortiguar las comunidades contra las perturbaciones como sequías, cambio climático e incluso especies invasoras.
- **Diversidad de ecosistemas** La diversidad de ecosistemas incluye la variedad de comunidades y los ambientes no vivos de los que dependen las comunidades. También incluyen los diferentes tipos de ecosistemas, tanto terrestres como acuáticos, que se encuentran a lo largo de la biosfera.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir las metas de la biología de la conservación?
- explicar la importancia de los tres niveles de la biodiversidad que estudian y buscan proteger los biólogos de la conservación?

31.2 ¿POR QUÉ ES IMPORTANTE LA BIODIVERSIDAD?

La gran mayoría de las personas en los países desarrollados, como la mayor parte de los países en América del Norte y Europa, vive en ciudades o suburbios. ¿Por qué preservar la biodiversidad debería ser importante para ellas? Muchas personas dirían que vale la pena conservar las especies y los ecosistemas por su propio bien. Pero incluso si no estás de acuerdo con este enunciado, una razón muy práctica para preservar la biodiversidad es simple autointerés: los ecosistemas, y la biodiversidad que los sostiene, son esenciales para el bienestar humano.

Los servicios de los ecosistemas son usos prácticos para la biodiversidad

Los **servicios de los ecosistemas** son los beneficios que las personas obtienen de los ecosistemas. La *Millennium Ecosystem Assessment* agrupa los servicios de los ecosistemas en cuatro categorías interconectadas:

(1) servicios de aprovisionamiento, (2) servicios de regulación, (3) servicios culturales y (4) servicios de apoyo. A continuación se ofrecen algunos ejemplos de cada tipo de servicio del ecosistema.

Los servicios de aprovisionamiento son productos que se obtienen directamente de los ecosistemas

Los ecosistemas proporcionan muchos materiales y fuentes de energía que usan las personas. Los servicios de aprovisionamiento con frecuencia se llaman “recursos naturales”.

- **Alimento** La mayor parte de los alimentos que consumen los seres humanos proviene de granjas (ecosistemas agrícolas), pero las personas a lo largo del mundo también comen alimentos de origen silvestre. Por ejemplo, la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura estima que alrededor de 9 kilogramos de peces silvestres y otros alimentos marinos se capturan por persona por año a nivel mundial. En partes de África, Asia y América del Sur, animales silvestres proporcionan una importante fuente de proteína para una población con frecuencia pobremente nutrida.
- **Materiales brutos** La madera se usa para construcción, fabricación de muebles y elaboración de papel a nivel mundial. Los ecosistemas naturales proporcionan casi toda el agua fresca que se usa en agricultura, industria y para beber.
- **Energía** Las plantas hidroeléctricas proporcionan electricidad en casi todo país con suficiente lluvia y sitios de presas adecuados. En los países menos desarrollados, los residentes rurales con frecuencia dependen de la madera para calentarse y cocinar.

Los servicios de regulación controlan los procesos de los ecosistemas

Los servicios de regulación afectan la calidad o abundancia de muchos de los productos que las personas obtienen de los ecosistemas, incluidos agua, suelo y alimento. Los servicios de regulación también ayudan a controlar el tiempo y el clima.

- **Purificación de agua** Los ecosistemas naturales, incluidos bosques, pastizales y humedales, purifican el agua al remover sedimentos y contaminantes.
- **Polinización** Abejas y otros insectos polinizan la mayor parte de las plantas, incluyendo importantes productos agrícolas como café, cacao y muchos frutos.
- **Control de plagas** Animales tan diversos como murciélagos, ranas, aves y avispa se alimentan de insectos que con frecuencia son plagas agrícolas o transportan enfermedades humanas como el paludismo.
- **Control de erosión e inundaciones** La vegetación ayuda a mantener el suelo en su lugar y a evitar la erosión. Las raíces de las plantas también aumentan la capacidad del suelo



▲ **FIGURA 31-1 Pérdida de servicios de control de inundaciones** Aunque disparada por las fuertes lluvias monzónicas, la catastrófica inundación en el norte de India en 2014 fue empeorada por la deforestación masiva. Murieron cientos de personas.

para retener agua, lo que reduce tanto la erosión como las inundaciones. Se cree que la deforestación contribuyó a las inundaciones masivas disparadas por las fuertes lluvias de 2014 en India y Brasil (**FIG. 31-1**).

- **Regulación climática** Al proporcionar sombra, reducir las temperaturas y servir como rompevientos, las comunidades vegetales afectan los climas locales. Los bosques influyen de manera dramática en el ciclo del agua, ya que el agua se evapora de las hojas y regresa a la atmósfera. En el bosque lluvioso amazónico, de un tercio a un medio de la lluvia es agua que se evapora de las hojas.
- **Almacenamiento de carbono** Las plantas remueven CO_2 de la atmósfera durante la fotosíntesis. Parte de este CO_2 se almacena en las plantas, en especial en los troncos y las raíces de los árboles. Por ende, los bosques frenan el aumento del CO_2 atmosférico que causa cambio climático y acidifica los océanos. Si los bosques se talan o queman, liberan CO_2 de nuevo. De 10 a 15% del CO_2 producido por las actividades humanas resulta a partir de la deforestación.

Los servicios culturales son los beneficios no materiales deseados por las personas

Las personas usan los ecosistemas naturales para aumentar su gozo de vida, en muchos casos regresando a casa no con productos materiales, sino con recuerdos agradables y estrés reducido.

- **Recreación** Muchas, acaso la mayoría de las personas, encuentran placer al “regresar a la naturaleza”. En Estados Unidos, más de 430 millones de visitantes viajan hacia los parques y bosques nacionales cada año. Cientos de millones más van a refugios de vida silvestre y parques estatales.
- **Turismo** El ecoturismo, en el que las personas viajan para observar comunidades biológicas únicas, es una industria recreativa de rápido crecimiento. Ejemplos de destinos de ecoturismo incluyen los arrecifes de coral tropicales y los bosques lluviosos, las islas Galápagos, la sabana africana e incluso la Antártida (**FIG. 31-2**).
- **Salud mental y física** Estudios científicos han descubierto que estar en, o con frecuencia sólo mirar, ambientes naturales apresura la recuperación después de una cirugía, reduce los niveles de hormonas de estrés, mejora el enfoque mental de los niños con TDA y estimula al sistema inmunológico.

Los servicios de apoyo son cruciales para proporcionar otros servicios de los ecosistemas

Los servicios de los ecosistemas que o afectan a las personas sólo de manera indirecta o tardan mucho tiempo en afectar el bienestar humano por lo general se clasifican como servicios de apoyo.

- **Hábitat** Los ecosistemas ofrecen hábitat para los organismos que suministran servicios de aprovisionamiento y de regulación, incluidos alimentos silvestres, madera y polinizadores.
- **Fotosíntesis** La fotosíntesis de las plantas, algas y cianobacterias proporciona todo el oxígeno necesario para la vida sobre la Tierra y es el primer paso en el aprovisionamiento de alimento para casi todos los organismos vivos, incluidos los seres humanos.
- **Recursos genéticos** La riqueza de los genes que se encuentran en las plantas silvestres es un servicio de los ecosistemas usualmente pasado por alto que puede ayudar a proteger el suministro de alimento humano. De acuerdo con la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la



(a) Buceo en un arrecife de coral en el Mar Rojo (b) Observación de pingüinos en la Antártida

▲ **FIGURA 31-2 Ecoturismo** El ecoturismo gestionado cuidadosamente representa un uso sustentable de los ecosistemas naturales, que genera ingresos y brinda un incentivo para preservar el hábitat de la vida silvestre.

Agricultura, la mayor parte del alimento humano es proporcionado sólo por 12 cultivos, incluidos arroz, trigo y maíz. Los investigadores identificaron genes en parientes silvestres de estas plantas domesticadas que pueden transferirse a cultivos para aumentar su productividad o proporcionar mayor resistencia a enfermedades, sequías o suelo salado.

- **Formación de suelo** Pueden transcurrir cientos de años para acumular un par de centímetros de suelo. Por ejemplo, los suelos ricos del medio-oeste estadounidense se acumularon bajo los pastizales naturales durante miles de años. Los agricultores convirtieron estos pastizales en una de las regiones agrícolas más productivas del mundo.
- **Reciclamiento de nutrientes** Como se describió en el Capítulo 29, los nutrientes se reciclan dentro y entre los ecosistemas, con frecuencia moviéndose desde los depósitos que no están disponibles para los organismos vivos hacia formas que pueden usar los organismos. Por ejemplo, las bacterias que fijan nitrógeno en el suelo convierten el nitrógeno atmosférico en amoníaco y nitrato, que las plantas pueden usar después en la síntesis de proteínas y ácidos nucleicos.

La economía ecológica intenta medir el valor monetario de los servicios de los ecosistemas

Históricamente, las personas han supuesto que los servicios de los ecosistemas son gratuitos e ilimitados. Por tanto, el valor de los servicios de los ecosistemas rara vez se considera cuando se toman decisiones acerca del uso de la tierra, las prácticas agrícolas, la generación de electricidad y un cúmulo de otras actividades humanas. Por fortuna, esto comienza a cambiar. La **economía ecológica** intenta determinar el valor monetario de los servicios de los ecosistemas y valorar las negociaciones que ocurren cuando los ecosistemas naturales se ponen en peligro para hacer espacio a las actividades humanas.

Por ejemplo, un agricultor que planea desviar agua de un humedal para irrigar un cultivo tradicionalmente ponderaría el beneficio de aumentar la producción del cultivo contra el costo de la mano de obra y los materiales del proyecto. Este análisis ignora los muchos servicios que proporciona un humedal intacto, como la neutralización de contaminantes, el control de inundaciones y el proporcionar terrenos de reproducción para peces, aves y muchos otros animales. Si la pérdida de servicios de los ecosistemas se factorizara en el análisis costo-beneficio, el humedal intacto bien podría ser más valioso que el cultivo. Sin embargo, en una economía de mercado, los beneficios económicos de proyectos que dañan los ecosistemas con frecuencia pasan a los individuos, mientras que los costos los sostienen la sociedad como un todo. Por ende, es difícil aplicar los principios de la economía ecológica excepto en proyectos diseñados y financiados por agencias gubernamentales.

La ciudad de Nueva York ofrece un excelente ejemplo de planificación gubernamental para conservar los servicios de los ecosistemas. La ciudad obtiene la mayor parte de su agua de las montañas Catskill, una cuenca de más de 4000 km² a más de 190 kilómetros de distancia en la parte norte de Nueva York. En 1997, al darse cuenta de que su agua estaba contaminada por escurrimientos de desagüe y agrícolas conforme se desarrollaban las Catskills, funcionarios de la ciudad calcularon que costaría de seis mil millones a ocho mil millones de dólares construir una planta de filtración de agua, más unos 250 millones de dólares anuales

adicionales para operarla. Al reconocer que las montañas Catskill proporcionaban el mismo servicio de purificación del agua, funcionarios de la ciudad decidieron invertir alrededor de 1.5 mil millones de dólares para protegerlas; compraron grandes lotes de tierra y los mantuvieron en un estado razonablemente natural.

Los servicios de los ecosistemas tienen enorme valor monetario

En 2014, un equipo internacional de ecólogos, economistas y geógrafos calcularon que los servicios de los ecosistemas proporcionaban a la humanidad beneficios con un valor de entre 125 billones y 145 billones de dólares al año, aproximadamente el doble del producto interno bruto mundial anual (una estimación del valor de mercado de todos los bienes y servicios producidos en todas partes del mundo). Sin embargo, la humanidad no toma mucho cuidado de la biosfera. Por ejemplo, la *Millennium Ecosystem Assessment* concluyó que 60% de los servicios de los ecosistemas de la Tierra se estaban degradando.

La biodiversidad apoya la función del ecosistema

Varios estudios han concluido que las áreas con la mayor biodiversidad también tienden a ser las que proporcionan mayor cantidad de servicios de ecosistemas. ¿Por qué la biodiversidad es importante para el funcionamiento de los ecosistemas? Las comunidades más diversas tienden a tener mayor productividad (véase el Capítulo 29). Las comunidades diversas también son más capaces de soportar las perturbaciones, como sequías, inviernos severos, episodios de contaminación o entrega de exceso de nutrientes, como la escorrentía de fertilizantes de las granjas. Cuando una comunidad tiene gran cantidad de especies diferentes, cada una con su propio nicho, con frecuencia los recursos se usan de manera muy eficiente, lo que deja pocos recursos disponibles para que las especies invasoras se afiancen.

Una forma en la que la biodiversidad puede proteger los ecosistemas, en ocasiones llamada la “hipótesis de redundancia”, es que varias especies en una comunidad pueden tener papeles funcionalmente equivalentes. Por ejemplo, muchas especies de abejas en un ecosistema pueden polinizar flores. Si algunas de estas especies se pierden, las restantes pueden aumentar su tamaño poblacional y polinizar la mayoría o todas las flores, en tanto el ecosistema opere bajo condiciones usuales. Sin embargo, si el ecosistema está estresado (por sequía, por ejemplo) algunas de las especies de abejas restantes podrían no sobrevivir al estrés, lo que resulta en significativamente menos polinización y, por tanto, en menos reproducción de plantas.

La “hipótesis de remache” postula que la función del ecosistema es análoga al ala de un avión, en la que la pérdida de un par de remache puede no ser catastrófica, pero la pérdida de remaches en lugares estratégicos hace que toda el ala se desprenda. En un ecosistema, especies superficialmente similares pueden tener posiciones un tanto diferentes en la red de estabilidad del ecosistema, y la pérdida de algunas especies críticas puede causar colapso. De regreso al ejemplo de las abejas, algunas especies de abejas se especializan en polinizar especies específicas de flores. Eliminar una de estas especies de abejas puede significar que algunas especies de plantas ya no se reproduzcan. Cualquier animal que se especialice en alimentarse con dichas plantas morirá junto con ellas. Si desaparece una sola especie crítica de abejas, entonces muchas especies de plantas y animales también morirán.



Ballenas: ¿Las piedras miliars más grandes de todas?

Los océanos están mucho más vacíos de lo que solían estar. Nadie sabe con certeza cuántas ballenas vagaban originalmente por el océano, pero se cree que la pesca comercial redujo muchas poblaciones de ballenas en 90%. Incluso ahora, décadas después de que cesó casi toda la pesca comercial de ballenas, la mayoría de sus poblaciones son mucho menos que la mitad de su tamaño antes de la pesca. Puesto que las ballenas nadan en la parte superior de la cadena trófica, podrías pensar que las presas de las ballenas, desde el calamar gigante hasta el krill parecido a camarón, experimentarían un auge poblacional, ¿cierto?

En realidad, no es así. Las poblaciones de krill no han aumentado e incluso es posible que hayan declinado un poco, a pesar del hecho de que la población de ballenas con barbas que se alimentan por filtración antes de la pesca tal vez comía más o menos 150 millones de toneladas de krill cada año. ¿Cómo puede ser esto? Estudios de ecólogos marinos sugieren una respuesta: las ballenas llevan los nutrientes requeridos por el krill desde las profundidades oceánicas hacia aguas superficiales.

El krill se alimenta con fitoplancton fotosintético, que sólo puede vivir en aguas bien iluminadas cerca de la superficie. El fitoplancton requiere nutrientes como hierro y nitrógeno, que tiende a ser escaso en aguas superficiales. ¿Por qué los nutrientes escasean en la superficie? Porque la mayoría de los organismos y sus heces son más densas que el agua de mar. Por ejemplo, las algas unicelulares se hunden algunos metros cada día. Las heces y los animales muertos se hunden mucho más rápido, algunas hasta 800 m al día. Conforme se hunden, algas, animales muertos y heces llevan nutrientes desde la superficie hacia las profundidades. Las corrientes oceánicas y las tormentas invernales llevan parte de estos nutrientes de vuelta a la superficie, mas no todos.

Ahora considera a las grandes ballenas. Muchas ballenas se alimentan a profundidades considerables, desde algunos cientos de metros hasta cerca de un kilómetro bajo la superficie. Desde luego, las ballenas regresan a la superficie para respirar y para defecar (**FIG. E31-1**). Las ballenas liberan enormes columnas de heces flotantes que en efecto llevan nutrientes desde las profundidades de vuelta a la superficie. Las heces de las ballenas tienen aproximadamente 10 millones de veces tanto hierro como el agua de



FIGURA E31-1

Las heces de las ballenas fertilizan los océanos Las ballenas, como el cachalote que se muestra aquí, liberan enormes columnas de heces semilíquidas que derivan en las aguas superficiales, y proporcionan nutrientes esenciales para las algas fotosintéticas.

mar. Las heces y la orina de las ballenas también llevan nitrógeno a la superficie en forma de amoníaco y urea. Al llevar nutrientes al agua superficial iluminada por el Sol, la “bomba ballenera” aumenta la productividad de los océanos y en realidad puede aumentar las poblaciones de krill.

Por fortuna, casi toda la pesca ballenera ha cesado, y la mayoría de las poblaciones de ballenas ha aumentado, algunas hasta 5 a 7% al año. Conforme estas piedras miliars gigantes se levantan, tal vez llevarán consigo a la alza a los ecosistemas oceánicos.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cómo pondrías a prueba la hipótesis de la bomba ballenera? Supón que puedes medir las poblaciones de ballenas y de fitoplancton, y las concentraciones de hierro, nitrógeno y otros nutrientes en las aguas oceánicas.

En algunos ecosistemas, uno o dos “remaches”, llamados **especies clave**, pueden tener una importancia crucial para el funcionamiento del ecosistema. Piensa en la analogía que inspiró la frase: una piedra miliar (clave) se asienta en la parte superior de un arco de piedra y mantiene en su lugar a todas las demás piezas. Al remover la piedra miliar todo el arco colapsa. De igual forma, en una comunidad biológica, una especie clave es aquella cuyo papel es mucho más importante de lo que se podría predecir por el tamaño de su población o por un vistazo superficial a su posición en la red trófica. En los océanos, las grandes ballenas pueden ser especies clave, como se explora en el “Guardián de la Tierra: Ballenas: ¿Las piedras miliars más grandes de todas?”

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir las principales categorías de servicios de los ecosistemas proporcionados a la humanidad y ofrecer ejemplos de cada uno?
- explicar por qué la biodiversidad ayuda a mantener el funcionamiento de los ecosistemas?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Los lobos de Yellowstone

En Yellowstone, el lobo es un depredador principal y especie clave que ayuda a determinar las poblaciones no sólo de su presa directa, sino también de otras especies en el ecosistema. A principios del siglo XX, nadie esperaba que exterminar los lobos sembraría el caos en los álamos y las muchas especies que dependen de ellos. Por desgracia, en muchas partes del mundo, la pérdida de biodiversidad, incluidos depredadores clave, continúa en la actualidad. ¿Cuáles son las causas principales?

31.3 ¿ESTÁ DISMINUYENDO LA BIODIVERSIDAD DE LA TIERRA?

Ninguna especie dura para siempre. Durante el curso del tiempo evolutivo, las especies surgen, florecen durante varios periodos y se extinguen. Si todas las especies están destinadas a la extinción, ¿por qué uno debería preocuparse por las extinciones modernas?

Porque la tasa de extinción durante la era moderna se ha vuelto extraordinariamente alta.

La extinción es un proceso natural, pero las tasas han aumentado en forma dramática en años recientes

El registro fósil indica que, en ausencia de eventos cataclísmicos, las extinciones ocurren de manera natural a una tasa muy baja. Esta *tasa de extinción de fondo* varía desde alrededor de 0.1 a 1 extinción por millón de especies por año. Sin embargo, el registro fósil también brinda evidencia de cinco grandes **extinciones masivas**, durante las cuales muchas especies fueron erradicadas en un tiempo relativamente corto (véase el Capítulo 18). La más reciente extinción masiva ocurrió hace unos 66 millones de años, lo cual terminó abruptamente con la era de los dinosaurios. Los cambios súbitos en el ambiente, como los que pueden causar el impacto de enormes meteoros o un rápido cambio climático, son las razones más probables para estas extinciones masivas.

Un estudio reciente estima que la tasa de extinción moderna es aproximadamente 1000 veces la tasa de fondo: 100 a 1000 extinciones por millón de especies por año. Y las especies no se reemplazan; las nuevas aparecen a una tasa mucho más lenta.

¿TE HAS PREGUNTADO ...

mucho. Puedes comprar café, chocolate, pescado y muchos otros productos que se hayan cultivado en una forma sustentable y que estén certificados por organizaciones como Marine Stewardship Council, Seafood Watch, Forest Stewardship Council o Rainforest Alliance. Puedes contribuir con organizaciones como Nature Conservancy, World Wildlife Fund o Saving Species, que funcionan directamente para proteger la biodiversidad. Por ejemplo, Saving Species fue la fuerza impulsora detrás de la conservación de corredores de vida silvestre que conectan el hábitat de bosque nuboso en Ecuador, hogar del olinguito (que pesa casi un kilogramo), un pariente de los mapaches que se descubrió en la naturaleza en 2013. El mismo hábitat también sostiene 14 especies de colibríes en peligro y muchos otros animales y plantas raros y en peligro.

Es posible que te sientas incapaz de evitar las extinciones, pero, de hecho, puedes hacer

qué puedes hacer para evitar las extinciones?



Olinguito

Como resultado, muchos biólogos están convencidos de que los seres humanos están provocando una sexta extinción masiva. Las extinciones de aves y mamíferos están mejor documentadas, aunque éstas sólo representan alrededor de 0.1% de las especies del mundo. Desde el siglo XVI se han perdido alrededor de 1.7% de todas las especies de mamíferos y de 1.6 a 2% de todas las especies de aves, una tasa de extinción tal vez más de 100 veces mayor que la tasa de fondo.

Cada año, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (IUCN, por sus siglas en inglés), la red de conservación más grande del mundo, publica una "Lista Roja" de especies en riesgo de extinción. Las especies se describen como **vulnerables**, **en peligro** o **en peligro crítico**, dependiendo de cuán probablemente se extingan en el futuro cercano. Las especies que caen en alguna de estas categorías se describen como **amenazadas**. En 2014, la Lista Roja contenía 22 176 especies amenazadas, incluidas 13% de todas las aves, 26% de mamíferos y 41% de anfibios. El Servicio de Pesca y Vida Silvestre estadounidense menciona más de 1 500 especies amenazadas y en peligro sólo en Estados Unidos. ¿Por qué tantas especies están en peligro de extinción?

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

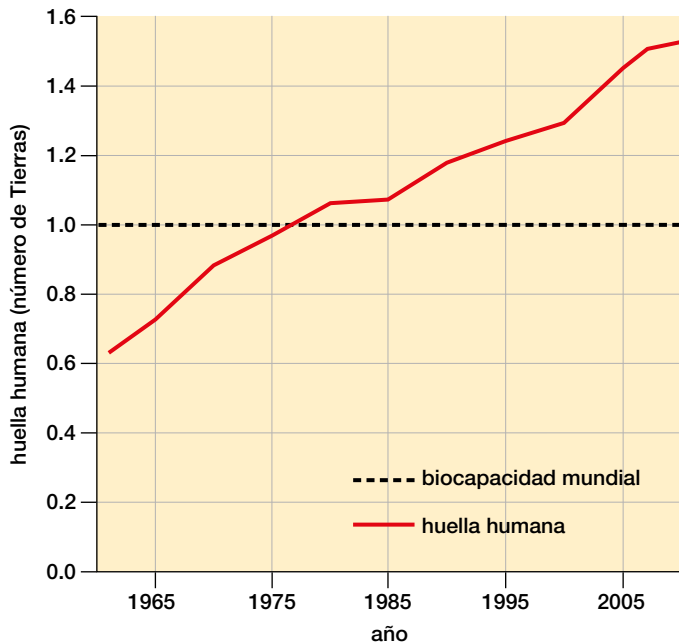
- definir *extinción masiva*?
- explicar por qué los biólogos temen que esté ocurriendo una extinción masiva como resultado de las actividades humanas?

31.4 ¿CUÁLES SON LAS PRINCIPALES AMENAZAS PARA LA BIODIVERSIDAD?

La edición 2014 del *Informe Planeta Vivo*, un proyecto conjunto de World Wildlife Fund, la Sociedad Zoológica de Londres, la Global Footprint Network y la Water Footprint Network, estimó que la población total de animales vertebrados silvestres sobre la Tierra es la mitad de la que había hace 40 años. Esta pérdida se produjo sobre todo por la destrucción de hábitat y la sobreexplotación por caza y pesca, con aportaciones menores del cambio climático, especies invasoras, contaminación y muertes. Gran parte de la pérdida de hábitat en esencia es irreversible, conforme las personas convierten las tierras silvestres en granjas, ciudades y caminos.

La huella ecológica de la humanidad supera los recursos de la Tierra

La **huella ecológica** humana es una estimación del área de superficie de la Tierra requerida para producir los recursos que usan y para absorber los desechos que generan los seres humanos. Un concepto complementario, la **biocapacidad**, es una estimación de los recursos sustentables y la capacidad de absorber desechos realmente disponibles en la Tierra. Aunque se relaciona con el concepto de capacidad de carga (que se explicó en el Capítulo 28), los cálculos tanto de huella como de biocapacidad están sujetos a cambio conforme nuevas tecnologías influyen en la forma como las personas usan los recursos. Los cálculos suponen que los seres humanos pueden usar todo el planeta, sin reservar parte del mismo para el resto de la vida sobre la Tierra.



▲ **FIGURA 31-3 La demanda humana supera la biocapacidad de la Tierra** Huella ecológica de la humanidad de 1961 a 2010, expresada como fracción de la biocapacidad sustentable total de la Tierra (línea punteada en 1.0). En 1961 se usaba poco más de la mitad de la biocapacidad de la Tierra. En 2010 se habrían requerido alrededor de 1.5 Tierras para sostener a la humanidad, a las tasas actuales de consumo, en una forma sustentable. (Debido al tiempo requerido para obtener y analizar los datos, los cálculos de huella para 2010 se publicaron por primera vez en 2014.) Datos tomados de World Wildlife Fund, la Sociedad Zoológica de Londres, la Global Footprint Network y la Water Footprint Network (2014). *The Living Planet Report*.

En 2010, la biocapacidad disponible para cada una de las 6.7 mil millones de personas que entonces vivían en la Tierra fue de 1.7 hectáreas, pero la huella humana promedio fue de 2.6 hectáreas. En otras palabras, se excede la biocapacidad en casi 50%: a largo plazo, se necesitarían 1.5 Tierras para sostener a la humanidad a niveles de consumo y población de 2010 (**FIG. 31-3**). Los países varían enormemente en su huella ecológica, desde alrededor de 4.9 a 9.7 hectáreas para las personas de los países acaudalados, como la mayoría de Europa, Canadá, Australia, Nueva Zelanda y Estados Unidos, hasta tan poco como de 0.4 a 0.8 hectáreas por persona para los países pobres como la mayoría de los africanos. Desde que se hicieron estas estimaciones, la población humana creció en más de 400 millones, mientras que la biocapacidad total de la Tierra no aumentó de manera significativa.

Operar con tal “déficit ecológico” sólo es posible sobre una base temporal. Imagina una cuenta bancaria que deba sostenerte el resto de tu vida. Si conservas el capital y vives de los intereses, la cuenta te sostendrá por tiempo indefinido. Pero si retiras el capital para sostener un estilo de

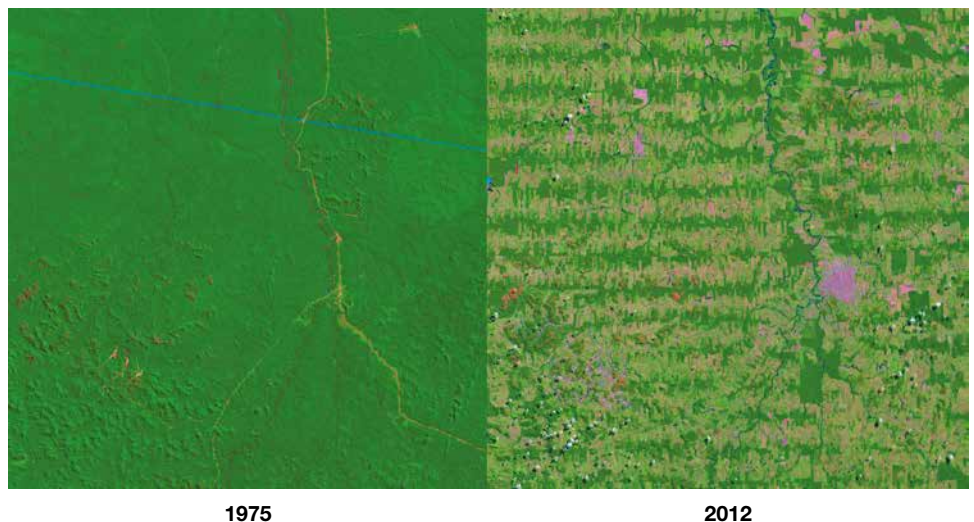
vida extravagante o una familia que crece, pronto te acabarás el dinero. Al degradar los ecosistemas de la Tierra, la humanidad extrae el capital ecológico de la Tierra. Conforme crece la población humana y los países enormemente poblados como India y China elevan sus estándares de vida, la tensión sobre los recursos de la Tierra aumenta. Al emplear tanta biocapacidad, las personas reducen los recursos disponibles para el resto de la vida sobre la Tierra.

Muchas actividades humanas amenazan directamente la biodiversidad

La destrucción de hábitats, la sobreexplotación, las especies invasoras, la contaminación y el cambio climático global plantean los mayores peligros para la biodiversidad. Las especies en peligro con frecuencia enfrentan varios de estos peligros de manera simultánea. Por ejemplo, los arrecifes de coral, hogar de casi un tercio de las especies de peces marinos, sufren de una combinación de sobreexplotación, contaminación, acidificación oceánica y calentamiento global.

La destrucción del hábitat es la amenaza más seria para la biodiversidad

La pérdida de hábitat pone en peligro a más de 85% de todos los mamíferos, aves y anfibios en peligro de extinción. La amenaza más seria es la pérdida de bosques lluviosos tropicales, hogar de casi la mitad de las especies de plantas y animales de la Tierra. Imágenes satelitales indican que alrededor de más de 77 500 km² a más de 116 500 km² de bosque lluvioso se pierden cada año (el estado de Kentucky mide aproximadamente 103 600 km²), o el área de un campo de fútbol cada 1 a 1.5 segundos. (**FIG. 31-4**). La principal causa de la destrucción de los bosques lluviosos tropicales es convertir la tierra para agricultura, para crear tanto pequeñas granjas de subsistencia y enormes plantaciones, y ranchos que proporcionan carne de vacuno, soja, aceite de palma, caña de azúcar y biocombustibles, casi siempre para los países desarrollados (véase el “Guardián de la Tierra: Biocombustibles: ¿Sus beneficios son falsos?” en el Capítulo 7).



▲ **FIGURA 31-4 Destrucción de hábitat** La pérdida de hábitat debido a actividades humanas es la mayor amenaza individual a la biodiversidad mundial. Estas imágenes satelitales muestran una sección de bosque lluvioso en Brasil en 1975 (izquierda) y en 2012 (derecha). Más de la mitad del bosque lluvioso original se ha cortado.



▲ **FIGURA 31-5 Fragmentación de hábitat** Campos aíslan parches de selva en Paraguay.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Qué tipos de especies consideras tienen más probabilidad de desaparecer de los pequeños parches de bosque? ¿Cuál crees que sería el efecto resultante sobre el ecosistema?

Aun cuando un ecosistema natural no se destruya, puede dividirse en pequeños trozos, separados por caminos, granjas o desarrollos inmobiliarios (**FIG. 31-5**). Esta **fragmentación de hábitat** es una seria amenaza para la vida silvestre. Algunas especies de aves canoras estadounidenses, como el chipe suelero y el mosquero verdoso, pueden requerir 1.2 km² de bosque continuo para encontrar alimento, parejas y sitios de apareamiento; en los parches de bosque más pequeños, su éxito reproductivo es mucho más bajo. Los grandes felinos también están amenazados por la fragmentación de su hábitat. A partir de la década de 1970, India estableció 47 reservas boscosas con la intención de proteger al tigre de Bengala en peligro. Sin embargo, muchas de las reservas se convirtieron en islas en un mar de desarrollo, lo que fuerza a los tigres hacia parches aislados de bosque.

Para ser en verdad funcional, una reserva debe sostener una **población viable mínima (PVM)**, la menor población aislada que puede persistir a pesar de eventos naturales, incluidos enfermedad, incendios, inundaciones y la pérdida de diversidad genética por la cruce consanguínea y la deriva genética. La PVM para cualquier especie está influida por muchos factores, incluidos la calidad del ambiente, la vida promedio de la especie, su fertilidad y el número de juveniles que por lo común llegan a la madurez. La mayoría de los expertos de la vida silvestre consideran que una PVM de tigres de Bengala debe incluir al menos 50 hembras, más de las que se encuentran en la mayoría de las reservas de tigres de la India.

Muchos países trabajan para preservar hábitat crucial. Uno de los más grandes hábitats protegidos es el Monumento Nacional Marino Papahānamokuākea, en las islas hawaianas, designado en 2006. Este monumento nacional cubre casi 340 000 km² del Océano Pacífico y es hogar de alrededor de 7 mil especies de aves, peces y mamíferos marinos. Algunas especies dependen de tales reservas enormes;

ESTUDIO DE CASO / CONTINUACIÓN

Los lobos de Yellowstone

Como aprendiste en el Capítulo 29, los grandes depredadores en la cima de las redes tróficas, como los lobos y los osos grizzly, siempre son relativamente raros, debido a las pérdidas de energía entre niveles tróficos. Incluso un parque nacional del tamaño de Yellowstone, de poco más de 9 000 km², con frecuencia no puede sostener una población viable mínima de dichos animales durante largos periodos, sobre todo por la pérdida de diversidad genética y los peligros de enfermedades epidémicas. ¿Cómo puede proporcionarse una PVM para estos animales? En la Sección 31.5 se regresará a esta preocupación vital.

para otras, el hábitat crítico puede ser de algunos parches de playa arenosa. El “Guardián de la Tierra: Salvando a las tortugas marinas” en la página 594 discute un innovador programa de conservación de tortugas en Brasil, que no sólo preserva los sitios de anidada de las tortugas, sino también ayuda a prosperar a las comunidades locales.

La sobreexplotación amenaza a muchas especies

La **sobreexplotación** es la caza o recolección de poblaciones naturales a una tasa que supera su capacidad para reabastecer su cantidad. La sobreexplotación de muchas especies aumentó conforme una creciente demanda de animales y plantas silvestres se conjuntó con avances tecnológicos que aumentaron la eficiencia para recolectarlos. Por ejemplo, la sobreexplotación es la mayor amenaza individual para la vida marina, y provoca declives dramáticos de muchas especies, incluidos invertebrados como abulón, almejas y corales, y peces como bacalao, muchos tiburones, merluza, atún aleta azul y macarela. La Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO) estima que alrededor de 30% de las poblaciones globales de peces son sobreexplotadas, y otro 60% se pescan a su máxima producción sustentable.

Tanto la pobreza como la riqueza pueden contribuir a la sobreexplotación, en particular de especies en peligro de extinción. Las poblaciones que crecen rápidamente en los países menos desarrollados aumentan la demanda de productos animales, pues el hambre y la pobreza impulsan a la gente a recolectar todo lo que pueda venderse o comerse, legal o ilegalmente, sin importar su rareza. Los consumidores ricos con frecuencia alimentan la explotación de las especies en peligro al pagar altos precios por productos ilegales como marfil de colmillo de elefante, orquídeas raras y aves exóticas. Aunque (por obvias razones) es difícil encontrar buenos datos acerca de las actividades del mercado negro, la venta de especies en peligro de extinción, o productos derivados de ellos, es muy lucrativa, y se considera que totaliza alrededor de 19 mil millones de dólares al año.

Las especies invasoras desplazan la vida silvestre nativa y perturban las interacciones comunitarias

Los seres humanos han transportado a multitud de especies alrededor del mundo: todo, desde cardos hasta camellos. En muchos casos, la especie introducida no causa gran daño. Sin embargo,

(a) *Haplochromis*

(b) Perca del Nilo

▲ **FIGURA 31-6** Especies invasoras ponen en peligro la vida silvestre nativa (a) El lago Victoria era hogar de cientos de especies de peces cíclidos de sorprendentes colores, como el *Haplochromis* que aquí se muestra. (b) La perca del Nilo, introducida al lago Victoria por pescadores, resultó ser un desastre para los peces nativos.

en ocasiones, las especies no nativas se vuelven invasoras: aumentan en número a costa de las especies nativas, y compiten con ellas por alimento o hábitat, o las depredan directamente (véase el Capítulo 29). De acuerdo con el Center for Invasive Species and Ecosystem Health (Centro para las especies invasoras y la salud de los ecosistemas) existen casi 2900 especies invasoras en Norteamérica, sobre todo plantas e insectos. Casi la mitad de todas las especies estadounidenses amenazadas sufren de competencia con o depredación por especies invasoras.

Los ecosistemas isleños son en particular vulnerables a las especies invasoras, porque las poblaciones de plantas y animales por lo general son pequeñas, con frecuencia no se encuentran en otras partes del mundo y, si no pueden competir con las invasoras, las nativas no pueden moverse con facilidad hacia un nuevo hábitat. Por ejemplo, las islas hawaianas han perdido más o menos mil especies de plantas y animales desde su colonización por seres humanos. Muchas de las pérdidas han sido provocadas por competencia y depredación por especies invasoras, comenzando con cerdos y ratas traídos por los colonizadores polinesios originales, y que aceleró en los siglos XIX y XX. La mayor parte de la vida silvestre nativa de Hawái sigue en peligro: de acuerdo con el Servicio de Pesca y Vida Silvestre de Estados Unidos, más de 430 especies de plantas y animales en Hawái están en peligro de extinción, con mucho el número más grande en cualquier estado.

Los lagos también son en especial vulnerables a las especies invasoras. Por ejemplo, el lago Victoria en África alguna vez fue hogar de alrededor de 400 a 500 especies diferentes de cíclidos que no se encuentran en otras partes de la Tierra (FIG. 31-6a). La enorme depredadora perca del Nilo (FIG. 31-6b) y mucho más pequeñas tilapias comedoras de plancton se introdujeron en el lago Victoria a mediados del siglo XX. La combinación de depredación por parte de la perca del Nilo, la competencia de la tilapia, la contaminación y las explosiones de algas (provocadas por los nutrientes de las granjas circundantes que drenan en el lago) provocaron la extinción masiva de cíclidos; sólo permanecen alrededor de 200 especies.

La contaminación es una amenaza multifacética para la biodiversidad

La contaminación toma muchas formas, incluidos químicos sintéticos como plastificadores, retardantes de flama y pesticidas; metales tóxicos como mercurio, plomo y cadmio; y altos niveles de nutrientes, por lo general provenientes de drenajes o escurrimientos agrícolas.

Puesto que los químicos sintéticos con frecuencia son solubles en lípidos, incluso pequeñas cantidades en el ambiente pueden acumularse hasta niveles tóxicos en el tejido graso de los animales (véase el Capítulo 29). A mediados del siglo XX, por ejemplo, el insecticida DDT se acumuló en muchas especies de aves depredadoras, lo que hizo que pusieran huevos con cascarones tan delgados que se rompían cuando los progenitores se sentaban sobre ellos durante la incubación. Por fortuna, el DDT y otros 11 contaminantes orgánicos persistentes se prohibieron o restringieron por un tratado firmado por cerca de 180 países. Las disputas acerca de posibles efectos ambientales y de salud humana de muchos otros químicos orgánicos sintéticos continúan. Aunque la evidencia todavía es controvertida, se sospecha que el bisfenol A, que se usa en la fabricación de ciertos tipos de plásticos, causa anomalías reproductivas y de desarrollo. Una clase de insecticidas llamados neonicotinoides se ha implicado en declives masivos en poblaciones de abejas melíferas.

Muchos metales pesados se enlazan de manera natural en rocas y por ende se vuelven inofensivos. Sin embargo, la minería, los procesos industriales y la quema de combustibles fósiles libera metales pesados en el ambiente. Incluso niveles muy bajos de ciertos metales pesados, como mercurio y plomo, son tóxicos para casi todos los organismos.

Por último, los nutrientes en cantidades excesivas se convierten en contaminantes. Por ejemplo, la quema de combustibles fósiles libera compuestos de nitrógeno y azufre, lo que perturba sus ciclos biogeoquímicos naturales y provoca precipitación ácida que amenaza bosques y lagos (véase la Fig. 29-12). El escurrimiento de fertilizantes desde granjas y prados con frecuencia entra a las aguas cercanas y puede provocar explosiones dañinas de algas (véase la Fig. 29-10).

El cambio climático global es una amenaza emergente para la biodiversidad

El rápido ritmo de cambio climático inducido por los humanos desafía la habilidad de las especies para adaptarse. Científicos en la Convención acerca de la Diversidad Biológica, una organización internacional con más de 150 países miembros, concluyeron que las condiciones más calurosas ya contribuyeron a algunas extinciones y tal vez provoquen muchas más. Aunque es difícil predecir todos los impactos del cambio climático global, es probable que incluya los siguientes:

- Los desiertos pueden volverse más calientes y más secos.
- Las condiciones más calurosas fuerzan a algunas especies a retirarse hacia los polos o las montañas para permanecer dentro de las zonas climáticas donde pueden sobrevivir y reproducirse. Las especies relativamente inmóviles, en especial las plantas, pueden no ser capaces de retirarse con suficiente rapidez para permanecer dentro de un rango de temperatura adecuado, porque por lo general sólo se “mueven” tan lejos y tan rápido como el viento o los animales dispersan sus semillas.
- El hábitat frío tal vez desaparecerá por completo de las cimas de las montañas. Los animales que viven a grandes alturas, como las pikas en las Montañas Rocosas (**FIG. 31-7a**), enfrentan reducción de hábitat conforme las montañas se calientan. Algunas poblaciones locales en montañas aisladas ya desaparecieron.
- Las plagas de insectos que antes eran aniquiladas por la escarcha o heladas sostenidas pueden dispersarse y florecer. Por ejemplo, en el norte y centro de las Montañas Rocosas, las poblaciones de escarabajos de corteza de pino antes estaban limitadas por clima sostenido extremadamente frío en el invierno. Sin embargo, en los pasados 20 años, dichos escarabajos alcanzaron niveles epidémicos, con más de 16 000 km² infestados. La infestación en la Columbia Británica, Canadá, es mucho peor: casi 162 000 km² (**FIG. 31-7b**).
- Las enfermedades transmitidas por parásitos o insectos se dispersan más cerca de los polos. Desde gusanos pulmonares en bueyes almizcleros en la Canadá Ártica hasta mosquitos portadores de enfermedades que infectan personas en Suecia con tularemia, un clima más caluroso permite que muchos patógenos y sus portadores tanto se muevan hacia el norte como que con frecuencia se reproduzcan más rápido.
- Los arrecifes de coral requieren agua cálida, pero demasiado calentamiento provoca el blanqueamiento y la muerte del coral (**FIG. 31-7c**; véase el Capítulo 24). Los arrecifes de coral ya sufrieron daño masivo en las islas Seychelles, Samoa Americana, Sri Lanka, las costas de Tanzania y Kenia, y partes del Gran Arrecife de Coral australiano.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar los conceptos de huella ecológica y biocapacidad, y cómo están interrelacionados?
- describir cómo la destrucción de hábitat, la sobreexplotación, las especies invasoras, la contaminación y el cambio climático global amenazan la biodiversidad?



(a) Una pika reúne plantas para el invierno



(b) Escarabajos de corteza de pino matan pinos



(c) Los corales blanqueados (blanco) por lo general están muertos o moribundos

▲ FIGURA 31-7 El cambio climático global amenaza la biodiversidad

(a) Las pikas viven a grandes alturas en las Montañas Rocosas; conforme el clima se calienta, el hábitat adecuado de las pikas puede desaparecer en las cimas de las montañas. (b) Un bosque infestado con escarabajos de la corteza del pino con frecuencia consta de un mosaico de árboles no infectados (con agujas verdes), árboles recién muertos (con agujas rojizas) y árboles muertos hace algunos años (gris, sin agujas). (c) Los corales por lo general contienen algas fotosintéticas que brindan nutrición al coral. Cuando el agua se calienta demasiado, los corales expulsan sus algas y se vuelven blancos; sin las algas para ayudarlos a alimentarse, con frecuencia mueren.

31.5 ¿POR QUÉ ES NECESARIA LA PROTECCIÓN DEL HÁBITAT PARA PRESERVAR LA BIODIVERSIDAD?

Como has visto, las actividades humanas plantean muchas amenazas a la biodiversidad. Revertir algunas de estas actividades, por ejemplo, mediante la reducción de la sobreexplotación y frenar las emisiones de gases de efecto invernadero, es crucial para preservar la biodiversidad. Sin embargo, sin hábitat natural adecuado, muchas especies no pueden sobrevivir. Por tanto, es esencial separar hábitat en reservas protegidas y conectar pequeñas reservas fragmentadas con corredores de vida silvestre.

Las reservas básicas preservan todos los niveles de biodiversidad

Las **reservas básicas** son áreas naturales protegidas de la mayoría de los usos humanos, excepto recreación de bajo impacto. De manera ideal, una reserva básica abarca suficiente espacio para preservar los ecosistemas con toda su biodiversidad, y soportar tormentas, incendios e inundaciones sin perder especies.

Para establecer reservas básicas efectivas, los ecólogos deben estimar las áreas más pequeñas requeridas para sostener las PVM de la especie que requiere más espacio. Los tamaños de estas *áreas cruciales mínimas* varían de manera significativa entre las especies y también dependen de la disponibilidad de alimento, agua y refugio. En general, los depredadores grandes en los ambientes áridos necesitan un área crucial mínima más grande que los pequeños herbívoros en ambientes exuberantes.

Los corredores de vida silvestre conectan hábitats

Un hecho sobresale para estimar las áreas críticas mínimas, en especial para reservas que incluyen depredadores grandes: en el mundo apañado de hoy, una reserva básica individual, incluso un gran parque nacional, rara vez es suficientemente grande como para mantener la biodiversidad por ella misma. Los **corredores de vida silvestre**, que son franjas de tierra protegida que vinculan reservas básicas, permiten a los animales moverse de manera más o menos libre y segura entre hábitats que de otro modo estarían aislados. Por tanto, los corredores aumentan el tamaño efectivo de las reservas pequeñas al conectarlas. En India, por ejemplo, el gobierno y grupos privados trabajan para preservar los corredores boscosos que vinculan algunas reservas de tigres. Los investigadores descubrieron evidencia genética de que los tigres viajan a través de los corredores para aparearse con otros tigres en reservas ubicadas hasta 370 km de distancia. En el cada vez más fragmentado bosque atlántico de Brasil, corredores boscosos conectan reservas que son hogar de los tamarinos león negro y de los tamarinos león dorado (**FIG. 31-8**).

► FIGURA 31-8 Los corredores de vida silvestre conectan hábitat

Estas franjas continuas de bosque mezcladas entre pastizales proporcionan corredores vitales para el movimiento de jaguares, ocelots y tamarinos león negro (inserto) entre parches más grandes de bosque.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cuál sería el probable efecto de las pequeñas reservas aisladas sobre la diversidad genética de las especies en peligro de extinción? ¿Cómo sería afectada la diversidad genética al conectar las pequeñas reservas con corredores de vida silvestre?

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir algunas estrategias para preservar los ecosistemas naturales y su biodiversidad asociada?
- definir los términos *reserva básica* y *corredor de vida silvestre*, y explicar la relación entre ellos?

ESTUDIO DE CASO

CONTINUACIÓN

Los lobos de Yellowstone

Los corredores de vida silvestre con frecuencia son la única vía para proporcionar suficiente hábitat para una población viable mínima de depredadores grandes como lobos, grizzlis y pumas. Una colación de grupos conservacionistas y científicos propuso la Iniciativa de Conservación Yellowstone a Yukón, que proporcionaría corredores que conecten hábitat en las Montañas Rocosas hasta Yellowstone y los parques nacionales Grand Teton en Wyoming, y hacia el territorio de Yukón en el noroeste de Canadá.

Los corredores de vida silvestre como éste deben incluir tierra privada intercalada entre los parques nacionales y los bosques nacionales. ¿Los propietarios privados pueden preservar el hábitat de vida silvestre mientras al mismo tiempo hacen una vida y disfrutan su tierra?

31.6 ¿POR QUÉ LA SUSTENTABILIDAD ES ESENCIAL PARA UN FUTURO SALUDABLE?

Los ecosistemas naturales comparten ciertas características que les permiten persistir y florecer. Las características importantes de los ecosistemas sustentables incluyen comunidades diversas, poblaciones relativamente estables que permanecen dentro de la capacidad de carga del ambiente, reciclamiento y uso eficiente de los materiales brutos, y dependencia de las fuentes renovables de energía. Los ambientes que han sido modificados por el





Salvando a las tortugas marinas

Seis de las siete especies de tortugas marinas están amenazadas con la extinción, en peligro por su inusual historia de vida, las pérdidas ante depredadores y las actividades humanas.

La mayoría de las tortugas marinas no comienzan a reproducirse sino hasta que tienen de 20 a 50 años de edad. Cuando alcanzan la edad reproductiva, las hembras deben nadar cientos, incluso miles, de kilómetros para llegar a sus terrenos de anidada, con frecuencia en la misma playa donde salieron del cascarón. Las tortugas se arrastran hacia la orilla, excavan un agujero en la arena, depositan sus huevos y regresan al mar (**FIG. E31-2a**). Los huevos pueden ser devorados por perros domésticos, zorros, cerdos salvajes, mapaches y muchos otros depredadores. Después de aproximadamente dos meses, los bebés tortuga salen de los huevos sobrevivientes y comienzan su difícil viaje hasta la adultez. Las aves marinas y los cangrejos los atacan conforme reptan hacia el océano (**FIG. E21-2b**). Una vez ahí, las tortuguillas pueden convertirse en un sabroso bocadillo para los peces.

Como si estos peligros naturales no fueran suficientes, las tortugas hembra y sus huevos son presa fácil para cazadores furtivos humanos. La carne y los huevos de tortuga son una delicia en muchas culturas, con los caparazones de tortuga se elabora hermosa joyería, y la piel de tortuga constituye una piel fantástica. Las tortugas también se capturan, tanto deliberada como accidentalmente, en líneas y redes de pesca. Las hermosas playas atraen turistas que pueden atemorizar a las hembras que desovan. Por último, las tortuguillas encuentran el mar al reptar hacia el área más brillante a la vista, pero el lugar más brillante en la playa ahora puede no ser el reflejo de la Luna sobre el océano, sino las luces de un hotel.

Estos peligros se cernían sobre las cinco especies de tortuga marina que anidaba en las playas de Brasil, hasta finales de la década de 1970, cuando algunos estudiantes de una universidad brasileña vacacionaban en el Atolón Rocas, justo fuera de la costa. Ellos observaron un grupo de tortugas marinas llegando a la playa para poner sus huevos, sólo para ser cazadas por los mismos pescadores que contrataron como guías de los estudiantes. Dos de los estudiantes, José Albuquerque y Guy Marcovaldi, fundaron el Projeto Tartarugas Marinhas (TAMAR, para abreviar, del portugués para “tortugas marinas”).

Albuquerque y Marcovaldi se dieron cuenta de que, para que la conservación de las tortugas marinas tuviera éxito, debían participar los pescadores y habitantes locales. En la actualidad, TAMAR tiene 22 bases en la costa brasileña. La mayoría de los empleados de TAMAR son ex pescadores. En lugar de cazar tortugas marinas, liberan a las tortugas capturadas en las redes y patrullan las playas durante la época de anidada. Los biólo-



(a) Una tortuga verde cava un nido



(b) Una tortuga recién salida del cascarón se dirige al mar

▲ **FIGURA E31-2 Tortugas marinas en peligro** (a) Una tortuga verde hembra palea arena con poderosos aletazos, lo que crea una cavidad donde enterrará alrededor de 100 huevos.

(b) Después de incubar en la arena durante aproximadamente 2 meses, los huevos eclosionan. Aquí, una recién salida del cascarón se dirige al mar, donde (si sobrevive) pasará de 20 a 50 años antes de alcanzar la madurez sexual.

desarrollo humano con frecuencia no poseen estas características. Como resultado, muchos ecosistemas modificados por los humanos no pueden ser sustentables a largo plazo. ¿Cómo se pueden satisfacer las necesidades humanas en formas que sostengan los ecosistemas de los cuales dependen?

El desarrollo sustentable promueve el bienestar ecológico y humano a largo plazo

En *Cuidar a la Tierra: Una estrategia para la vida sustentable*, la UICN afirma que el **desarrollo sustentable** “satisface las nece-

sidades del presente sin comprometer la capacidad de las generaciones futuras para satisfacer sus propias necesidades” al “mejorar la calidad de la vida humana mientras vive dentro de la capacidad de carga de los ecosistemas que sostienen”. Por lo tanto, el desarrollo sustentable debe minimizar el uso de los recursos no renovables y usar los recursos renovables en una forma que les permita ser utilizados año tras año, lejos en el futuro. En esta sección se explorarán tres temas específicos de la sustentabilidad: el uso de recursos renovables, la agricultura sustentable y la preservación de ecosistemas razonablemente naturales mientras todavía se proporcionan bienes deseados a las personas.

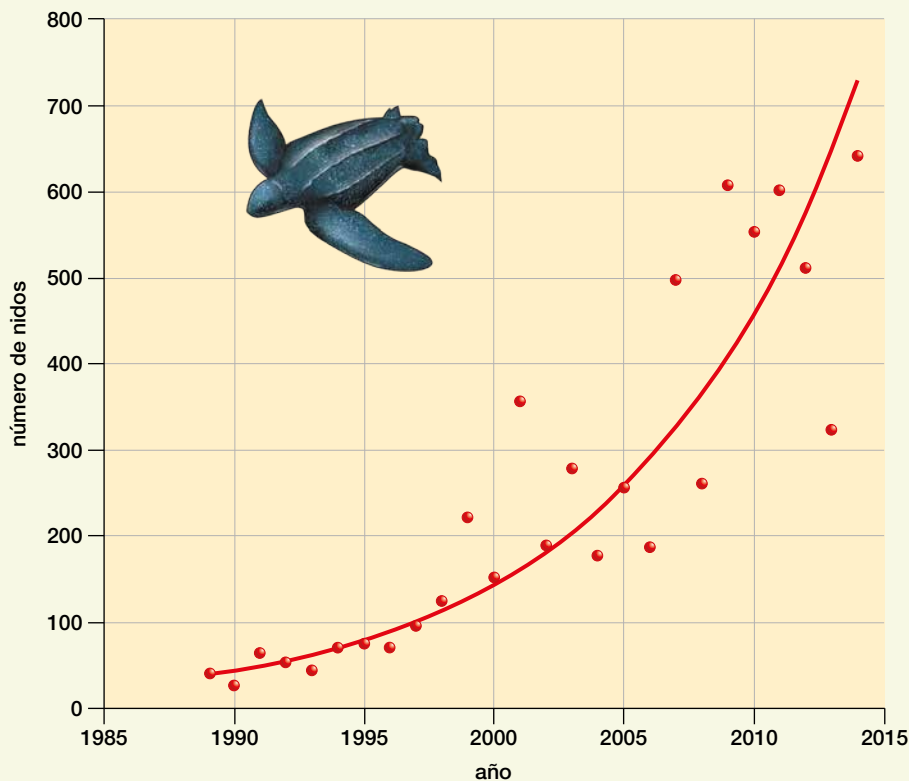


FIGURA E31-3 Las poblaciones de tortuga laúd atlántica están creciendo en Florida La tortuga laúd atlántica que anida en un grupo de playas en Florida ha sido sondeada cada año desde 1989 hasta 2014. Puesto que las tortugas son difíciles de contar en el mar, los nidos se usan como indicador del tamaño poblacional. La población comenzó a crecer en forma exponencial desde finales de la década de 1980 (curva suave).

gos de TAMAR marcan a las hembras y rastrean sus viajes. Los pescadores ahuyentan a los (ahora raros) cazadores furtivos de tortugas, identifican los nidos en ubicaciones riesgosas y reubican los huevos hacia mejores sitios en la playa o hacia una incubadora cercana. Hacia 2014, TAMAR había ayudado a más de 15 millones de tortuguitas a llegar al mar.

TAMAR ha tenido éxito porque los organizadores del proyecto involucraron a las comunidades locales como socios en la protección de las tortugas. El dinero fluye hacia las economías locales conforme los ecoturistas vienen a ver a las tortuguitas, visitan museos de tortugas y compran souvenirs elaborados por los residentes locales. TAMAR también patrocina jardines comunitarios, guarderías y actividades de educación ambiental. Al reconocer que los beneficios económicos derivados de la preservación de las tortugas sobrepasa con mucho el dinero que pueden hacer al cazarlas, los residentes locales participan de manera activa en la conservación

de las tortugas. Como dice el especialista en tortugas marinas de la UICN, Neca Marcovaldi: “ahora las tortugas marinas de Brasil valen más vivas”.

PENSAMIENTO CRÍTICO En 1970, las poblaciones de tortuga laúd atlántica eran muy bajas, y el U.S. Fish and Wildlife Service citó la especie como en peligro de extinción. Durante las siguientes décadas se dieron pasos para proteger los nidos de las tortugas y evitar la muerte accidental de las tortugas en el mar por parte de flotas pesqueras. Como resultado, la población de tortugas laúd que anida en las playas de Florida creció de manera exponencial (FIG. E31-3). ¿Qué factores tal vez contribuyeron a este crecimiento exponencial? ¿Puede continuar el crecimiento exponencial? Si no, ¿qué factores es probable que causen la estabilización de la población?

El desarrollo sustentable depende de los recursos renovables

En principio, minerales como aluminio, hierro y cobre pueden reciclarse por parte de los seres humanos, tal como los nutrientes se reciclan en los ecosistemas, de modo que nunca se agotan. Más aún: muchos minerales se pueden sustituir entre ellos en varios usos, con suficiente ingenio de inventores, ingenieros y científicos de materiales. Sin embargo, la sustitución no puede superar los límites absolutos sobre el suministro. Algunos minerales, como el cobre, usualmente se utilizan en grandes cantidades, ciertos minerales raros utilizados en dispositivos como teléfonos celulares y computadoras ya se encuentran como su-

ministro. Otros minerales son enormemente tóxicos cuando se vierten en el ambiente. Por todas estas razones, la fórmula “reduce, reutiliza y recicla” es muy adecuada cuando se aplica a los minerales.

Los combustibles fósiles no pueden reciclarse. Más aún: la quema de combustibles fósiles libera dióxido de carbono, que es la principal causa del cambio climático global, con profundos efectos sobre los humanos y los ecosistemas naturales por igual, como se destaca en la Sección 31.4 y en el Capítulo 30. Por tanto, un esfuerzo concertado para cambiar de combustibles fósiles a fuentes de energía renovables, como solar, eólica y geotérmica, es una parte esencial del desarrollo sustentable.

La agricultura sustentable preserva la productividad con reducido impacto sobre los ecosistemas naturales

La tierra agrícola es por mucho la mayor proporción de tierra apropiada por las personas para su propio uso, de modo que cómo se cultiva es un componente importante del desarrollo sustentable. Las metas de la agricultura sustentable son producir suficientes alimentos para alimentar a la humanidad, asegurar beneficios económicos para los agricultores y mantener los servicios de los ecosistemas de modo que puedan florecer tanto futuras generaciones de personas como el resto de la vida sobre la Tierra. Muchas de las prácticas de la agricultura sustentable difieren significativamente de las empleadas por la agricultura tradicional (TABLA 31-1). Las granjas difieren en muchas de estas prácticas, pero dos destacan: cómo se preparan los campos para plantar y si se usan fertilizantes y pesticidas sintéticos.

Labranza Existen dos métodos principales para tratar los campos para el cultivo: la labranza convencional, en la que todos los residuos del cultivo del último año se remueven y los campos son por completo arados cada año, y la labranza de conservación, en la que al menos 30% del residuo del cultivo anterior permanece sobre la superficie del suelo, con perturbación del suelo mediante arado u otras formas de cultivo. La técnica de cultivo de **no arado** es la forma más completa de labranza de conservación. El cultivo de no arado por lo general deja todo el residuo de los cultivos cosechados en los campos como mantillo para los cultivos del próximo año, y/o crece un cultivo de cubierta: plantas que por lo general crecen durante el otoño o la primavera temprana y no son el principal cultivo para el granjero. En Estados Unidos, los métodos de no arado se usan en alrededor de 35% de todos los sembradíos. Otro 27% de las granjas usan otros tipos de labranza de conservación.

La labranza de no arado reduce la erosión del suelo tanto del viento como de la lluvia y reduce la escorrentía de fertilizantes. También ayuda a mejorar la estructura del suelo y a aumentar la cantidad de materia orgánica en él. La combinación de mantillo y aumento

en la materia orgánica también mantiene el suelo más fresco y más húmedo durante las partes más calurosas del verano, lo que ayuda a los cultivos a soportar la sequía. Puesto que requiere menos barbechado, la agricultura de no arado también ahorra mano de obra, uso y desgaste de tractores, y hasta 53 litros de diesel por 4000 m².

Por otra parte, la mayoría de los agricultores de no arado con frecuencia rocían herbicidas para matar hierbajos. Los herbicidas pueden soplar desde los campos y dañar hábitats naturales cercanos. En algunas situaciones, los cultivos de cubierta pueden suprimir los hierbajos de manera bastante efectiva. Entonces pueden usarse los herbicidas para matar los cultivos cubierta en la primavera antes de plantar el cultivo principal (FIG. 31-9). En otras situaciones, el cultivo cubierta puede morir durante el invierno o puede cortarse o triturarse en primavera, de modo que los herbicidas no son necesarios. Dependiendo de la especie de la cubierta y del cultivo principal, y del clima, el suelo y los hierbajos comunes en una ubicación dada, los cultivos cubierta pueden reducir, o incluso eliminar, la necesidad de herbicidas.

Uso de fertilizantes y pesticidas La gran mayoría de los granjeros usan herbicidas, insecticidas y fertilizantes sintéticos; los granjeros orgánicos, no. La agricultura orgánica depende de depredadores naturales para controlar las plagas y de microorganismos del suelo para degradar los desechos de animales y cultivos, lo que en consecuencia recicla sus nutrientes. La rotación de diferentes cultivos cada año reduce las epidemias de plagas y enfermedades que atacan un solo tipo de planta. Aunque la mayoría de los agricultores orgánicos barbechan sus campos al menos en años intercalados para ayudar a controlar los hierbajos, un creciente número emplea métodos de no arado y control de hierbajos con cultivos cubierta que no necesitan eliminarse con herbicidas.

Existe un debate en marcha acerca de la productividad relativa de la agricultura orgánica frente a la convencional. Un análisis reciente de más de 100 estudios descubrió que la agricultura orgánica promedia una productividad más o menos 19% menor

TABLA 31-1 Las prácticas agrícolas afectan la sustentabilidad		
	Agricultura no sustentable	Agricultura sustentable
Erosión del suelo	Permite la erosión del suelo mucho más rápido de lo que puede reabastecerse pues los restos de los cultivos se barbechan, lo que deja el suelo expuesto hasta que crecen nuevos cultivos.	La agricultura de no arado reduce enormemente la erosión del suelo. La plantación de franjas de árboles como rompevientos reduce la erosión del viento.
Control de plagas	Usa grandes cantidades de pesticidas para controlar plagas de cultivos.	Árboles y arbustos cerca de los campos brindan hábitat a aves insectívoras e insectos depredadores. La reducción del uso de insecticidas ayuda a proteger a aves e insectos depredadores.
Uso de fertilizantes	Usa grandes cantidades de fertilizantes sintéticos.	La agricultura de no arado conserva suelo rico en nutrientes. Los desechos animales se usan como fertilizantes. Legumbres que reabastecen el nitrógeno del suelo (como soja y alfalfa) se alternan con cultivos que agotan el nitrógeno del suelo (como maíz y trigo).
Calidad del agua	Permite el escurrimiento del suelo desnudo para contaminar el agua con pesticidas y fertilizantes. Permite cantidades excesivas de desechos animales que se drenan desde comederos.	Los desechos animales se usan para fertilizar campos. La cubierta vegetal que queda por la agricultura de no arado reduce el escurrimiento de nutrientes.
Irrigación	Puede irrigar cultivos de manera excesiva, con frecuencia usa agua subterránea bombeada desde acuíferos a una tasa más rápida de la que el agua se reabastece por precipitación.	Moderna tecnología de irrigación reduce la evaporación y entrega agua sólo cuándo y dónde se necesita. La agricultura de no arado reduce la evaporación.
Diversidad de cultivos	Depende de un pequeño número de cultivos de alta rentabilidad, lo que alienta epidemias de insectos o enfermedades vegetales y conduce a depender de grandes cantidades de pesticidas.	La alternancia de cultivos y la siembra de una variedad más amplia de cultivos reduce la probabilidad de grandes epidemias de insectos y enfermedades.
Uso de combustibles fósiles	Usa grandes cantidades de combustibles fósiles no renovables para operar equipo agrícola, producir fertilizantes, y aplicar fertilizantes y pesticidas.	La agricultura de no arado reduce la necesidad de barbechar y fertilizar.



(a) Plántulas de algodón emergen en un campo de no arado en Carolina del Norte



(b) El mismo campo un mes después

▲ **FIGURA 31-9 Agricultura de no arado (a)** Una cubierta de cultivo de trigo muere con un herbicida. Las semillas de algodón proliferan entre el trigo muerto, que ancla suelo y reduce la evaporación. **(b)** Más tarde en la estación, el mismo campo muestra un cultivo de algodón sano cobijado por el trigo muerto.

Fotografías cortesía del Dr. George Naderman, ex especialista de extensión de suelo (retirado), Colegio de Agricultura y Ciencias de la Vida, North Carolina State University, Raleigh, NC.

comparada con la agricultura convencional, aunque para algunos cultivos la diferencia es mucho menor. Para frijol, guisantes y lentejas, la agricultura orgánica y convencional tiene la misma productividad. Los alimentos orgánicos por lo general se venden a mayor precio que el alimento no orgánico, de modo que el agricultor puede recibir mayor ingreso incluso si su producción es menor. Además, la agricultura convencional se ha beneficiado de décadas de intensa investigación de cultivos que producen mayores cosechas bajo un régimen de mucho fertilizante, y con frecuencia con mucho pesticida. La investigación de las variedades de cultivos que pueden producir mayores cosechas en la agricultura orgánica apenas comienza; la investigación del control de hierbas en los campos de no arado sin el uso de herbicidas también está en sus inicios.

En el mejor escenario, los agricultores cuidarían una variedad de cultivos, usarían prácticas agrícolas que retengan la fertilidad del suelo y usarían tan poca energía y tan pocos químicos potencialmente tóxicos como fuera posible. Las plagas de insectos serían controladas por aves e insectos depredadores y mediante rotación de cultivos, de modo que las plagas que se especialicen en cultivos particulares no encontrarían la mesa puesta para ellas año tras año. Los campos serían relativamente pequeños, separados mediante franjas de hábitat natural para plantas y animales nativos. Muchos proyectos, como el Programa de Investigación y Educación en Agricultura Sustentable de la Universidad de California, apoyan la investigación y educan a los agricultores acerca de las ventajas de la agricultura sustentable y cómo practicarla.

El desarrollo sustentable equilibra la preservación de los ecosistemas naturales con el aprovisionamiento de bienes para las personas

Con raras excepciones, la mayoría de las granjas proporcionan más hábitat de vida silvestre que las ciudades. Para ayudar a mantener la tierra rural subdesarrollada, muchos estados y municipios ofrecen servidumbre de conservación, mediante las cuales un propietario cede el derecho para desarrollar la propiedad,

por lo general a cambio de cierto tipo de crédito fiscal. Las servidumbres de conservación pueden ser poderosas herramientas para preservar el hábitat natural a bajo costo. Hacia 2014, más de 89 000 km² de bosques, tierras de cultivo y hábitat de vida silvestre en Estados Unidos se han preservado a través de servidumbres de conservación.

Aunque bosques, campos y granjas en general proporcionan más hábitat de vida silvestre, incluso las ciudades y los suburbios pueden proporcionar hogares para algunos tipos de vida silvestre. Desde balcones de apartamentos hasta grandes jardines suburbanos, el crecimiento de las plantas correctas puede proporcionar néctar, polen, bayas, semillas y nueces para aves, insectos y varios mamíferos pequeños como ardillas. La National Wildlife Federation ofrece asesoría gratuita acerca de cómo hacer tu hogar amigable con la vida silvestre.

Proveer a las personas y a la vida silvestre: el caso de las monarca migratorias Las mariposas monarca, tal vez la mariposa más reconocible en Norteamérica, ofrece un estudio de caso en la preservación de la vida silvestre mientras satisface las necesidades de las personas. Cada otoño, cientos de millones de mariposas monarca en el este de Estados Unidos migran al sur para pasar el invierno en un puñado de bosquecillos en las Montañas del centro de México (**FIG. 31-10a**). Sin estos sitios de invierno, toda la población de monarca del este de las Montañas Rocosas desaparecería. Las condiciones en estos bosquecillos de abetos y pinos son justo las correctas para que las monarca pasen el invierno. Un grueso dosel de agujas las protegen de la nieve y la lluvia. Los bosquecillos son suficientemente fríos para retardar el metabolismo de las mariposas de modo que no mueran de hambre, pero no son tan frías como para que se congelen.

Sin embargo, los bosquecillos son propiedad no del gobierno mexicano, sino de los habitantes locales, cuya mayoría son agricultores pobres. Las plataformas de grandes árboles que son esenciales para la supervivencia de las monarcas tradicionalmente también



(a) Mariposas monarca en sus bosquecillos invernales en México



(b) Mariposa monarca se alimenta en una algodoncillo

▲ **FIGURA 31-10** **Preservación de las mariposas monarca** (a) En el invierno se establecen tantas mariposas monarca en un puñado de bosquecillos en las montañas del centro de México que su peso dobla las ramas de los árboles. (b) Las monarca sorben néctar de las flores de algodoncillo y ponen sus huevos en las hojas, que son el único alimento que consumen las orugas monarca.

han sido un importante recurso económico para los agricultores, pues proporcionan leña y madera. ¿Cómo las personas pueden proveer tanto a las mariposas como a los agricultores? Varias organizaciones ayudan a expertos agricultores mexicanos para capacitar a los agricultores en agricultura sustentable. Uno de los “cultivos” más rentables en la reserva son, irónicamente, los árboles. El suelo y el clima proporcionan condiciones ideales para el crecimiento rápido de los árboles. Algunas coníferas maduran en menos de 20 años. Plantar semillas hoy permite que algunas se cosechen en sólo cinco años, para leña y árboles de Navidad. Después de 15 años, los árboles son suficientemente grandes como para madera comercial. Si, mientras tanto, los árboles se replantan de manera continua, el ciclo puede continuar indefinidamente, y los bosquecillos

maduros pueden dejarse solos. Organizaciones ambientales y sociales, en colaboración con el gobierno mexicano, han plantado más de cinco millones de árboles en la década pasada. El World Wildlife Fund estableció un fondo de 5 millones de dólares para ayudar a los agricultores a encontrar fuentes alternativas de ingresos en lugar de talar sus tierras. El fondo también se usa para establecer corredores boscosos que conectan los bosquecillos donde las monarca pasan el invierno. Mientras tanto, ECOLIFE construye estufas que son 60% más eficientes en combustible para cocinar y calentar hogares que los fuegos abiertos tradicionales, lo cual reduce la deforestación, ahorra dinero y reduce las enfermedades respiratorias causadas por el humo interior de los fuegos abiertos.

Otra fuente de ingresos para los agricultores es el ecoturismo. Los turistas acuden en masa a la reserva cada año para ver a las mariposas. Si se regula de manera adecuada, el ecoturismo puede tanto preservar el bosque como ofrecer significativas oportunidades de ingreso para los habitantes locales, quienes funcionan como guías a los bosquecillos de las monarca y ofrecen alimento, alojamiento y *souvenirs* a los turistas.

Estos esfuerzos parecen haber retardado, acaso detenido, la pérdida de monarca en años recientes. No obstante, las poblaciones de monarca apenas son 20% más grandes de lo que fueron hace 15 o 20 años. Una razón es la pérdida de hábitat de verano en Estados Unidos y Canadá. Las orugas monarca sólo comen algodoncillo, que crece sobre todo en áreas perturbadas como caminos vecinales y pastizales. La poda de las cunetas, la agricultura intensiva y en especial el uso extendido de herbicidas han reducido enormemente la población de algodoncillo; un estudio estima que los algodoncillos son 60% menos abundantes en el medio oeste estadounidense de lo que fueron hace 20 años. Las personas en Estados Unidos y Canadá pueden ayudar a plantar algodoncillos (*Asclepias*) en sus jardines (FIG. 31-10b). La mayoría tienen hermosas flores rosas o anaranjadas, con mucho néctar tanto para mariposas como para colibríes. Varias organizaciones ofrecen semillas o plántulas y aconsejan acerca de su siembra. Organizaciones ambientales y algunos estados plantan algodoncillos a lo largo de las cunetas y ferrocarriles. Iowa restauró más de 40 km² de cunetas para vegetación natural, incluidos algodoncillo. Tales “autopistas de algodoncillo” pueden ofrecer hábitat vital para las monarca tanto durante el verano como durante su migración otoñal.

El futuro de la Tierra está en tus manos

¿Cómo debe gestionarse el planeta de modo que proporcione una vida saludable y satisfactoria para la generación actual de personas, mientras a la vez conserva la biodiversidad y los recursos necesarios para las generaciones futuras? Nadie puede dar una respuesta simple y cierta. Sin embargo, debes considerar tres preguntas interrelacionadas: (1) ¿Cómo deben ser los estilos de vida humanos? (2) ¿Qué tecnologías pueden sostener dichos estilos de vida en una forma sustentable? (3) ¿Cuántas personas puede sostener la Tierra y en qué estilo de vida?

Los cambios en el estilo de vida y el uso de tecnologías apropiadas son esenciales

Los miles de millones de personas sobre la Tierra nunca estarán todos de acuerdo acerca de qué se necesita para una vida feliz y satisfactoria. Sin embargo, casi todos estarían de acuerdo en que un estilo de vida mínimo debe incluir alimento y vestido adecuados, aire y agua limpios, buenas atención a la salud y condiciones de trabajo, oportunidades educativas y profesionales, y acceso a ambientes naturales. La mayoría de las personas de la Tierra viven en países menos desarrollados y carecen al menos de algunas de estas necesidades.

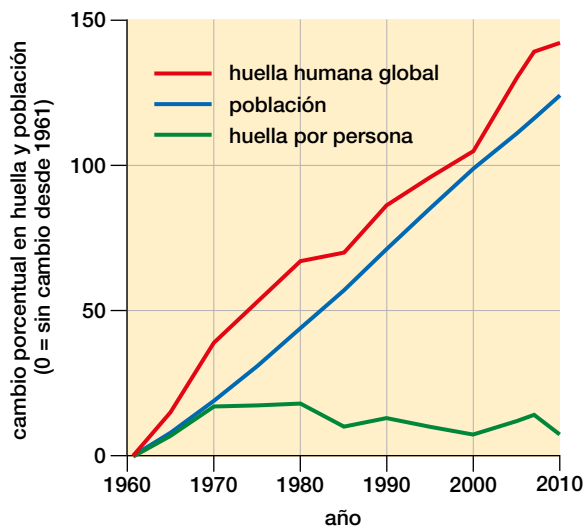
Sin un enfoque sustentable para el desarrollo, no puede haber mejoría a largo plazo en la calidad de la vida humana; de hecho, incluso puede declinar. Deben tomarse decisiones acerca de cuáles tecnologías son sustentables y cómo hacer la transición desde las realidades de hoy hacia un mañana esperado.

El crecimiento de la población humana es insostenible

Las causas raíz de la degradación ambiental son simples: demasiadas personas que usan demasiados recursos y generan demasiados desechos. Como la UICN elocuentemente afirma en *¿Quién cuidará la Tierra?*: "...el tema central [es] cómo poner en equilibrio las poblaciones humanas con los ecosistemas naturales que los sostienen".

A largo plazo, dicho equilibrio no puede lograrse si la población humana sigue creciendo. Dado el estilo de vida al que aspira la gran mayoría de las personas sobre la Tierra, muchos están convencidos de que el equilibrio no puede mantenerse incluso con la población actual, y sin embargo cada año se agregan de 75 millones a 80 millones de personas. Sin importar cuán simples sean las dietas, cuán eficiente sean las viviendas, cuán bajo sea el impacto de las técnicas agrícolas o cuánto se reutilice y recicle, el continuo crecimiento de la población con el tiempo abrumará los mejores esfuerzos.

Regresa a la comparación de la biocapacidad de la Tierra y la huella ecológica humana (FIG. 31-11). Como puedes ver, el rápido aumento en la huella ecológica de la humanidad entre 1961 y 2010 (línea roja) es aproximadamente paralelo al rápido aumento poblacional (línea azul). Sin embargo, la huella ecológica *por persona* (línea verde) fue sólo 10% mayor en 2010 de lo



▲ **FIGURA 31-11 El crecimiento de la población humana amenaza la sustentabilidad** Entre 1961 y 2010, el crecimiento de la población humana (línea azul) aumentó aproximadamente a la misma tasa que la huella ecológica humana global (línea roja). La huella por persona (línea verde) permaneció casi igual desde 1970: el aumento en la huella global resultó casi por completo del crecimiento poblacional.

Datos tomados del World Wildlife Fund, la Sociedad Zoológica de Londres y la Global Footprint Network (2014), *The Living Planet Report*.

que fue en 1961. De hecho, la persona promedio usaba un poco menos de biocapacidad de la Tierra en 2010 que en 1970. Si la población humana no hubiera aumentado, la huella ecológica humana total todavía estaría muy por abajo de la biocapacidad de la Tierra, pero dado que hay muchos más seres humanos, la huella humana total subió mucho más que la biocapacidad de la Tierra. Eliminar, y tal vez revertir, el crecimiento de la población es esencial si se quiere mejorar la calidad de vida para los 7 mil millones de personas que ya existen, proporcionar el potencial para una calidad de vida similar para los descendientes y salvar lo que queda de biodiversidad de la Tierra para generaciones futuras.

Las elecciones son tuyas

Es muy fácil suponer que el "desarrollo sustentable" es responsabilidad exclusiva de la industria, las granjas comerciales o los gobiernos, pero todas las personas pueden promover la vida sustentable con sus acciones individuales. Como hace 50 años señaló el educador y filósofo canadiense, Marshall McLuhan: "No hay pasajeros en la nave espacial Tierra. Todos somos tripulación". He aquí algunas formas para hacer una diferencia.

Conserva energía

- **Calentamiento y enfriamiento** No calientes tu casa a más de 20 °C en invierno o pongas el acondicionador de aire por abajo de 25 °C en verano. Reduce la calefacción o refrigeración mientras no estés en casa. Cuando compres o remodeles una casa, considera características eficientes en energía como calentamiento solar pasivo, buen aislamiento, un ventilador de ático, ventanas de doble panel (con recubrimiento "low-E" para reducir la transferencia de calor) y buen burlete para ventanas. Planta árboles caducifolios en el lado sur de tu casa para que den sombra en verano (cuando los árboles están cubiertos con hojas) y Sol en invierno (después de que cayeron las hojas). Si es posible, compra energía renovable, por lo general eólica o solar, a tu proveedor eléctrico.
- **Iluminación** Usa bombillas fluorescentes compactas o LED eficientes en energía, que por lo general usan alrededor de un cuarto a un sexto de la energía que una bombilla incandescente con la misma salida de luz y también duran de ocho a 30 veces más.
- **Agua caliente** Toma duchas más cortas y cambia a regaderas de bajo flujo. Lava sólo cargas completas en tu lavadora y lavavajillas; usa agua fría para lavar ropa; no prelaves tus platos. Aísla y baja la temperatura en tu calentador de agua.
- **Electrodomésticos** Cuando elijas un electrodoméstico grande, busca los modelos más eficientes en energía. No uses tu secadora en verano; coloca un tendedero.
- **Transportación** Elige el automóvil más eficiente en combustible que satisfaga tus necesidades y úsalo eficientemente al combinar encargos. Usa transporte público, transporte colectivo, caminar, bicicleta o teletrabajo cuando sea posible.

Conserva materiales

- **Recicla** Busca opciones de reciclado en tu comunidad y recicla todo lo que se acepte. No olvides reciclar tu teléfono celular cuando lo sustituyas. Compra productos de papel reciclado. También puedes comprar entablados y alfombras hechos con botellas plásticas recicladas.

- **Reutiliza** Reutiliza todo lo que sea posible, como sobres de manila, carpetas archivadoras y ambos lados del papel. Considera comprar muebles usados. Rellena tu botella de agua. Reutiliza tus bolsas del supermercado. Regala, en lugar de tirar, ropa, juguetes y muebles utilizables. Elabora trapos de limpieza a partir de ropa vieja y úsalos en lugar de materiales de limpieza desechables.
- **Conserva el agua** Si vives en un área seca, planta vegetación resistente a la sequía alrededor de tu casa para reducir el uso de agua. Una regadera de bajo flujo no sólo ahorra energía, sino también agua.

Apoya las prácticas sustentables

- **Opciones alimenticias** Cuando sea posible, compra productos elaborados localmente que no requieran embarques de larga distancia. Busca café con el sello de aprobación “Bird-Friendly™” o “Rainforest Alliance Certified”, u otra evidencia de producción sustentable como el programa de Starbucks “Coffee and Farmer Equity”. Reduce el consumo de carne. Busca en Internet para descubrir cuál pescado en tu supermercado local fue recolectado de manera sustentable.
- **Evita el uso de químicos dañinos** Limita tu uso de limpiadores, insecticidas y herbicidas dañinos que puedan contaminar agua y suelo.

Aumenta tus esfuerzos

- **Apoya los esfuerzos de conservación organizados** Únete a grupos de conservación y dona dinero para los esfuerzos

de conservación. Inscríbete para alertas por correo electrónico que te eduquen acerca de legislación ambiental y te faciliten el contactar a tus representantes gubernamentales y expresen tus puntos de vista.

- **Voluntariado** Conviértete en voluntario para el campus local y los proyectos comunitarios que mejoren el ambiente.
- **Haz que tu voto cuente** Investiga las propuestas de los candidatos y registros de votación en temas de conservación, y considera esta información cuando decidas apoyar a un candidato.
- **Educar** Mediante tus palabras y acciones, comparte tu preocupación por la sustentabilidad con tu familia, amigos y comunidad. Escribe cartas al editor de tu periódico escolar o local, a negocios locales y a funcionarios electos. Habla con los administradores de tu campus acerca de reducir el uso de energía en el campus. Recluta a otras personas preocupadas y cabildea para el cambio.
- **Reduce el crecimiento poblacional** Considera las consecuencias del crecimiento poblacional humano cuando planifiques tu familia. La adopción, por ejemplo, permite a las personas tener familias grandes mientras contribuyen al bienestar de la humanidad y el ambiente.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los principios del desarrollo sustentable?
- explicar cómo la población, la tecnología y las elecciones en el estilo de vida interactúan para afectar la sustentabilidad?

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Los lobos de Yellowstone

La cascada trófica desde lobos a alces hasta álamos está lejos de ser el único impacto de los lobos sobre el ecosistema de Yellowstone. Recuerda: las verdaderas relaciones alimenticias casi siempre forman una red, no una cadena (véase el Capítulo 29). En la red trófica de Yellowstone, los lobos afectan muchos niveles tróficos. Por ejemplo, los osos grizzly con frecuencia buscan comida en los cadáveres de los alces muertos por los lobos. Los grizzlies también comen muchas moras en el verano, y los arbustos productores de moras florecen sin el pastoreo constante de los alces, de nuevo gracias a los lobos. Antes de la reintroducción de los lobos, las moras proporcionaban alrededor de 4% de la dieta veraniega de los grizzlies; ahora proporcionan alrededor de 10%.

Los lobos también reducen las poblaciones de coyotes al alejarlos y en ocasiones matarlos. Los coyotes son los principales depredadores de los cervatillos de berrendos, mientras que los lobos no lo son. En áreas del parque con lobos, hay pocos coyotes, y cuatro veces más cervatillos de berrendo sobreviven en comparación con las áreas sin lobos. Los lobos también benefician de manera indirecta a las aves. Cuervos y buitres buscan comida en los cadáveres de los alces. Varios tipos de aves canoras son más abundantes en los bosquecillos de álamos y los matorrales de sauces, muchos de los cuales crecieron sólo desde que los lobos redujeron las poblaciones de alces.

De acuerdo con la Hipótesis del Mundo Verde, la Tierra es tan verde porque los depredadores superiores mantienen bajo control las

poblaciones de herbívoros, lo que a su vez permite más crecimiento vegetal. Si esta hipótesis es correcta, entonces muchos ecosistemas se benefician de la presencia de los depredadores superiores. Y lo hacen. En la costa del Océano Pacífico de la Columbia Británica, las



▲ **FIGURA 31-12** Una nutria marina come un erizo de mar Las nutrias mantienen bajo control las poblaciones de erizos y por tanto promueven la salud de los bosques de kelp.

nutrias marinas fueron cazadas extensamente por su piel. El declive en nutrias permitió un aumento explosivo de erizos de mar, una presa favorita de las nutrias (**FIG. 31-12**). Entonces los erizos casi eliminaron los bosques de kelp (consulta el Capítulo 28). Cuando se detuvo la cacería de nutrias y éstas regresaron, las poblaciones de erizos declinaron de manera drástica, y los bosques de kelp retornaron. En Venezuela, la construcción de una hidroeléctrica aisló un número de colinas, que se convirtieron en pequeñas islas en el depósito resultante. Dentro de pocos años, grandes depredadores desaparecieron de las islas, la cantidad de herbívoros aumentó muchísimo y la reproducción de las especies de dosel casi cesó. Como aseveró el artículo de investigación que describió estos hallazgos: “[hubo] un colapso ecológico en los fragmentos de bosque libres de depredadores”.

CONSIDERA ESTO Antes de 1700, los lobos vagaban sobre casi toda América del Norte; los coyotes se encontraban sobre todo al oeste del Mississippi. Los ciervos de cola blanca vivían a lo largo de la mitad oriental del continente. En el este de Estados Unidos, la mayor parte de la tierra estaba cubierta con bosques de coníferas o caducifolios. Cuando llegaron los europeos, talaron la mayoría de los bosques, plantaron cultivos, criaron ganado y exterminaron los lobos. Con base en lo que aprendiste en este capítulo y en su Estudio de caso, ¿qué crees que ocurrió con las poblaciones de coyotes y ciervos cola blanca entre 1700 y ahora, en términos de su rango y abundancia, y a los tipos de vegetación en gran parte de los estados orientales (fuera de ciudades, suburbios y granjas)? ¿Por qué?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

31.1 ¿Qué es la biología de conservación?

La biología de la conservación es la disciplina científica dedicada a entender y conservar la biodiversidad de la Tierra, incluida la diversidad en los niveles genético, de especies y de ecosistemas.

31.2 ¿Por qué es importante la biodiversidad?

La biodiversidad proporciona servicios de los ecosistemas de aprovisionamiento, regulación, culturales y de apoyo. Es una fuente de bienes, como alimentos, combustible, materiales para construcción y medicinas. Otros servicios de los ecosistemas incluyen formación de suelo, purificación de agua, control de inundaciones, moderación del clima y brinda reservas genéticas y oportunidades de recreación. La disciplina emergente de la economía ecológica intenta medir la aportación de los bienes y servicios de los ecosistemas a la economía, y estima los costos de perderlos ante el desarrollo no sustentable.

31.3 ¿Está disminuyendo la biodiversidad de la Tierra?

Las comunidades naturales tienen una baja tasa de extinción de fondo. Muchos biólogos concluyeron que en la actualidad las actividades humanas causan una extinción masiva, lo que aumenta las tasas de extinción quizá por un factor de mil.

31.4 ¿Cuáles son las principales amenazas para la biodiversidad?

La huella ecológica estima el área de Tierra requerida para sostener a la población humana en cualquier nivel dado de consumo y producción de desechos. La biocapacidad estima los recursos y la capacidad de absorber desechos realmente disponibles. La huella humana ya superó la biocapacidad de la Tierra, lo que deja cada vez menos para sostener otras formas de vida. Las grandes amenazas a la biodiversidad incluyen destrucción y fragmentación del hábitat, sobreexplotación, especies invasoras, contaminación, y cambio climático global.

31.5 ¿Por qué es necesaria la protección del hábitat para preservar la biodiversidad?

Los esfuerzos de conservación incluyen conservar los ecosistemas silvestres mediante el establecimiento de reservas básicas conectadas mediante corredores de vida silvestre, que ayudan a preservar comunidades funcionales y poblaciones silvestres autosustentables.

31.6 ¿Por qué la sustentabilidad es esencial para un futuro saludable?

El desarrollo sustentable satisface las necesidades presentes sin comprometer el futuro. Tal desarrollo requiere que las personas mantengan la biodiversidad, reciclen materiales brutos y dependan de recursos renovables. Un cambio a la agricultura sustentable es crucial para conservar el suelo y el agua, reducir la contaminación y el uso de energía, y conservar la biodiversidad. El crecimiento de la población humana es insostenible y conduce al consumo de recursos más allá de la capacidad de la naturaleza para reabastecerlos.

Términos clave

biocapacidad 588	extinción masiva 588
biodiversidad 583	fragmentación de
biología de la conservación 584	hábitat 590
corredor de vida silvestre 593	huella ecológica 588
desarrollo sustentable 594	no arado 596
economía ecológica 586	población viable mínima
especie amenazada 588	(PVM) 590
especie clave 587	reserva básica 593
especie en peligro 588	servicios de los
especie en peligro crítico 588	ecosistemas 584
especie vulnerable 588	sobreexplotación 590

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- Un factor que aumenta la huella ecológica de la humanidad es
 - el crecimiento de la población humana.
 - las innovaciones tecnológicas que mejoran la eficiencia con la que se usan los recursos.

- c. las fuentes de energía renovables.
 - d. la agricultura sustentable.
2. Una especie que tiene un papel esencial en un ecosistema, por lo general fuera de proporción con su tamaño poblacional, se llama
 - a. depredador.
 - b. especie clave.
 - c. especie remache.
 - d. especie redundante.
 3. La tasa de extinción moderna
 - a. es mayor que la tasa de fondo.
 - b. es la misma que la tasa de fondo.
 - c. es menor que la tasa de fondo.
 - d. tiene poco efecto sobre la biodiversidad.
 4. La biocapacidad es
 - a. la capacidad de carga de un ecosistema.
 - b. el área de la Tierra requerida para producir los recursos usados por los seres humanos.
 - c. el número de especies en un ecosistema.
 - d. la cantidad de recursos sustentables y la capacidad de absorción de desechos de la Tierra.
 5. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones de una población de depredadores grandes en una reserva pequeña *no* es cierta?
 - a. La especie puede desaparecer de la reserva.
 - b. La especie tal vez experimentará una explosión poblacional.
 - c. La especie quizá perderá diversidad genética.
 - d. La especie puede comer en exceso a su presa, lo que producirá una reducción en la población de la presa.

Llena los espacios

1. Tres niveles de la biodiversidad son _____, _____ y _____. Si la población de una especie se vuelve muy pequeña, es probable que haya perdido mucha de su diversidad _____.
2. Los productos o procesos mediante los cuales los ecosistemas funcionales benefician a los seres humanos se llaman de manera colectiva _____. Cuatro categorías importantes de estos beneficios son _____, _____ y _____.
3. Muchos de los beneficios que los humanos derivan de los ecosistemas funcionales, como purificación del agua, tradicionalmente se han considerado gratuitos. La disciplina

de _____ intenta cuantificar el valor monetario de dichos beneficios.

4. Las principales amenazas para la biodiversidad incluyen _____, _____ y _____. Para la mayoría de las especies en peligro, _____ probablemente es la mayor amenaza.
5. La población más pequeña de una especie que es probable pueda sobrevivir a largo plazo se llama _____. Cuando el hábitat adecuado para una especie dada se divide en áreas que son muy pequeñas para sostener una población suficientemente grande, esto se llama _____. Una forma para mantener poblaciones suficientemente grandes es establecer reservas básicas de hábitat adecuado, conectadas mediante _____.
6. Un dicho nativo-americano dice que “no heredamos la Tierra de nuestros ancestros, la pedimos prestada a nuestros hijos”. Si este principio guiara las actividades humanas, se practicaría el desarrollo _____.

Preguntas de repaso

1. ¿Cuáles son los tres diferentes niveles de la biodiversidad y por qué es importante cada uno?
2. ¿Qué es economía ecológica? ¿Por qué es importante?
3. Menciona las principales categorías de servicios que proporcionan los ecosistemas naturales y ofrece tres ejemplos de cada una.
4. ¿Cuáles cinco amenazas específicas a la biodiversidad se describen en este capítulo? Ofrece un ejemplo de cada una.
5. ¿Por qué los esfuerzos para proteger a las mariposas monarca son un buen modelo para la conservación y el desarrollo sustentable?

Aplicación de conceptos

1. Menciona algunas razones de que las huellas ecológicas de los residentes de Estados Unidos sean muy grandes. ¿Cómo podrías reducir el tamaño de tu huella? ¿Cómo la huella ecológica de los habitantes de Estados Unidos se extiende hacia los trópicos?
2. Busca y describe algunos ejemplos de destrucción de hábitat, contaminación y especies invasoras en la región alrededor de tu casa o escuela. Predice cómo cada uno de éstos puede afectar poblaciones locales específicas de animales y plantas nativos.



UNIDAD 5

Anatomía y fisiología animales

El cuerpo animal es una exquisita expresión
de la elegancia con la cual la evolución
vinculó forma con función.

“Conócete a ti mismo”

—INSCRIPCIÓN SOBRE LA ENTRADA DEL TEMPLO
DE APOLO, HOGAR DEL ORÁCULO DE DELFOS

32

HOMEOSTASIS Y LA ORGANIZACIÓN DEL CUERPO ANIMAL



Cuando las temperaturas suben, los atletas pueden estar en peligro.

ESTUDIO DE CASO

Sobrecalentamiento

“ESTOY HACIENDO LA CARRERA DE MI VIDA. Acabo de nadar y pedalear lo más duro de lo que alguna vez pensé podría hacerlo... Mi enfoque mental alcanzó un nuevo nivel. Nada se interpondrá en mi camino, ni el calor de 32 °C ni el 90% de humedad, ni la chica de California enfrente de mí, ni el fuego en mis pies que se extiende hacia mis piernas.” Éstos fueron los pensamientos de Kierann Smith, una estudiante de medicina y miembro del equipo de triatlón de Stanford, justo antes de colapsar en los nacionales universitarios de triatlón en Tuscaloosa, Alabama, en 2011. Al momento de colapsar, se acercaba a la marca de 8 km en la tercera parte de la agotadora competencia, y su temperatura corporal había subido a 41 °C. Smith fue llevada rápidamente a la tienda médica, donde un baño con agua helada y paquetes de hielo llevaron su temperatura justo por abajo de 40 °C. En este punto, se le movió para hacer espacio para los otros muchos atletas universitarios de élite que fueron abrumados por el calor en este día de abril en Alabama.

Kierann Smith fue relativamente afortunada. Ella sobrevivió, a diferencia del luchador Ben Richards, un estudiante de 20 años de edad en el segundo año del Darton State College en Georgia, quien murió 10 días después de colapsar durante una carrera de entrenamiento de 8 km en septiembre de 2013. Su temperatura era de 41.6 °C cuando llegó al hospital. Después, en agosto de 2014, Marquese Meadow, un estudiante de primer año que asistía al Morgan State College en Maryland con una beca de fútbol, se desorientó después de una práctica de fútbol y murió en un hospital cercano. Los resultados de la autopsia confirmaron golpe de calor como la causa de la muerte.

¿Qué es homeostasis? ¿Qué mecanismos de control usualmente mantienen la temperatura corporal humana dentro de límites estrechos; esto es: cómo se mantiene la homeostasis de temperatura? ¿Por qué la temperatura corporal debe regularse de manera estrecha y qué ocurre con el cuerpo durante el golpe de calor?

DE UN VISTAZO

32.1 Homeostasis: ¿Por qué y cómo regulan su ambiente interno los animales?

32.2 ¿Cómo está organizado el cuerpo animal?

32.1 HOMEOSTASIS: ¿POR QUÉ Y CÓMO REGULAN SU AMBIENTE INTERNO LOS ANIMALES?

Ya sea que estés sentado en tu habitación, muriendo de calor en una jungla o tiritando en una tormenta de nieve, la mayoría de las células de tu cuerpo (por ejemplo, las de tu corazón, cerebro y músculos) mantienen una temperatura casi constante. Más aún: ya sea que estés de pie en aire sofocante del desierto o nadando en una alberca, el océano o el Gran Lago Salado, tus células están bañadas en un líquido, llamado fluido intersticial, que tiene una composición casi constante.

A mediados del siglo XIX, el fisiólogo francés Claude Bernard describió por primera vez la “constancia interna” de los cuerpos animales. En la década de 1920, Walter Cannon acuñó el término **homeostasis** para describir la capacidad de un organismo para mantener su ambiente interno dentro de los estrechos límites que permiten el funcionamiento celular óptimo. Además de mantener la temperatura y las concentraciones de agua y sal en los fluidos corporales, los mecanismos homeostáticos regulan un cúmulo de otras condiciones, incluidos concentraciones de glucosa, pH (balance ácido-base), secreción de hormonas, y concentraciones de oxígeno y dióxido de carbono.

Aunque la palabra “homeostasis” (que significa “permanecer igual”) implica un estado invariable estático, el ambiente interno en realidad bulle con actividad conforme el cuerpo se ajusta de manera continua para mantener la constancia entre las variadas condiciones internas y externas. Por ejemplo, el ejercicio desafía los mecanismos homeostáticos del cuerpo; debe suministrarse más oxígeno para sostener las demandas de energía de los músculos que trabajan, y el calor adicional que producen los músculos debe disiparse. El cuerpo se pone al nivel con el aumento del ritmo respiratorio, incremento en la actividad de las glándulas sudoríparas y mayor flujo sanguíneo hacia la piel. Conforme avances a lo largo de esta unidad, descubrirás numerosos ejemplos de cómo la interacción de los sistemas a lo largo del cuerpo ayuda a mantener la homeostasis.

La homeostasis permite el funcionamiento de las enzimas

¿Por qué las células son tan particulares acerca de sus alrededores? Una gran parte de la razón por la que los organismos mantienen la homeostasis se reduce a las proteínas, en particular a las enzimas. Casi toda reacción química en una célula se cataliza mediante una enzima específica cuya habilidad para funcionar depende de su estructura tridimensional precisa, mantenida, en parte, por enlaces de hidrógeno (véanse los capítulos 2 y 3). Estos enlaces cruciales, pero vulnerables, pueden perturbarse por un ambiente demasiado salado, demasiado ácido, demasiado básico o demasiado caliente. Por tanto, la necesidad de mantener los enlaces de hidrógeno y el funcionamiento proteínico que depende

de ellos ayudan a explicar el requisito de un rango estrecho de concentración salina, pH y temperatura.

La temperatura es un factor crucial para el funcionamiento de las enzimas; sin embargo el pH y concentración de sales afecta de manera importante el funcionamiento de las mismas: la tasa a la que las enzimas catalizan las reacciones depende de la temperatura. Las temperaturas bajas lentifican el movimiento molecular, lo que reduce tanto el número como la rapidez de las interacciones entre las enzimas y las moléculas sobre las que actúan. Conforme la temperatura aumenta, estas reacciones se aceleran, en ocasiones la temperatura aumenta hasta provocar la pérdida de estructura y función de la enzima.

ESTUDIO DE CASO / CONTINUACIÓN

Sobrecalentamiento

Tanto el jugador de fútbol Marquese Meadow como el luchador Ben Richards estuvieron hospitalizados y fueron tratados durante una semana antes de sus muertes, y sus temperaturas corporales se bajaron a lo normal pocas horas después de sufrir el golpe de calor. ¿Por qué no se recuperaron? El caos metabólico producido por el golpe de calor daña órganos vitales, en particular el hígado y los riñones. Las células musculares mueren y liberan en el torrente sanguíneo sustancias que pueden conducir a fallo renal. La temperatura corporal elevada también daña el hígado, que es crucial para remover sustancias tóxicas de la sangre. Kierann Smith escribió de su recuperación del golpe de calor: “Fue un gran impacto cuando descubrí que había tenido marcado daño muscular e incluso algo de daño hepático... No hay arreglo rápido para esto, mental o físicamente.”

El metabolismo humano sólo funciona dentro de un rango estrecho de temperaturas. ¿Esto es cierto para todos los animales?

Los animales difieren en cómo regulan la temperatura corporal

Tal vez los mecanismos de homeostasis mejor estudiados entre los animales son sus métodos tan diferentes para regular la temperatura corporal. Quizás hayas escuchado que mamíferos y aves se describen como “sangre caliente” y otros reptiles, anfibios, peces e invertebrados como “sangre fría”. Sin embargo, estos términos con frecuencia son engañosos. Por ejemplo, los cuerpos de los cachorritos del desierto (**FIG. 32-1a**) pueden alcanzar más de 37.8 °C cuando el sol de verano calienta los manantiales y pequeños estanques donde viven, de modo que a veces los cachorritos son de sangre bastante caliente. Los colibríes tienen temperaturas corporales tan altas como 40.5 °C mientras forrajejan durante el día (**FIG. 32-1b**), pero pueden enfriarse hasta 13 °C durante la noche.



(a) Cachorrito del desierto



(b) Colibrí garganta rubí



(c) Iguana

▲ **FIGURA 32-1 ¿Sangre caliente o sangre fría?** (a) Puesto que un pez de “sangre fría” como este cachorrito del desierto puede ser bastante caliente y (b) animales de “sangre caliente” como este colibrí pueden volverse bastante fríos, los biólogos clasifican a los animales como endotérmicos o ectotérmicos, dependiendo de su principal fuente de calor corporal. (c) Esta iguana que se tumba al Sol ilustra un mecanismo conductual que usan muchos ectotermos para regular la temperatura corporal.

Para evitar confusión, los científicos por lo general clasifican a los animales de acuerdo con su principal fuente de calor corporal. Los **ectotermos** (griego para “calor exterior”) derivan la mayor parte de su calor del ambiente. Reptiles (excepto las aves), anfibios y la mayoría de peces e invertebrados son ectotermos. En los casos más simples, una lombriz de tierra en su madriguera o un pez en un río, la temperatura corporal de un ectotermo será la misma que la temperatura de su ambiente. Los **endotermos** (griego para “calor interior”) producen la mayor parte de su calor mediante reacciones metabólicas. Aves y mamíferos son los tipos más comunes de endotermos, aunque algunos otros tipos de animales en ocasiones generan cantidades significativas de calor de manera metabólica.

Las temperaturas corporales de la mayoría de los ectotermos varían bastante conforme la temperatura externa cambia durante el curso de horas, días o semanas. Muchos ectotermos, como mariposas, abejas y la mayoría de lagartos, se enfrían y vuelven inactivos durante la noche, lo que en consecuencia les conserva energía, pero se calientan y vuelven activos durante el día. En la noche, mariposas y abejas se vuelven tan frías que no pueden volar; con frecuencia, los lagartos son demasiado lentos para cazar o escapar de los depredadores. Al romper el día, las abejas tiemblan y las mariposas baten sus alas para generar calor metabólico, mientras que los lagartos buscan una piedra calentada por la luz solar, lo que les proporciona el calor que necesitan para reanudar sus estilos de vida activos.

Aunque las temperaturas corporales variables son comunes en los ectotermos, algunos pueden mantener temperaturas corporales bastante estables, a través de comportamiento o al ocupar un ambiente muy constante. Por ejemplo, insectos y lagartos con frecuencia se calientan al tumbarse al Sol (**FIG. 32-1c**) y se enfrían moviéndose hacia un lugar sombreado. El cachorrito mencionado antes puede tolerar temperaturas de agua que varían de 2.2 a 45 °C, pero sólo puede reproducirse dentro de un estrecho rango de temperaturas. Durante la época de reproducción, un cachorrito regula su temperatura de manera muy precisa al nadar hacia diferentes áreas de su piscina conforme cambia la temperatura del agua. En el mar profundo, la temperatura es tan constante (usualmente desde más o menos 0 hasta 3 °C), que los peces

ectotérmicos de mar profundo experimentan pocas variaciones en temperatura corporal a lo largo de sus vidas.

Aunque algunos endotermos, como los colibríes, permiten que sus temperaturas corporales caigan durante la noche, la mayoría mantiene una temperatura corporal bastante constante, de entre más o menos 35 a 41 °C. Existen tanto beneficios como costos para mantener este calor. Un gran beneficio es que un cuerpo caliente por lo general puede percibir mejor su entorno, responder y moverse más rápido que un cuerpo frío. El mayor costo, desde luego, es la energía requerida para mantener una alta temperatura corporal.

¿Cómo percibe un animal las condiciones dentro de su cuerpo y las ajusta cuando es necesario? El ambiente interno se mantiene mediante mecanismos que de manera colectiva se conocen como sistemas de realimentación.

Los sistemas de realimentación regulan las condiciones internas

Existen dos tipos de sistemas de realimentación: (1) sistemas de realimentación negativa, que contrarrestan los efectos de los cambios en el ambiente interno y sobre todo son responsables de mantener la homeostasis; y (2) sistemas de realimentación positivos, que crean ciclos en los cuales los cambios se amplifican a sí mismos.

La realimentación negativa revierte los efectos de los cambios

El mecanismo más importante que gobierna la homeostasis es la **realimentación negativa**, en la cual un cambio produce respuestas que lo contrarrestan. El resultado global de la realimentación negativa es regresar el sistema a su condición original.

La realimentación negativa es una característica común de los sistemas vivos y los no vivos; regula casi cada aspecto de la fisiología de un organismo, incluidos la temperatura corporal; los niveles de glucosa, hormonas, agua, sales y oxígeno en la sangre, e incluso el pararse erguido. Los dispositivos mecánicos con frecuencia también incorporan realimentación negativa, por

ejemplo, para mantener una temperatura constante en tu casa, llenar el tanque de un retrete, o mantener tu automóvil en control de crucero con una rapidez constante.

Todos los sistemas de realimentación negativa contienen tres componentes principales: un *sensor*, un *centro de control* y un *efector*. El sensor detecta la condición actual, el centro de control compara dicha condición con un estado deseado llamado punto de ajuste, y el efector produce una salida que restaura la condición deseada. Observa cómo funcionan los sistemas de realimentación negativa, primero en el ejemplo familiar de calentar tu casa y después en el control de la temperatura corporal.

En el sistema de realimentación negativa que controla la temperatura de tu casa en un día frío, el sensor es un termómetro, el centro de control es un termostato y el efector es un calefactor (FIG. 32-2). El termómetro detecta la temperatura de la habitación y envía dicha información al termostato, donde la temperatura real se compara con el punto de ajuste de la temperatura deseada. Si la temperatura de la habitación está por abajo del punto de ajuste, entonces el termostato señala al calefactor para que se encienda y genere calor. El calefactor calienta la habitación y restaura la temperatura hasta el punto de ajuste, lo que hace que el termostato apague al calefactor.

Los sistemas de realimentación negativa mantienen muchos parámetros fisiológicos dentro de límites estrechos. El regulador homeostático clave en los animales vertebrados es una región

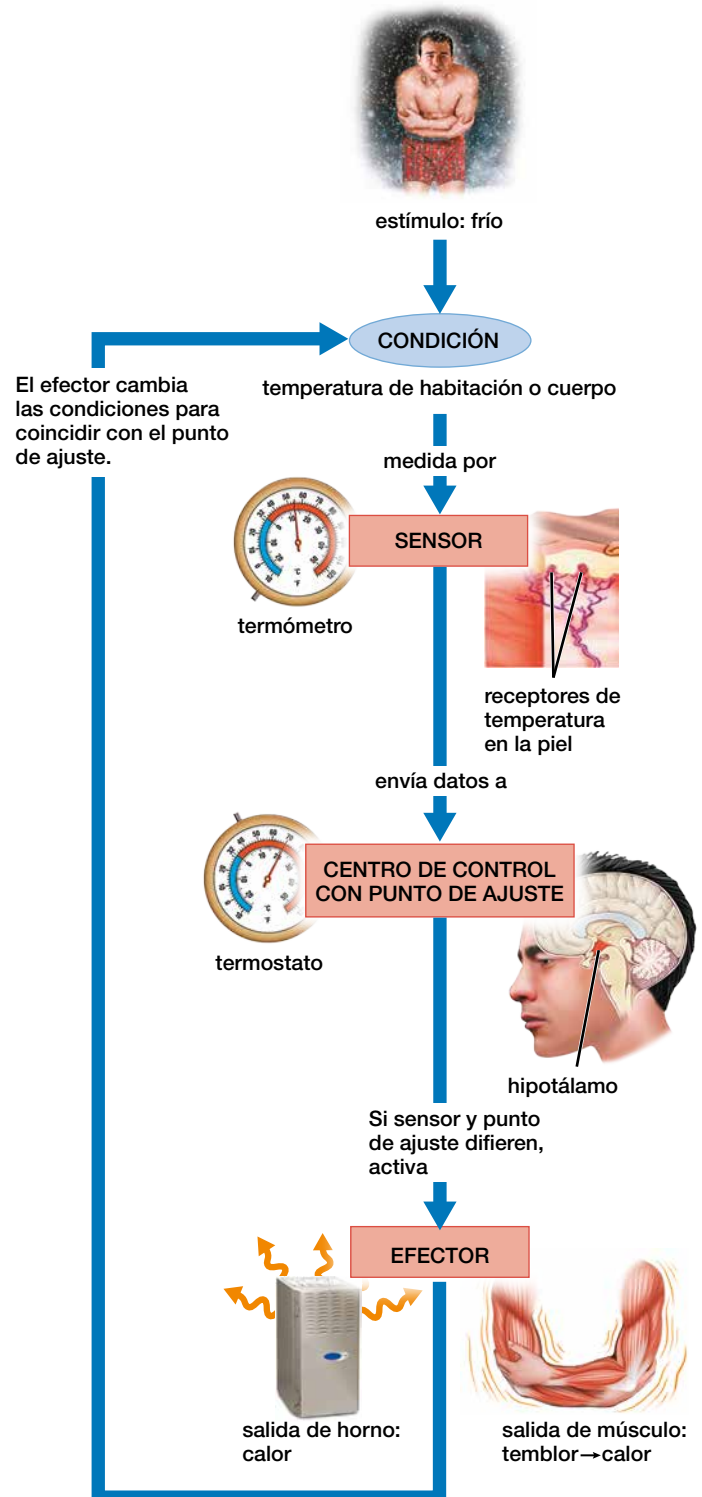
¿TE HAS PREGUNTADO...

La hidratación se ha convertido en una palabra de moda en la prensa popular, que en ocasiones alienta a las personas a beber mucha más de lo que necesitan. Parece lógico que beber agua adicional ayudará a sudar y permanecer fresco, y algunos entrenadores, cautelosos por el golpe de calor entre jugadores de fútbol jóvenes, pueden alentar el consumo excesivo de agua. Las muertes por sobrehidratación son raras, pero ocurren. En una de tales tragedias, el jugador de fútbol de Georgia, Zyrees Oliver, de 17 años de edad, estudiante del último año de bachillerato, se supone que bebió seis litros de agua y seis litros de Gatorade durante una sesión de práctica de fútbol, con la esperanza de aliviar sus calambres musculares. Después de regresar a casa, colapsó y más tarde murió después de llevarlo en helicóptero a un hospital. Oliver murió por hiponatremia, que literalmente significa “muy poco sodio”, que se refiere a la dilución de iones de sodio (Na^+) en la sangre por exceso de agua. Un estudio de los participantes en el maratón de Boston descubrió que 13% de quienes se pusieron a prueba en la línea de llegada habían bebido demasiada agua durante la carrera como para tener al menos hiponatremia leve, y algunos tuvieron niveles de Na^+ sanguíneo peligrosamente bajos.

El ión sodio es esencial para los procesos fisiológicos, incluida la señalización neuronal y las contracciones musculares, y han evolucionado elaborados mecanismos homeostáticos que regulan el Na^+ en los fluidos corporales dentro de un rango muy estrecho. Los síntomas de hiponatremia incluyen náusea y vómito, calambres musculares, convulsiones, inconciencia, coma y en ocasiones la muerte.

La respuesta simple es sí, demasiado de cualquier caso, incluso agua, puede ser dañino.

si puedes beber demasiada agua?



▲ **FIGURA 32-2** La realimentación negativa mantiene la homeostasis. En la realimentación negativa, las respuestas a un estímulo contrarrestan los efectos del mismo. La realimentación negativa regula la temperatura de tu casa así como la temperatura corporal.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Qué ocurriría si un mamífero frío que tiembla ingiriera un veneno que destruyera todas las terminaciones nerviosas de su cuerpo que detectan el calor?

en el cerebro llamada *hipotálamo*. En aves y mamíferos, el hipotálamo coordina las señales nerviosas, libera hormonas y comportamientos para mantener la temperatura corporal a pesar de grandes fluctuaciones en la temperatura ambiental (véase la Fig. 32-2). Las terminaciones nerviosas en la piel y otras partes del cuerpo actúan como sensores de temperatura y transmiten esta información al hipotálamo. Si la temperatura corporal cae por abajo del punto de ajuste (la temperatura corporal normal), el hipotálamo activa mecanismos que generan y conservan calor, como el temblar (pequeñas contracciones musculares rápidas) o moverse hacia un lugar más caluroso. Los vasos sanguíneos que irrigan áreas no vitales del cuerpo (como el rostro, las manos, pies y piel) se constriñen, lo que reduce la pérdida de calor y derivan la sangre caliente hacia el centro del cuerpo (incluidos cerebro, corazón y otros órganos internos). Cuando la temperatura corporal normal se restaura, los sensores de temperatura señalan al hipotálamo, que apaga las acciones que generan y conservan el calor.

El sistema de control de temperatura también puede actuar para reducir la temperatura corporal. Si esta última supera el punto de ajuste, el hipotálamo envía señales que derivan más sangre hacia la piel, donde el calor puede radiarse hacia el aire circundante. Glándulas sudoríparas producen una secreción acuosa que enfría el cuerpo conforme el agua se evapora de la piel. La fatiga y la incomodidad causados por la temperatura corporal elevada por lo general estimulan cambios conductuales, lo que hace que las personas descansen y busquen sombra o agua fría.

ESTUDIO DE CASO / CONTINUACIÓN

Sobrecalentamiento

Durante un golpe de calor, funcionan mal los mecanismos de realimentación negativa que por lo general mantienen la temperatura corporal relativamente constante. Una forma de realimentación del sobrecalentamiento es una sensación de cansancio, que en general haría que una persona descansa. Pero un síntoma de golpe de calor es la confusión mental, que perturba esta realimentación negativa y facilita que un atleta ignore las señales de advertencia del cuerpo.

La víctima de un golpe de calor también puede dejar de sudar, ya que el aumento excesivo de la temperatura corporal hace que los sistemas de control de temperatura del cerebro funcionen mal. Además, dado que la actividad enzimática aumenta con la temperatura, la tasa metabólica puede subir y generar todavía más calor, lo que hace que la temperatura corporal suba. Si no termina con enfriamiento inmediato, el ciclo vicioso, un ejemplo de realimentación positiva, puede conducir a la muerte. ¿Qué es realimentación positiva? ¿Siempre es dañina? ¿Con cuánta frecuencia ocurre de manera natural?

La realimentación positiva aumenta los efectos de los cambios

En la **realimentación positiva**, un cambio produce una respuesta que amplifica dicho cambio. Imagina un termostato averiado: das golpecitos al selector de temperatura, pero cuando la habitación llega al punto de ajuste, en lugar de apagarse, el termostato pide más calor, y así por el estilo... una situación muy desagradable.

Puesto que sus efectos podrían caer en una espiral fuera de control, la realimentación positiva es relativamente rara en los sistemas biológicos, y bajo condiciones fisiológicas normales, los eventos de realimentación positiva se detienen con el tiempo mediante realimentación negativa. Un excelente ejemplo es el nacimiento de bebés en seres humanos y otros mamíferos. Las primeras contracciones del parto empujan la cabeza del bebé contra el cérvix en la base del útero, lo que hace que el cérvix se estire y comience a abrirse. Células nerviosas en el cérvix reaccionan al estiramiento enviando señales al hipotálamo, que responde disparando la liberación de la hormona oxitocina. La oxitocina estimula contracciones uterinas más fuertes, que hacen que la cabeza del bebé estiren el cérvix aún más, lo que estimula más liberación de oxitocina. Realimentación negativa termina este ciclo de realimentación positiva, porque las contracciones producen el nacimiento del bebé, lo libera presión sobre el cérvix. Otro ejemplo de realimentación positiva es el reflejo de “subida de leche”, que libera leche durante la lactancia, un proceso que también involucra oxitocina y el hipotálamo (descrito en el Capítulo 38). Cuando el bebé queda satisfecho y deja de succionar (realimentación negativa), el ciclo se detiene.

La realimentación positiva también ocurre en los sistemas no vivientes. En el “Guardián de la Tierra: Realimentación positiva en el Ártico” se explora cómo es probable que la reducción de la capa de hielo ártico produzca un ciclo de realimentación positiva que influya sobre el clima de la Tierra.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- definir *homeostasis* y explicar por qué los organismos mantienen homeostasis?
- explicar la diferencia entre ectotermos y endotermos, y ofrecer ejemplos de cada uno?
- explicar por qué la realimentación negativa es crucial para lograr homeostasis?
- definir *realimentación positiva* y explicar por qué es rara en los organismos vivientes?

32.2 ¿CÓMO ESTÁ ORGANIZADO EL CUERPO ANIMAL?

Los animales mantienen homeostasis al realizar de manera simultánea una multitud de tareas. Por ejemplo, se ha visto que el hipotálamo, receptores de temperatura a lo largo del cuerpo, glándulas sudoríparas y vasos sanguíneos en la piel funcionan en conjunto para controlar la temperatura corporal humana. Esta coordinación de funciones corporales depende de una jerarquía de estructuras:

células → tejidos → órganos → sistemas orgánicos

Las células son las unidades fundamentales de todos los organismos vivientes (véanse los capítulos 1 y 4). En un cuerpo animal, un **tejido** está compuesto de docenas a miles de millones de células estructuralmente similares que funcionan en conjunto para realizar una tarea particular. Los tejidos son los bloques constructores de los **órganos**, que son estructuras discretas que realizan funciones complejas. Ejemplos de órganos incluyen estómago, intestino delgado, riñones y vejiga urinaria. Los órganos, a su vez, están organizados en **sistemas orgánicos**, grupos de



Realimentación positiva en el Ártico

En la realimentación positiva, las condiciones cambiantes producen respuestas que aumentan el cambio. Los climatólogos están convencidos de que el cambio climático global disparó realimentación positiva en el Ártico y que el resultado puede ser el equivalente planetario de la hipertermia.

El Polo Norte se encuentra a unos 645 kilómetros de la tierra más cercana. Antes estaba cubierta con hielo de dos a cinco metros de grosor. Sin embargo, conforme el planeta se calienta, el Ártico se calienta casi el doble de rápido que el promedio global. Como resultado, durante los pasados 30 años la capa de hielo ártico se ha vuelto casi 50% más delgada y 35% más pequeña en área (**FIG. E32-1**). La capa actualmente se encoge en un promedio de más o menos 10% por década.

¿Qué tiene que ver esto con la realimentación positiva? La respuesta se encuentra en cuánta luz solar se refleja en el hielo comparada con las aguas del mar abierto. El hielo marino en general refleja de vuelta al espacio de 50 a 70% de la luz solar entrante. La cubierta de nieve en el hielo puede reflejar hasta 80% de la luz solar. En contraste, el agua de mar refleja sólo de 5 a 10% de la luz solar que la golpea, de modo que casi toda la energía solar es absorbida, lo cual calienta el agua ártica. Conforme se derrite la capa de hielo ártica, más agua está expuesta. El agua expuesta absorbe más luz solar que el hielo, y se vuelve más caliente, lo que funde más hielo, que expone todavía más agua, etcétera. Éste es un ejemplo clásico de realimentación positiva, con consecuencias globales impredecibles.



▲ **FIGURA E32-1** La realimentación positiva acelera la pérdida de hielo ártico La mayor parte de la luz solar que golpea el hielo se refleja, lo que lo hace parecer blanco. La mayor parte de la luz solar que golpea el mar abierto se absorbe, lo que hace que se caliente mucho más rápido y funde hielo adicional. Los osos polares dependen del hielo ártico para cazar y descansar.

CONSIDERA ESTO Al bombear dióxido de carbono y otros gases de efecto invernadero a la atmósfera, de manera inadvertida se experimenta con los sistemas que sostienen la vida del planeta. ¿Qué crees que, con el tiempo, detendrá este ciclo?

órganos que actúan en forma coordinada. Por ejemplo, el sistema urinario es un sistema orgánico que consta de riñones, uréteres, vejiga y uretra; estos órganos funcionan en conjunto para recolectar desechos del torrente sanguíneo y para formar, almacenar y liberar la orina del cuerpo. Un ejemplo de esta jerarquía se ilustra en la **FIGURA 32-3**.

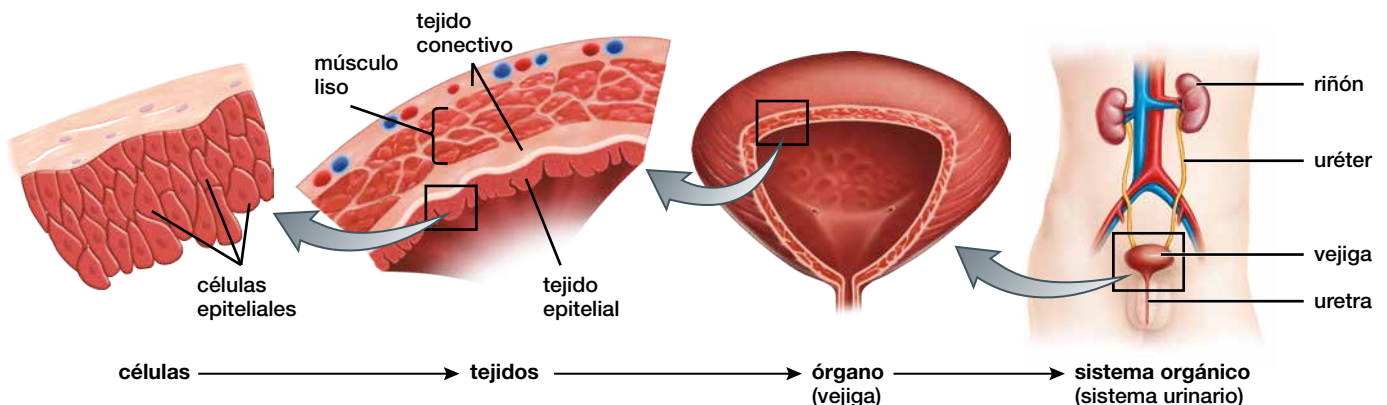
Los tejidos animales están compuestos por células similares que realizan una función específica

Un tejido consta de agregados de células que son similares en estructura y funciones. Un tejido también puede incluir com-

ponentes extracelulares producidos por sus células, como en sangre, cartílago y hueso. Aquí se presenta un breve panorama de las cuatro categorías principales de tejidos animales: tejido epitelial, tejido conectivo, tejido muscular y tejido nervioso.

El tejido epitelial cubre el cuerpo, recubre sus cavidades y forma glándulas

El **tejido epitelial** forma membranas y glándulas. Las membranas epiteliales cubren superficies corporales internas y externas, forman la epidermis de la piel y recubren las superficies exteriores de los órganos internos. Las membranas epiteliales recubren ductos y órganos huecos como el útero, la vejiga, los pulmones,



▲ **FIGURA 32-3** Células, tejidos, órganos y sistemas orgánicos El cuerpo animal está compuesto por células, que constituyen tejidos, que se combinan para formar órganos que funcionan en conjunto como sistemas orgánicos.

el corazón, los vasos sanguíneos y el tracto digestivo. Las membranas epiteliales brindan protección, facilitan el intercambio de gases y regulan el movimiento de nutrimentos y desechos a través de las paredes de las estructuras internas. Además, las membranas epiteliales con frecuencia contienen células que secretan sustancias, como moco.

Las membranas epiteliales tienen las siguientes características generales:

- Una superficie libre que por lo general da frente a una cavidad dentro del cuerpo o un espacio mucho más pequeño dentro de una glándula; también cubren el exterior del cuerpo.
- Están ancladas a y sostenidas por una *membrana basal* subyacente, una delgada capa no celular compuesta sobre todo de proteínas fibrosas.
- Son delgadas y carecen de vasos sanguíneos. Sus células adquieren nutrimentos, intercambian gases y eliminan desechos mediante difusión a través de sus superficies superior o inferior.
- Sus células por lo general pueden regenerarse. Muchas, como las que recubren el tracto digestivo, están expuestas a condiciones duras. Considera tu boca: escaldada por café y rasgada por frituras de maíz, su epitelio debe sustituirse a sí mismo de manera continua.
- Sus células están firmemente unidas unas con otras mediante conexiones como los desmosomas y las uniones estrechas (véase el Capítulo 5). En la vejiga urinaria, por ejemplo, las uniones estrechas sellan los espacios entre células epiteliales, lo que evita que la orina se fugue hacia el cuerpo.

Las membranas epiteliales (**FIG. 32-4**) pueden clasificarse como *epitelio simple*, que tiene el grosor de una célula, o *epitelio estratificado*, que contiene más de una capa celular. Dentro de cada categoría, los tejidos epiteliales se nombran de acuerdo con la forma celular, que puede ser *escamosa* (plana y delgada, que parece un poco como huevo frito), *cuboide* (con forma de cubo) o *columnar* (alargada, como columna). Estos tejidos diversos en ocasiones también son *ciliados* (tienen cilios en su superficie superior). Cada tipo de tejido epitelial está especializado para su papel en un órgano particular.

Varios tipos de **epitelio simple** recubren los sistemas digestivo, urinario, reproductivo, circulatorio y respiratorio. El recubrimiento de los alvéolos, por ejemplo, consta de epitelio escamoso (**FIG. 32-4a**) que permite rápida difusión de gases entre los pulmones y el torrente sanguíneo. El epitelio cuboide (**FIG. 32-4b**) protege el interior de los ductos que llevan secreciones desde las glándulas y también recubre los túbulos renales donde contribuye a la formación de orina. El epitelio ciliado columnar simple, como el que recubre la tráquea (**FIG. 32-4c**), consta de células cortas y altas que tienen cilios, entremezcladas con células epiteliales glandulares que secretan moco. El moco atrapa detritos inhalados, y los cilios los barren fuera de la tráquea. Células epiteliales columnares no ciliadas simples recubren el tracto digestivo; muchas están involucradas o en la secreción de sustancias digestivas (como las que recubren el estómago) o la absorción de nutrimentos (recubrimiento intestinal).

El **epitelio estratificado** tiene dos o más células de grosor, lo que le permite soportar considerable desgaste y desgarre. Se encuentra en el esófago, en la piel (**FIG. 32-4d**) y justo dentro de las aberturas corporales que son continuas con la piel, como la boca y el ano.

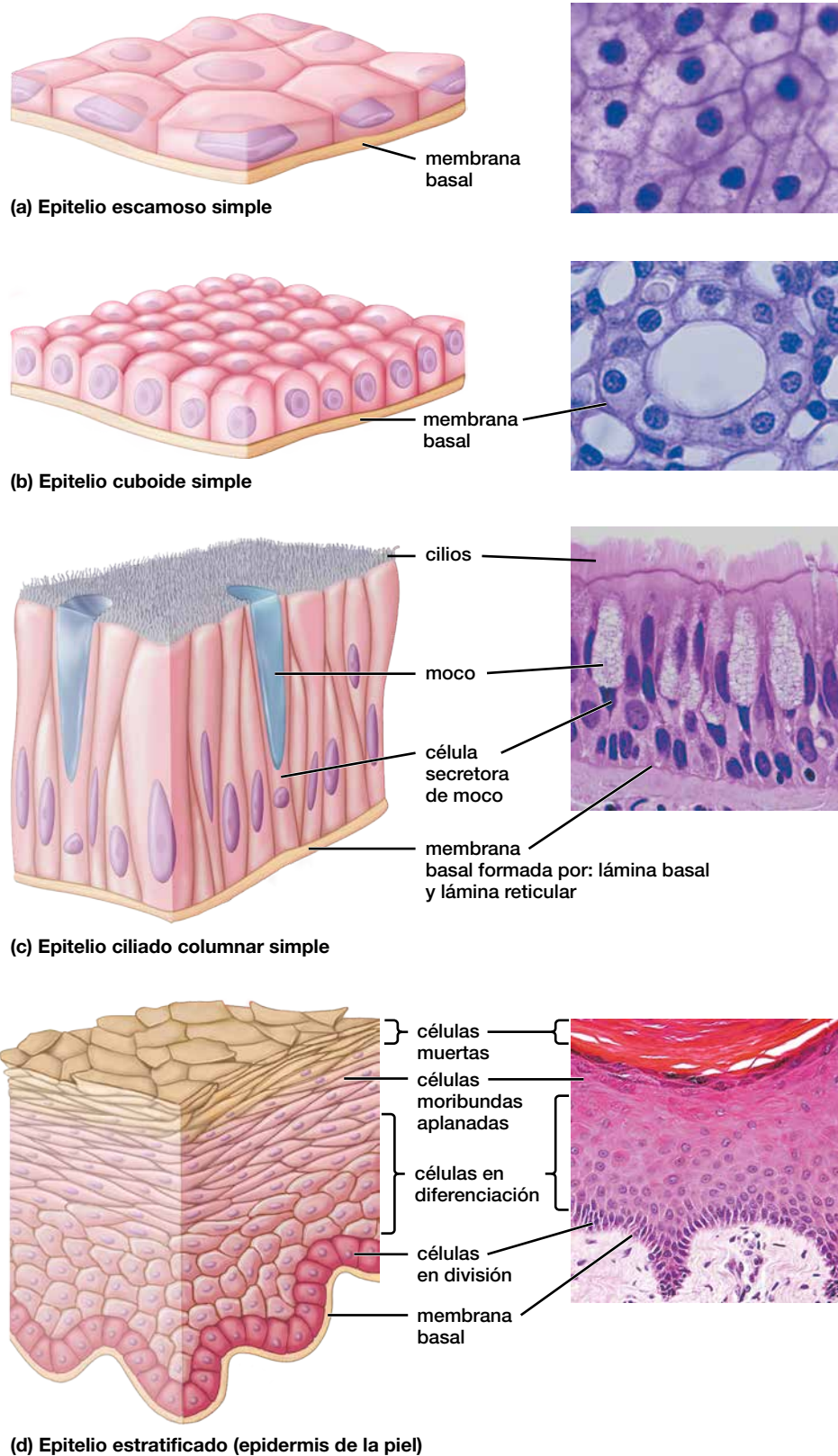
Las **glándulas** están especializadas para la secreción. Se clasifican en dos categorías: glándulas exocrinas y glándulas endocrinas. Las **glándulas exocrinas** secretan sustancias en una cavidad corporal o en la superficie de la piel a través de un tubo o ducto estrecho. Algunas glándulas endocrinas constan de células epiteliales que recubren surcos microscópicos; son ejemplos las glándulas sudoríparas, las glándulas sebáceas en la piel (véase la Fig. 32-9) y varios tipos de glándulas dentro del recubrimiento estomacal. Glándulas exocrinas más grandes contienen células epiteliales secretoras dentro de un marco de tejido conectivo; éstas incluyen glándulas mamarias, glándulas salivales y otras que liberan secreciones digestivas en el estómago y el intestino delgado. Las **glándulas endocrinas**, como los ovarios, los testículos, la tiroides y la hipófisis, no tienen ductos. Células epiteliales secretoras dentro de estas glándulas secretan hormonas en el fluido intersticial, desde donde las hormonas se difunden hacia capilares cercanos. Las **hormonas** son químicos que se producen en pequeñas cantidades y se transportan en el torrente sanguíneo hacia partes distantes del cuerpo, donde regulan la actividad de otras células (véase el Capítulo 38).

Los tejidos conectivos tienen diversas estructuras y funciones

El **tejido conectivo** forma un grupo diverso de tejidos que sostienen y refuerzan otros tejidos y ayudan a ligar las células de otros tejidos en estructuras coherentes, como la piel o los músculos. Una característica general del tejido conectivo es que tiene gran cantidad de matriz extracelular en relación con las células. Esta matriz extracelular puede ser delgada y acuosa (como en la sangre y la linfa), gelatinosa (como en la capa de tejido conectivo que subyace al epitelio), elástica (como en la dermis de la piel), dura y flexible (como en los cartílagos) o rígida (como en los huesos). Con excepción de sangre y linfa, la matriz extracelular contiene fibras proteínicas. La más abundante de estas fibras es el colágeno, que confiere fuerza, mientras que otras proteína fibrosas proporcionan sostén y elasticidad.

Los tejidos conectivos pueden agruparse en tres categorías principales: tejido conectivo laxo, tejido conectivo denso y tejido conectivo especializado.

Tejido conectivo laxo El tejido conectivo laxo es la forma más abundante (**FIG. 32-5a**). Este tejido flexible conecta, sostiene, rodea y acolchona otros tipos de tejidos y forma un marco interno blando para órganos como el hígado, el bazo y las mamas. El tejido conectivo laxo también subyace y sostiene membranas epiteliales que recubren cavidades corporales como las de los tractos digestivo, respiratorio y urinario. La grasa, o **tejido adiposo**, es una forma de tejido conectivo laxo que actúa como colchón bajo la piel, almacena energía y acolchona y aísla el cuerpo (**FIG. 32-5b**). Además de proporcionar aislamiento, algo de grasa puede generar calor (véase el “Guardián de la salud: ¿Algunas grasas pueden quemar calorías?” en la página 615).



▲ **FIGURA 32-4 Tejido epitelial** (a) En el tejido epitelial escamoso simple que recubre los pulmones, delgadas células aplanadas en una sola capa permiten el rápido intercambio de gases mediante difusión. (b) Células epiteliales cuboides recubren los túbulos renales y los ductos que transportan secreciones desde las glándulas. (c) Epitelio ciliado columnar simple que recubre la tráquea secreta y barre el moco. (d) El tejido epitelial estratificado multicapa, como la epidermis de la piel, puede soportar desgaste y desgarro. Células muertas secas protegen las capas vivientes subyacentes.



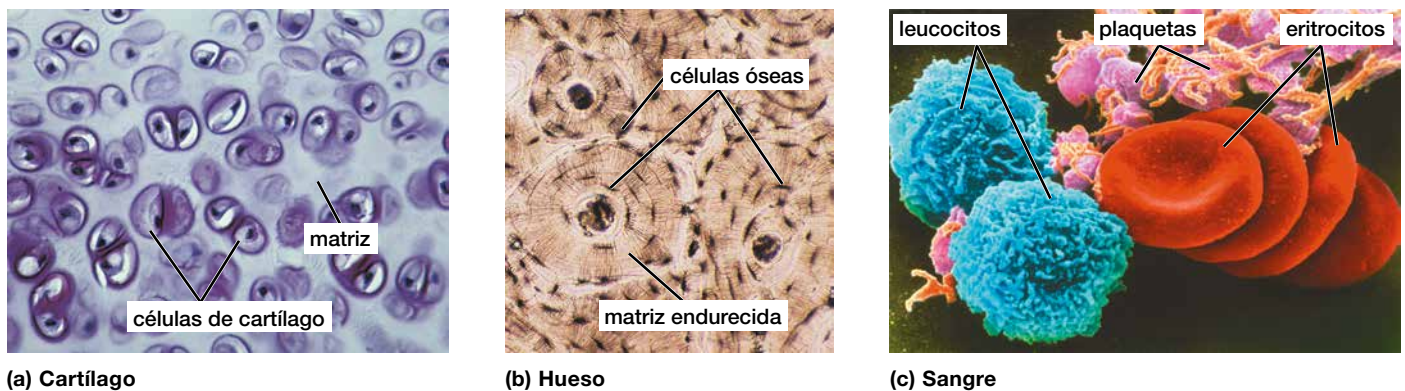
▲ **FIGURA 32-5 Tejido conectivo laxo y denso** (a) El tejido conectivo laxo se encuentra bajo el tejido epitelial. (b) El tejido adiposo (grasa) consta de células grasas llenas con grasa almacenada. (c) El tejido conectivo denso en un tendón muestra la alineación paralela de fibras de colágeno, que secretan células que aparecen como inclusiones oscuras.

Tejido conectivo denso La mayor parte del tejido conectivo denso está firmemente empacada con fibras de colágeno. En los **tendones** (que conectan músculos a huesos) y los **ligamentos** (que conectan huesos a huesos), las fibras de colágeno están ordenadas paralelas entre ellas (**FIG. 32-5c**). En otros tipos de tejido conectivo denso, como la dermis de la piel y las cápsulas duras que rodean muchos órganos internos y músculos, las fibras de colágeno forman una malla irregular. Ambas variedades proporcionan diferentes grados de flexibilidad y fortaleza. Tendones y ligamentos tienen tremenda fuerza, pero sólo en la dirección en la que están orientadas las fibras de colágeno (por lo cual girar una rodilla puede romper un ligamento). La malla irregular de colágeno en la piel y las cápsulas musculares resisten el desgarrar en todas direcciones, pero no es tan fuerte como el arreglo en paralelo de tendones y ligamentos.

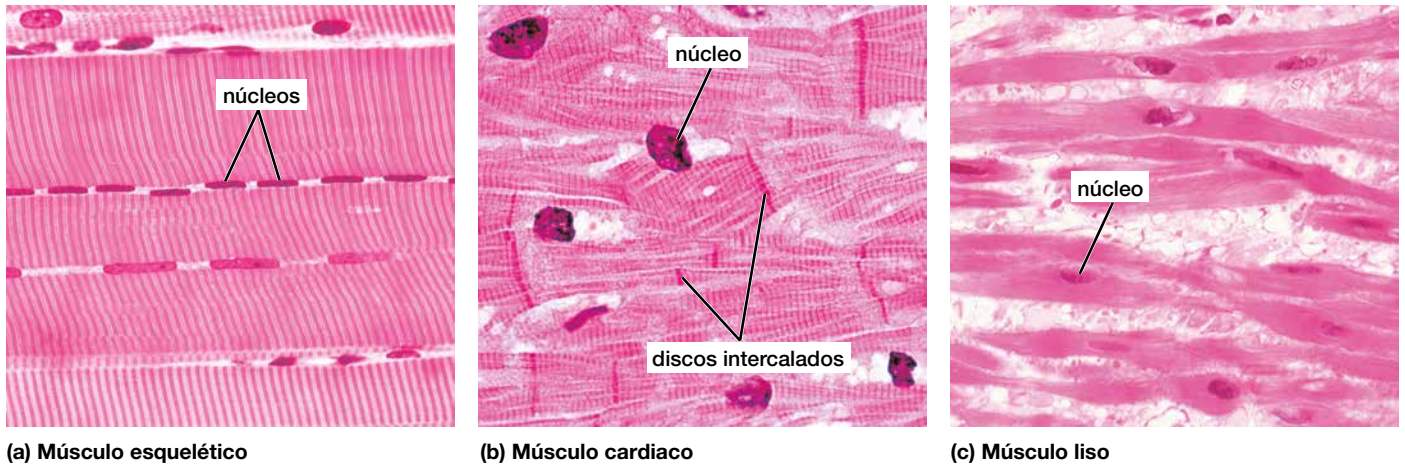
Tejido conectivo especializado Este grupo diverso incluye cartílago, hueso, sangre y linfa. El **cartílago** consta de células ampliamente espaciadas incrustadas en una matriz rica en colágeno

y fibras elásticas (**FIG. 32-6a**). El cartílago cubre las terminales de los huesos en las articulaciones, proporciona el marco de sostén para las vías aéreas, sostiene la nariz y las orejas, y forma almohadillas que absorben impactos entre las vértebras. El cartílago es bastante flexible, pero puede romperse si se dobla demasiado. El **hueso** consta de una matriz de colágeno secretada por las células óseas y endurecida por depósitos de compuestos de calcio. El hueso se tiende en círculos concéntricos alrededor de un canal central, que contiene vasos sanguíneos y nervios (**FIG. 32-6b**). (En el Capítulo 41 se estudian cartílagos y huesos.)

Sangre y linfa se consideran formas especializadas de tejidos conectivos porque están formados sobre todo por una matriz extracelular (en estos tejidos, un líquido acuoso) en el que están suspendidas proteínas y células. La porción celular de la **sangre** consta de **eritrocitos** (que transportan oxígeno), **leucocitos** (que combaten infecciones) y fragmentos celulares llamados **plaquetas**, que auxilian en la coagulación de la sangre (**FIG. 32-6c**). Todos están suspendidos en un líquido llamado **plasma**. La **linfa** consta sobre todo de líquido que ha salido de los capilares sanguíneos



▲ **FIGURA 32-6 Tejido conectivo especializado** (a) El cartílago consta de células dispersas dentro de una firme matriz de colágeno. (b) Las células óseas aparecen como machas oscuras dentro de la matriz de colágeno endurecida en capas concéntricas alrededor de un canal central. (c) En esta MES coloreada se muestran los componentes celulares de la sangre. Las plaquetas están enredadas en cadenas proteínicas que ayudan a formar un coágulo. Las células sanguíneas están suspendidas en una matriz extracelular de plasma fluido.



▲ **FIGURA 32-7 Tejido muscular** (a) En el músculo esquelético, el orden regular de las proteínas fibrosas lo hace aparecer en tiras, o “estriado”. Cada una de estas células grandes tiene muchos núcleos. (b) El músculo cardíaco también es estriado; discos intercalados son visibles como bandas más oscuras entre células de músculo cardíaco adyacentes. Cada célula tiene un solo núcleo. (c) Las fibras de músculo liso tienen células con forma de huso en las que las proteínas contráctiles no están consistentemente alineadas; por tanto, parecen lisas. Cada célula tiene un solo núcleo.

(los más pequeños de los vasos sanguíneos), más leucocitos. (En el Capítulo 33 se estudian la sangre y la linfa.)

El tejido muscular tiene la capacidad de contraerse

Las largas células delgadas del tejido muscular están empaçadas con dos tipos de proteínas fibrosas que se deslizan una sobre otra cuando las células musculares se estimulan y acortan (contraen). Las células se relajan de manera pasiva cuando la estimulación se detiene. Existen tres tipos de tejido muscular: esquelético, cardíaco y liso.

El **músculo esquelético** (FIG. 32-7a) es estimulado por el sistema nervioso y por lo general está bajo control voluntario, o consciente. Como su nombre implica, su principal función es mover el esqueleto, como ocurre cuando caminas o das vuelta a las páginas de este libro.

El **músculo cardíaco** (FIG. 32-7b) sólo se localiza en el corazón. A diferencia del músculo esquelético, está activo de manera espontánea, bajo control involuntario (inconsciente). Las células del músculo cardíaco están conectadas mediante **discos intercalados** que incluyen tanto desmosomas (que unen células adyacentes) como uniones comunicantes, que permiten que las señales eléctricas se difundan rápidamente a través del

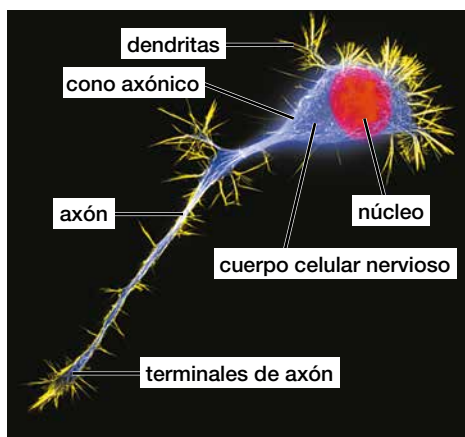
corazón, lo que produce contracción coordinada del músculo cardíaco. En las células de los músculos esquelético y cardíaco, la disposición ordenada de las proteínas fibrosas produce una apariencia listada.

El **músculo liso** (FIG. 32-7c), llamado así porque sus células no parecen listadas, se encuentra a lo largo del cuerpo, incrustado en las paredes de los tractos digestivo y respiratorio, el útero, la vejiga, los vasos sanguíneos más grandes, la piel y en el iris del ojo. El músculo liso produce lentas contracciones sostenidas que por lo general son involuntarias y pueden ser estimuladas por el sistema nervioso, al estirarse, o por hormonas y otros químicos. (En el Capítulo 41 se estudian los músculos.)

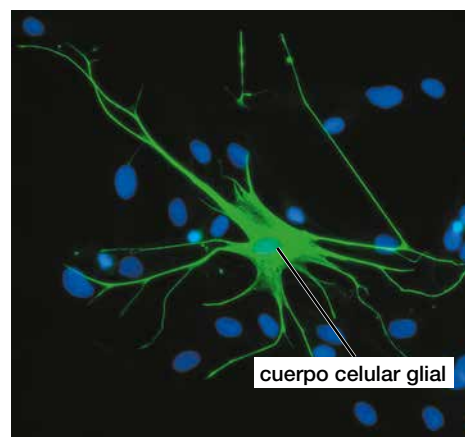
El tejido nervioso está especializado para producir y conducir señales eléctricas

Tú debes tu habilidad para percibir y responder al mundo al **tejido nervioso**, que constituye el cerebro, la médula espinal y los nervios en todas las partes del cuerpo. El tejido nervioso está compuesto de dos tipos de células: las células nerviosas, también llamadas neuronas, y las células gliales.

Las **neuronas** (FIG. 32-8a) están especializadas para generar señales eléctricas y conducirlas hacia otras neuronas, músculos



(a) Neurona



(b) Célula glial

◀ **FIGURA 32-8 Tejido nervioso** El tejido nervioso consta de neuronas y células gliales. (a) las neuronas están especializadas para recibir y transmitir señales. La larga hebra que emerge del cuerpo celular es el axón, que envía señales hacia otras células; los cortos picos amarillos en el cuerpo celular son dendritas, que reciben señales de otras células. (b) El cerebro tiene varios tipos de células gliales; ésta, llamada astrocito, ayuda a nutrir las neuronas y protegerlas de daños.

o glándulas. Una célula nerviosa típica consta de *dendritas*, que reciben señales de otras neuronas o desde el ambiente; un *cuerpo celular*, que contiene el núcleo y realiza la mayor parte del metabolismo de la neurona; un *axón*, que lleva la señal eléctrica de la neurona hacia un músculo, una glándula u otra neurona, y las *terminales* en los extremos de un axón, que transmiten información hacia otras células.

Las **células gliales** (FIG. 32-8b) rodean, sostienen, aíslan eléctricamente y protegen a las neuronas. Ejercen importantes efectos sobre las neuronas al regular la composición del fluido intersticial. (En el Capítulo 39 se estudia el tejido nervioso.)

Los órganos incluyen dos o más tipos de tejidos en interacción

Los órganos están formados por al menos dos tipos de tejido que funcionan en conjunto. Sin embargo, la mayoría de los órganos constan de los cuatro tipos de tejido, con diferentes tipos y proporciones de tejidos epitelial, conectivo, muscular y nervioso. La mayoría de los órganos funciona como parte de sistemas orgánicos, estructuras que funcionan en conjunto para realizar funciones vitales básicas y mantener la homeostasis. En la siguiente sección se describe la piel (parte del sistema tegumentario) como un órgano representativo que incluye los cuatro tipos de tejido.

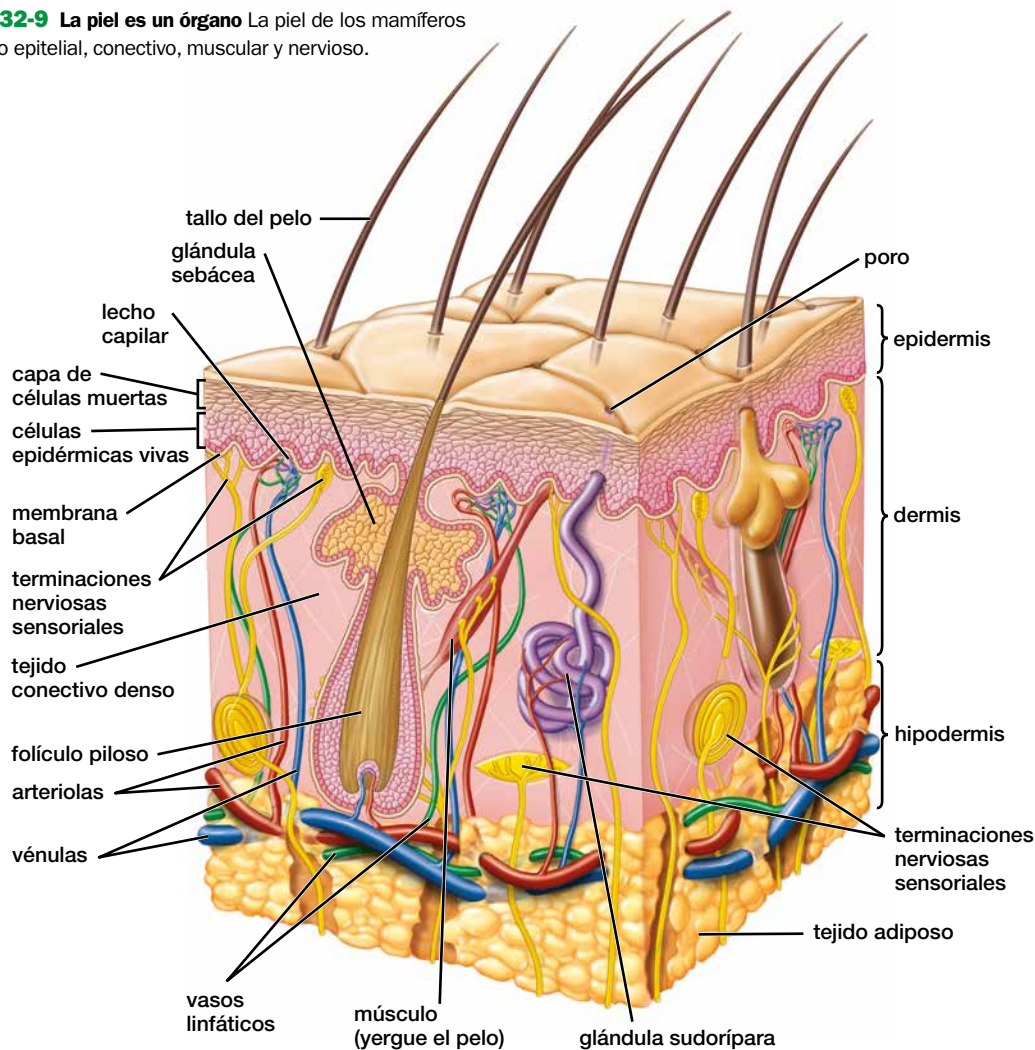
La piel ilustra las propiedades de los órganos

La piel consta de una capa exterior de tejido epitelial al que subyace tejido conectivo. Corriendo a través del tejido conectivo hay vasos sanguíneos, nervios, músculos y glándulas (FIG. 32-9). Mucho más que una simple cubierta para el cuerpo, la piel es esencial para mantener la homeostasis y, por ende, la vida. Varios procesos dentro de la piel ayudan a regular la temperatura corporal. La piel también proporciona una barrera esencial contra la evaporación del agua y la entrada de microorganismos patógenos. La destrucción de la piel a gran escala (como ocurre con las quemaduras extensas) puede ser mortal.

La **epidermis**, o capa exterior de la piel, es un tejido epitelial estratificado (véase la Fig. 32-4d). Las células epiteliales que descansan sobre la membrana basal se dividen de manera continua, lo que produce células hijas que se llenan con proteína queratina conforme se diferencian. La queratina hace a la piel elástica, dura y bastante impermeable. Las células que se diferencian se desplazan hacia arriba conforme nuevas células se forman bajo ellas. Con el tiempo, las células de piel mueren, y forman la seca superficie de piel exterior protectora y luego se descascara de cuatro a seis semanas después de que se produjo.

Justo bajo la epidermis se encuentra una capa de tejido conectivo, la **dermis**. Incrustadas en la dermis hay varias estructuras

▼ **FIGURA 32-9 La piel es un órgano** La piel de los mamíferos contiene tejido epitelial, conectivo, muscular y nervioso.





¿Algunas grasas pueden quemar calorías?

En lugar de temblar, los bebés humanos y algunos mamíferos usan grasa parda para mantenerse calientes. A diferencia de la grasa blanca que muchas personas portan como exceso de peso, la *grasa parda* está empacada con mitocondrias y lípidos. Estas mitocondrias (que dan a la grasa parda su color) tienen una proteína de membrana especializada llamada UCP1 que las hace “desperdiciar” energía al liberarla como calor en lugar de capturarlo en ATP.

Aunque los bebés pierden grasa parda conforme se desarrollan, los investigadores recién descubrieron que los adultos humanos también tienen pequeñas cantidades de células grasas ricas en mitocondrias que generan calor entremezcladas con grasa blanca arriba de la clavícula. Este tejido recientemente descubierto, llamado *grasa beige*, se parece mucho a la grasa blanca hasta que es activado, por ejemplo, mediante la exposición prolongada al frío. Entonces comienza a quemar glucosa y triglicéridos y a generar calor. Las personas con mayores niveles de grasa beige tienen más probabilidad de mantener un peso normal y niveles saludables de glucosa sanguínea y triglicéridos. Cantidades menores que el promedio de grasa beige se asocian con obesidad, que a su vez se vincula con la diabetes tipo 2 y altos triglicéridos en sangre, trastornos que

se reducen con el ejercicio. Dos hormonas recientemente identificadas, irisina y Metrnl, ayudan a explicar el vínculo entre grasa beige y peso. Ambas hormonas se liberan en la sangre desde el tejido muscular durante el ejercicio y aumentan la actividad de la grasa beige. Investigadores médicos están emocionados por la posibilidad de que estas hormonas puedan proporcionar la base para nuevos medicamentos para tratar la diabetes tipo 2 y la obesidad, que están alcanzando proporciones epidémicas en la sociedad moderna.

EVALÚA LO SIGUIENTE Una sustancia llamada 2,4-DNP afecta las mitocondrias en forma muy parecida a la UCP1. Se tomó como medicamento para perder peso durante la década de 1930, pero se prohibió después de que provocó muchas muertes. Imagina que eres médico y una paciente con sobrepeso viene a ti porque vio 2,4-DNP anunciado en la Internet y quiere saber si debería tomarlo como auxiliar para perder peso. Explica los probables síntomas que pueden ocurrir si usa el producto y por qué puede conducir a la muerte.

compuestas de tejidos epitelial, muscular y nervioso. Las arteriolas (arterias pequeñas) serpentean a lo largo de toda la dermis, y llevan la sangre bombeada desde el corazón hacia una red de capilares que nutren tanto el tejido dérmico como el epidérmico. Los capilares se vacían en vénulas (venas pequeñas) en la dermis. La pérdida de calor a través de la piel está regulada por neuronas que controlan el diámetro de las arteriolas. Para conservar el calor corporal, los músculos lisos en las arteriolas se contraen, lo que reduce el diámetro de las arteriolas y restringe el flujo sanguíneo a través de ellos. Para enfriar el cuerpo, estos músculos lisos se relajan, lo que permite a las arteriolas abrirse e inundar con sangre los lechos capilares, lo que en consecuencia libera el exceso de calor. Los vasos linfáticos recolectan y transportan fluido intersticial dentro de la dermis. Diferentes terminaciones nerviosas sensoriales que responden a temperatura, tacto, presión, vibración y dolor están dispersos a lo largo de la dermis y la epidermis y proporcionan información al sistema nervioso.

Células epiteliales especializadas se hunden desde la epidermis hacia la dermis y forman **folículos pilosos**. Las células en la base de los folículos se dividen con rapidez, y sus células hijas se llenan con queratina. Conforme nuevas células se forman en la base del folículo, las células más antiguas, moribundas, llenas con queratina, son empujadas hacia arriba en dirección a la superficie de la piel, y salen como pelos.

La dermis también contiene glándulas derivadas a partir de tejido epitelial. Glándulas sudoríparas producen secreciones acuosas que enfrían la piel y excretan sustancias como sales y urea. Las glándulas sebáceas secretan una sustancia oleosa (sebo) que lubrica el epitelio.

La piel también contiene tejido muscular. Toda la piel tiene células musculares dentro de las paredes de sus arteriolas. Además, la piel pilosa tiene pequeños músculos unidos a los folículos

pilosos que pueden hacer que los pelos de la piel “se pongan de punta” en respuesta a señales provenientes de las neuronas motoras. La mayoría de los mamíferos pueden aumentar la altura de su pelaje aislante en clima frío al erigir sus pelos. Esta reacción es inútil en las personas; uno simplemente experimenta “piel de gallina” cuando estos músculos se contraen.

Por último, justo abajo de la dermis (y por ende técnicamente no parte de la piel) está la hipodermis (del griego *hipo*, abajo). Ésta consta de tejido adiposo entremezclado con proteínas fibrosas producidas por células de tejido conectivo. La grasa ayuda a aislar el cuerpo, conservar el calor y facilitar el mantenimiento de una temperatura corporal constante en clima frío. El tejido adiposo también puede descomponerse para proporcionar energía.

Los sistemas orgánicos constan de dos o más órganos en interacción

Los sistemas orgánicos constan de dos o más órganos individuales (en algunos casos, ubicados en diferentes partes del cuerpo) que funcionan en conjunto para realizar una función común. Los principales sistemas orgánicos del cuerpo vertebrado y sus órganos y funciones representativos se resumen en la **TABLA 32-1**.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar las diferencias entre tejidos, órganos y sistemas orgánicos, y describir sus relaciones mutuas?
- describir los cuatro tipos de tejidos?
- mencionar y describir los principales sistemas orgánicos humanos?

TABLA 32-1 Principales sistemas orgánicos vertebrados					
Sistema orgánico	Estructuras principales	Papel fisiológico	Sistema orgánico	Estructuras principales	Papel fisiológico
Sistema tegumentario 	Piel, pelo, uñas, receptores sensoriales, varias glándulas	Protege de daños las estructuras subyacentes; regula la temperatura corporal; percibe muchas características del ambiente externo	Sistema respiratorio 	Nariz, faringe, tráquea, pulmones (mamíferos, aves, reptiles, anfibios), branquias (peces y algunos anfibios)	Proporciona un área grande para el intercambio de gases entre la sangre y el ambiente; permite la adquisición de oxígeno y la eliminación de dióxido de carbono
Sistema circulatorio 	Corazón, vasos sanguíneos, sangre	Transporta nutrientes, gases, hormonas, desechos metabólicos; también se relaciona en el control de la temperatura	Sistema linfático/inmunológico 	Linfa, nódulos y vasos linfáticos, leucocitos	Transporta grasa y fluidos en exceso a la sangre; destruye microbios invasores
Sistema digestivo 	Boca, esófago, estómago, intestinos delgado y grueso, glándulas productoras de secreciones digestivas	Recibe, absorbe, almacena y redirige los nutrientes para la obtención de energía y materiales para el crecimiento y desarrollo	Sistema urinario 	Riñones, uréteres, vejiga, uretra	Mantiene condiciones homeostáticas dentro del torrente sanguíneo; filtra los desechos celulares, ciertas toxinas, y agua y nutrientes en exceso
Sistema nervioso 	Cerebro, médula espinal, nervios periféricos	Controla los procesos fisiológicos en conjunción con el sistema endocrino; recibe los estímulos del ambiente, los integra y emite una respuesta	Sistema endocrino  Hombre Mujer	Varias glándulas y órganos secretores de hormonas, incluidos hipotálamo, hipófisis, tiroides, páncreas, suprarrenales, ovarios y testículos	Controla procesos fisiológicos, usualmente en conjunción con el sistema nervioso
Sistema esquelético 	Huesos, cartílagos, tendones, ligamentos	Proporciona sostén al cuerpo, sitios de unión para músculos y protección a los órganos internos	Sistema muscular 	Músculo esquelético Músculo liso Músculo cardíaco	Mueve el esqueleto Controla el movimiento de sustancias a lo largo de órganos huecos (tracto digestivo, vasos sanguíneos grandes) Inicia e implementa las contracciones cardíacas
Sistema reproductivo masculino 	Testículos, vesículas seminales, próstata, pene	Producción de gametos (espermatozoides) y hormonas sexuales, insemina a la mujer	Sistema reproductivo femenino 	Ovarios, oviductos, útero, vagina, glándulas mamarias	Produce óvulos y hormonas sexuales, nutre las crías en desarrollo

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Sobrecalentamiento

El golpe de calor no es sólo un problema para los atletas. De hecho, cuando la temperatura del aire se vuelve en extremo alta, en especial cuando se conjunta con alta humedad, las personas pueden morir de golpe de calor mientras están sentadas en sus salas. Aunque los atletas por lo general reciben más cobertura noticiosa, la muerte por golpe de calor es mucho más probable que ocurra entre los adultos mayores y los niños durante las olas de calor veraniegas. Los trabajadores agrícolas, que laboran bajo el sol, también están en considerable riesgo.

Los niños en particular son vulnerables a los golpes de calor. En niños muy pequeños, la homeostasis de temperatura no está del todo desarrollada. Los niños producen más calor que los adultos bajo condiciones similares, y no sudan tanto como ellos. En Estados Unidos, cada año mueren entre 35 y 40 niños por golpe de calor cuando se les deja solos en los automóviles. Si en el exterior

hay más de 32 °C, la temperatura en un automóvil cerrado puede subir a hasta 60 °C en menos de una hora. Tal vez no hay nada que pueda justificar este riesgo.

CONSIDERA ESTO Modelos de computadora de cambio climático global causado por el aumento del dióxido de carbono en la atmósfera predicen no sólo mayores temperaturas globales, sino también ondas de calor más intensas y frecuentes. Durante la devastadora onda de calor europea en el verano de 2003, ocurrieron entre 35 mil y 52 mil “muertes en exceso”. Antes de tomar acciones específicas para reducir las emisiones de dióxido de carbono, economistas y políticos intentan estimar los costos. ¿Las muertes en exceso deberían incluirse como un costo de la inacción? Si es así, ¿qué valor debería colocarse a una vida?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

32.1 Homeostasis: ¿Por qué y cómo regulan su ambiente interno los animales?

La homeostasis se refiere al equilibrio dinámico dentro del cuerpo animal en el que las condiciones internas (incluidos temperatura, sal, oxígeno, glucosa, pH y niveles de agua) se mantienen dentro de un rango en el cual las proteínas pueden funcionar y la energía puede hacerse disponible. Los animales difieren en la regulación de temperatura. Los ectotermos derivan la mayor parte de su calor corporal del ambiente. Los endotermos derivan la mayor parte de su calor de actividades metabólicas y tienden a regular sus temperaturas corporales dentro de un rango estrecho.

Las condiciones homeostáticas se mantienen a través de realimentación negativa, en la cual un cambio dispara una respuesta que contrarresta el cambio y restaura las condiciones originales. Existen algunos ejemplos de realimentación positiva, en la cual un cambio inicia eventos que intensifican el cambio, pero estas situaciones son todas autolimitantes.

32.2 ¿Cómo está organizado el cuerpo animal?

El cuerpo animal está formado por sistemas orgánicos, cada uno de los cuales consta de dos o más órganos. Los órganos, a su vez, están constituidos por tejidos. Un tejido es un grupo de células y material extracelular que forma una unidad estructural y funcional especializada para una tarea específica. Los tejidos animales incluyen tejido epitelial, conectivo, muscular y nervioso.

El tejido epitelial forma cubiertas sobre superficies corporales internas y externas y también da origen a glándulas. El tejido conectivo por lo general contiene considerable material extracelular en el cual células y proteínas están incrustadas e incluye la dermis de la piel,

hueso, cartílago, tendones, ligamentos, grasa y sangre. El tejido muscular está especializado para producir movimiento por contracción. Existen tres tipos de tejido muscular: esquelético, cardíaco y liso. El tejido nervioso, compuesto de neuronas y células gliales, genera y conduce señales eléctricas.

Un órgano contiene al menos dos tipos de tejido. En la piel mamífera, la epidermis, un tejido epitelial, cubre y protege la dermis bajo ella. La dermis consta de tejido conectivo que contiene vasos sanguíneos y linfáticos, glándulas sudoríparas y sebáceas, folículos pilosos, músculos que yerguen los pelos, y varias terminaciones nerviosas sensoriales.

Los sistemas orgánicos vertebrados incluyen los sistemas tegumentario, respiratorio, circulatorio, linfático/inmunológico, digestivo, urinario, nervioso, endocrino, esquelético, muscular y reproductivo, que se resumen en la Tabla 32-1.

Términos clave

cartílago	612	linfa	613
célula glial	614	músculo cardíaco	613
dermis	614	músculo esquelético	613
discos intercalados	613	músculo liso	613
ectotermo	606	neurona	613
endotermo	606	órgano	608
epidermis	614	realimentación negativa	606
epitelio estratificado	610	realimentación positiva	608
epitelio simple	610	sangre	612
folículo piloso	615	sistema orgánico	608
glándula	610	tejido	608
glándula endocrina	610	tejido adiposo	610
glándula exocrina	610	tejido conectivo	610
homeostasis	605	tejido epitelial	609
hormona	610	tejido nervioso	613
hueso	612	tendón	612
ligamento	612		

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- ¿Cuál de los siguientes enunciados es falso?
 - Es probable que el sobrecalentamiento a 42 °C perturbe los enlaces covalentes en las enzimas.
 - Las condiciones demasiado ácidas pueden perturbar la estructura de las proteínas.
 - La baja temperatura corporal reducirá la tasa a la que las enzimas catalizan reacciones.
 - Se requiere considerable actividad metabólica para mantener un ambiente relativamente constante.
- ¿Cuál de los siguientes enunciados es verdadero?
 - Los ectotermos generan la mayor parte de su calor corporal de manera metabólica.
 - Los ectotermos incluyen aves y mamíferos.
 - Los ectotermos experimentan temperaturas corporales variables.
 - Los ectotermos se conocen como animales de “sangre caliente”.
- Los sistemas de realimentación negativa *no*
 - incluyen termostatos que mantengan la temperatura ambiente.
 - incluyen un sensor, un centro de control y un efector.
 - controlan la temperatura corporal.
 - regulan las contracciones uterinas durante el parto.
- ¿Cuál de los siguientes enunciados del tejido epitelial *no* es verdadero?
 - Se clasifica como laxo, denso y especializado.
 - Está anclado a y sostenido por una membrana basal.
 - Puede secretar moco.
 - Recubre el tracto digestivo.
- ¿Cuál de los siguientes enunciados es verdadero?
 - Las glándulas constan sobre todo de tejido epitelial especializado.
 - La capa exterior de todo tejido epitelial consta de células muertas.
 - El tejido epitelial simple puede tener varias capas de grosor.
 - El tejido adiposo es una forma de tejido conectivo denso.

Llena los espacios

- La habilidad del cuerpo para mantener sus condiciones internas dentro del rango estrecho requerido por las células para funcionar se llama _____. El mecanismo general más importante para mantener estas condiciones es _____.
- Los cuatro niveles de organización del cuerpo animal, del menos al más incluyente, son _____, _____, _____ y _____.
- Llena con el tipo de tejido adecuado: sostiene y refuerza otros tejidos: _____; forma glándulas: _____; incluye la sangre: _____; incluye la dermis de la piel: _____; cubre el cuerpo y recubre sus cavidades: _____; puede acortarse cuando se estimula: _____; incluye células gliales: _____; incluye tejido adiposo: _____.
- Las glándulas con ductos que las conectan con el epitelio se llaman glándulas _____. Las glándulas sin ductos

se llaman glándulas _____; la mayoría de éstas secreta _____ (un término general).

- Llena con el tipo de músculo adecuado: se contrae rítmica y espontáneamente: _____; está controlado de manera voluntaria: _____; contiene disposición ordenada de proteínas fibrosas, lo que le da una apariencia listada: _____; está bajo control involuntario: _____; se encuentra en las paredes del tracto digestivo: _____; mueve el esqueleto: _____.

Preguntas de repaso

- Define *homeostasis* y explica cómo la realimentación negativa ayuda a mantenerla. Describe un ejemplo de homeostasis en el cuerpo humano.
- Define y compara *ectotermos* y *endotermos*. Ofrece un ejemplo de cada uno. ¿De “sangre fría” y de “sangre caliente” son formas precisas para describirlos? Explica.
- Explica la realimentación positiva y ofrece un ejemplo fisiológico. Explica por qué este tipo de realimentación es relativamente raro en los procesos fisiológicos.
- Explica qué pasa en tu cuerpo para restaurar la homeostasis de temperatura cuando te sobrecalientas al ejercitarte en un día caluroso y húmedo.
- Menciona y describe la estructura de los tres tipos generales de células epiteliales, y describe la estructura general y las funciones del tejido epitelial.
- ¿Qué propiedad distingue al tejido conectivo de todos los otros tipos de tejido? Describe las características y funciones del tejido conectivo laxo, del tejido conectivo denso y del tejido conectivo especializado.
- Describe la piel como un órgano. Incluye los tipos de tejidos que la componen y describe brevemente el papel de cada uno.
- Menciona los sistemas orgánicos humanos y de forma breve describe los componentes y funciones de cada uno.

Aplicación de conceptos

- ¿Por qué la vida sobre la tierra presenta dificultades particulares para mantener la homeostasis de temperatura en comparación con la vida en el agua?
- Por lo general, las quemaduras de tercer grado son indoloras. La piel sólo se regenera desde los bordes de dichas heridas. Las quemaduras de segundo grado con frecuencia son muy dolorosas. La piel se regenera a partir de las células localizadas en los bordes de la quemadura, en los folículos pilosos y en las glándulas sudoríparas. Las quemaduras de primer grado son dolorosas pero sanan rápidamente desde células epidérmicas no dañadas. Con esta información, dibuja sobre la Figura 32-9 la profundidad de las quemaduras de primero, segundo y tercer grados.
- Imagina que eres un profesional en un centro de salud que imparte una clase prenatal a futuros padres. Crea un diseño para una máquina con sensores, corrientes eléctricas, motores, etcétera, que ilustraría las relaciones de realimentación involucradas en el parto en una forma que un lego pueda entender.

33

CIRCULACIÓN



Un corazón trasplantado, como éste, dio a Kayla Monteil una segunda oportunidad en la vida.

ESTUDIO DE CASO

Vivir de corazón a corazón

DESPUÉS DE 37 DÍAS en la unidad de cuidados intensivos en espera de un trasplante de corazón y riñón, Kayla Monteil, de 23 años de edad, estaba física y emocionalmente agotada. Ella recibió su primer corazón donado cuando tenía menos de dos años de edad. Un defecto congénito en una válvula cardíaca hizo que su músculo cardíaco se volviera alargado y delgado conforme luchaba, y con el tiempo falló, para suministrar suficiente sangre a su cuerpo, una condición llamada cardiomiopatía dilatada. En aquella época, los médicos de Kayla consideraban que 10 años serían una estimación optimista para la vida de su corazón donado. Pero desafiando los pronósticos, el órgano trasplantado le sirvió a lo largo del bachillerato antes de que surgieran problemas. Ahora, después de 22 años, el corazón fallaba, al igual que los riñones de Kayla, dañados de manera irreversible por décadas de tomar medicamentos para evitar que su cuerpo rechazara el corazón donado. Puesto que heroicas intervenciones médicas mantenían viva a Kayla, ella estaba en la parte más alta de la lista de prioridad para un trasplante de corazón y riñón. Entonces, súbitamente, la muerte trágica de un hombre joven

cuyos tejidos coincidían bien con los de Kayla le dio estos órganos y otra posibilidad de vida.

La cardiomiopatía dilatada evita que el corazón se contraiga con suficiente fuerza para circular sangre de manera normal. En casos serios, como el de Kayla, esta condición conduce a insuficiencia cardíaca, en la que un debilitamiento del corazón le impide suministrar suficiente oxígeno a los tejidos corporales. La insuficiencia cardíaca agota a sus víctimas después de incluso ejercicio menor. Aunque las personas más viejas son víctimas comunes, la cardiomiopatía es un trastorno complejo con varias causas, de modo que puede afectar a cualquier edad. Algunas personas, como Kayla, nacen con una predisposición a la cardiomiopatía. El uso de cocaína, anfetaminas o uso excesivo de alcohol también pueden causar o contribuir a esta condición a una edad joven. La presión arterial alta es otro gran factor de riesgo.

¿Cómo los sistemas circulatorios por lo común suministran al cuerpo oxígeno y nutrimentos, y por qué el corazón a veces falla para hacer su labor de manera adecuada? ¿Cómo la presión arterial alta afecta al corazón? ¿Cómo la insuficiencia cardíaca difiere de un ataque cardíaco?

DE UN VISTAZO

33.1 ¿Cuáles son las principales características y funciones de los sistemas circulatorios?

33.2 ¿Cómo funciona el corazón de los vertebrados?

33.3 ¿Qué es la sangre?

33.4 ¿Cuáles son los tipos y funciones de los vasos sanguíneos?

33.5 ¿Cómo funciona el sistema linfático con el sistema circulatorio?

33.1 ¿CUÁLES SON LAS PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS Y FUNCIONES DE LOS SISTEMAS CIRCULATORIOS?

Hace miles de millones de años, las primeras células de la Tierra eran nutridas de manera primordial por el mar. El mar proporcionaba nutrientes, que se difundían hacia las células, y eliminaba los desechos, que se difundían fuera de las células. Pero la difusión sólo es eficiente a través de distancias muy cortas, y en la actualidad sólo los microorganismos y algunos animales multicelulares simples dependen casi exclusivamente de la difusión para intercambiar nutrientes y desechos con el ambiente. Por ejemplo, las esponjas circulan agua de mar a través de poros en sus cuerpos, lo que acerca el ambiente a cada célula (véanse las Figs. 34-1a y 35-8). En los animales más complejos, células individuales están más alejadas del mundo exterior, y la difusión sola es inadecuada para garantizar que los nutrientes lleguen a las células y que los animales no se envenenen con sus propios desechos. Con la evolución de los sistemas circulatorios, surgió una especie de “mar interno” que realiza una función similar a la que desempeñaba el mar para las células tempranas.

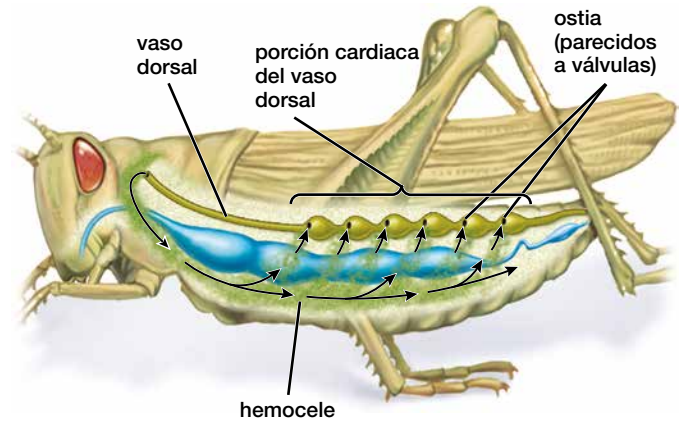
Todos los sistemas circulatorios tienen tres componentes principales:

- Un líquido, **sangre**, que sirve como medio de transporte para gases, nutrientes y desechos celulares.
- Una bomba, el **corazón**, que mantiene la sangre en circulación.
- Un sistema de tubos, **vasos sanguíneos**, que constan de *arterias* que llevan sangre lejos del corazón, *venas* que llevan sangre hacia el corazón y *capilares* que ligan arterias y venas e intercambian materiales a través de sus paredes.

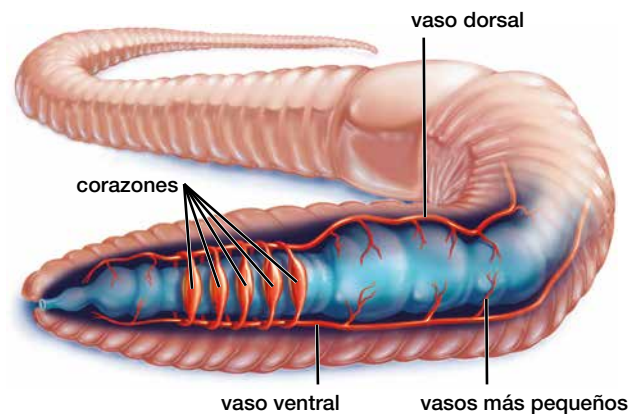
En los animales se encuentran dos tipos de sistemas circulatorios

Los sistemas circulatorios de los animales toman dos formas principales. Ambas usan corazones para circular sangre, pero los **sistemas circulatorios abiertos** bañan los órganos directamente en sangre, mientras que los **sistemas circulatorios cerrados** la confinan dentro de vasos sanguíneos.

Los sistemas circulatorios abiertos están presentes en la mayoría de los invertebrados que poseen sistemas circulatorios, incluidos todos los artrópodos (como crustáceos, arañas e insectos) y la mayoría de los moluscos (como caracoles y almejas). Un animal con un sistema circulatorio abierto tiene uno o más corazones simples, algunos vasos sanguíneos y una serie de cámaras interconectadas dentro del cuerpo, llamadas de manera colectiva **hemocèle** (FIG. 33-1a). Dentro del hemocèle, que ocupa de 20 a 40% del volumen corporal, tejidos y órganos internos se bañan directamente en **hemolinfa**, un fluido que funciona como sangre y como el fluido intersticial que rodea cada célula. En los insectos, un solo gran vaso



(a) Sistema circulatorio abierto (saltamontes)



(b) Sistema circulatorio cerrado (lombriz de tierra)

▲ **FIGURA 33-1** **Sistemas circulatorios abierto y cerrado** (a) En los sistemas circulatorios abiertos de la mayoría de los invertebrados, uno o más corazones bombean hemolinfa a través de vasos en el hemocèle, donde la sangre baña directamente los órganos internos. La hemolinfa de los insectos, como este saltamontes, es transparente y a veces verde pálido. (b) En un sistema circulatorio cerrado, la sangre permanece confinada dentro del corazón, o corazones, y los vasos sanguíneos. En la lombriz de tierra, cinco vasos contráctiles funcionan como corazones que bombean sangre a través de los principales vasos ventral y dorsal, de donde ramifican vasos de interconexión más pequeños. La sangre de la lombriz de tierra contiene hemoglobina roja.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué la hemolinfa de los insectos no necesita hemoglobina?

sanguíneo dorsal está modificado en una serie de cámaras contráctiles en el abdomen, que forman el corazón del insecto. Cada cámara contiene una abertura tipo rendija llamada *ostium* (plural, *ostia*) que funciona como una válvula unidireccional. Los ostia son forzados a cerrarse conforme las cámaras cardíacas se contraen, lo que impulsa

la hemolinfa adelante a través del vaso dorsal. La hemolinfa se bombea hacia compartimientos del hemocele en la cabeza y luego fluye a través del cuerpo hacia las porciones abdominales del hemocele. Conforme las cámaras cardíacas se relajan, se expanden y extraen hemolinfa de vuelta a través de los ostia y hacia el corazón.

Los animales con sistemas circulatorios abiertos gastan menos energía en circular la sangre que los animales con sistemas cerrados, pero los sistemas circulatorios abiertos son menos eficientes para suministrar oxígeno y nutrientes a los tejidos. Tales sistemas son por completo adecuados para los animales relativamente sedentarios, ¿pero cómo un insecto volador activo obtiene suficiente oxígeno con su sistema circulatorio abierto? De hecho, la sangre de un insecto no lleva oxígeno a sus tejidos. La evolución de los insectos subcontrató la función de intercambio de gases hacia un sistema de tubos llenos con gas (llamados tráqueas; véase Fig. 34-4) que tienen aberturas al aire y se ramifica extensamente a todo lo largo de sus tejidos, con lo que lleva oxígeno a cada célula.

En un sistema circulatorio cerrado, la presión de la sangre y las tasas de flujo son mayores de lo que es posible en un sistema abierto. Un sistema circulatorio cerrado también puede ajustar la cantidad de sangre que fluye a través de diferentes vasos, lo que dirige sangre hacia tejidos específicos según se necesita, por ejemplo, hacia músculos durante el ejercicio o hacia el tracto digestivo después de una comida. Dichos sistemas están bien adaptados a un estilo de vida activo. Los sistemas circulatorios cerrados están presentes en todos los vertebrados (como peces, reptiles y mamíferos) y en algunos invertebrados, incluidos moluscos muy activos (calamares y pulpos) y, acaso sorprendentemente, lombrices de tierra y muchos de sus parientes cercanos (Fig. 33-1b). Aunque las lombrices de tierra tienen una reputación de perezosas, deben realizar hazañas de excavación a través de suelo denso donde poco oxígeno está disponible, de modo que un sistema cerrado es ventajoso para ellas.

El sistema circulatorio vertebrado tiene diversas funciones

El sistema circulatorio sostiene todos los demás sistemas orgánicos en el cuerpo. En los vertebrados, el sistema circulatorio realiza las siguientes funciones:

- Transporta oxígeno desde las branquias o pulmones hacia el resto del cuerpo y dióxido de carbono desde los tejidos hacia las branquias o pulmones.
- Distribuye nutrientes desde el sistema digestivo hacia todas las células corporales.
- Transporta sustancias tóxicas hacia el hígado para desintoxicarlas y desechos celulares hacia los riñones, donde se filtran de la sangre y se excretan.
- Distribuye hormonas desde las glándulas y órganos que las producen hacia los tejidos sobre los cuales actúan.
- Ayuda a regular la temperatura corporal mediante el ajuste del flujo sanguíneo.
- Ayuda a detener el sangrado y sanar las heridas al producir coágulos sanguíneos.
- Protege el cuerpo de enfermedades al circular leucocitos y anticuerpos.

En las siguientes secciones estudiarás los tres componentes del sistema circulatorio: el corazón, la sangre y los vasos sanguíneos, con énfasis en el sistema humano. Por último, se describe el sistema linfático, que funciona estrechamente con el sistema circulatorio.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar las principales características de todos los sistemas circulatorios?
- comparar los sistemas circulatorios abierto y cerrado?
- describir las funciones del sistema circulatorio vertebrado?

33.2 ¿CÓMO FUNCIONA EL CORAZÓN DE LOS VERTEBRADOS?

El corazón vertebrado consta de cámaras musculares capaces de fuertes contracciones. Cámaras llamadas **aurículas** recolectan sangre. Las contracciones de las aurículas envían sangre a los **ventrículos**, cámaras cuyas contracciones circulan sangre a través de los pulmones y hacia el resto del cuerpo.

El corazón de dos cámaras de los peces fue el primer corazón vertebrado en evolucionar

Los primeros corazones constan de dos cámaras contráctiles principales: una sola aurícula que vacía en un solo ventrículo (Fig. 33-2a). La sangre bombeada desde el ventrículo pasa primero a través de las branquias, donde recoge oxígeno y libera dióxido de carbono. La sangre viaja directamente desde las branquias a través del resto del cuerpo, entrega oxígeno a los tejidos y recoge dióxido de carbono. La sangre del cuerpo regresa después hacia la única aurícula. Los cuerpos de los peces están sostenidos por el agua, de modo que sus corazones no necesitan bombear sangre contra la gravedad. Esto permite que la presión arterial de los peces sea menor que la de la mayoría de los vertebrados terrestres. La presión cae considerablemente conforme la sangre viaja a través de los microscópicos capilares de las branquias y entra a los vasos sanguíneos. Ondulaciones de la cola y el cuerpo durante el nado ayudan a impulsar la sangre de vuelta hacia el corazón.

En los vertebrados terrestres evolucionaron corazones cada vez más complejos y eficientes

Durante el curso de la evolución, los vertebrados emergieron del mar. Conforme los peces dieron origen a los anfibios (como salamandras y ranas), evolucionó un corazón de tres cámaras, con dos aurículas y un ventrículo (Fig. 33-2b). Los reptiles evolucionaron de los anfibios, y los reptiles, como serpientes, tortugas y lagartos (pero no las aves) también tienen corazones de tres cámaras.

Una importante adaptación circulatoria en estos vertebrados terrestres es la **circulación doble**, que crea dos circuitos de sangre separados. El **círculo pulmonar** dirige la sangre desde el corazón a través de los pulmones, donde el dióxido de carbono es intercambiado por oxígeno, y de vuelta al corazón. El **círculo sistémico** transporta sangre entre el corazón y el resto del cuerpo, donde el oxígeno es intercambiado por dióxido de carbono. En el corazón de tres cámaras, la sangre proveniente del circuito sistémico entra a la aurícula derecha, la sangre proveniente del circuito pulmonar entra a la aurícula izquierda, y ambas aurículas se vacían en el único ventrículo. Los corazones anfibios y reptiles tienen características internas que dirigen la mayor parte de la sangre pobre en oxígeno hacia la porción derecha del ventrículo, donde es bombeada hacia los pulmones, y dirige la mayor parte de la sangre oxigenada en la porción izquierda del ventrículo, que la bombea hacia el resto del cuerpo.

■ sangre pobre en oxígeno
■ sangre oxigenada

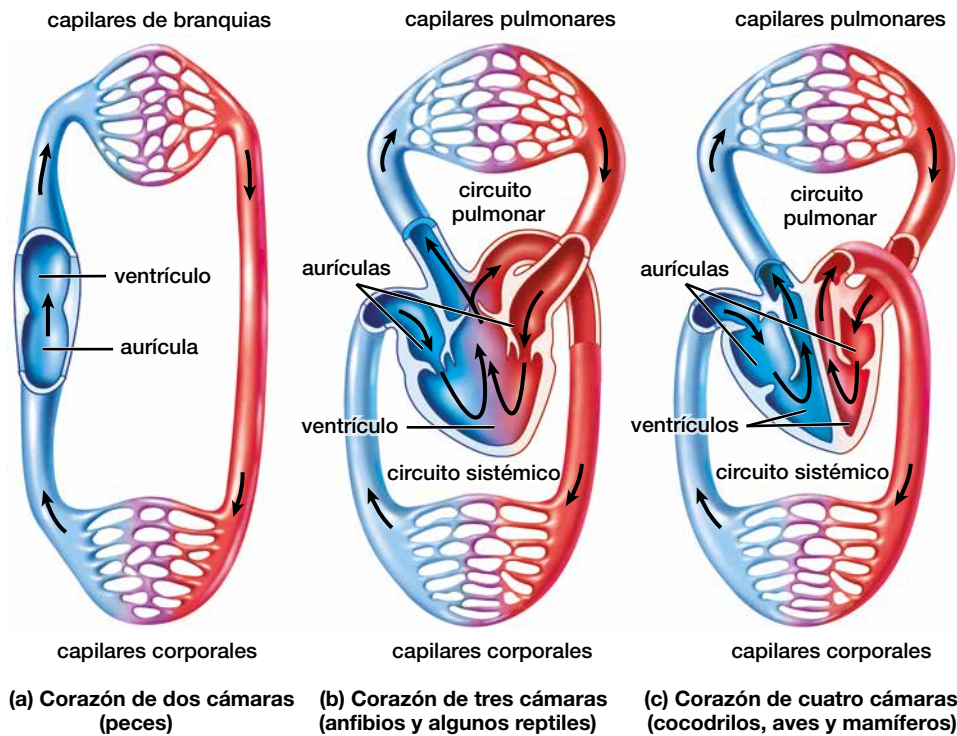


FIGURA 33-2 Evolución del corazón vertebrado

(a) El primer corazón vertebrado en evolucionar fue el de dos cámaras de los peces. (b) Los anfibios y la mayoría de los reptiles tienen corazones de tres cámaras en las cuales dos aurículas se vacían en un solo ventrículo. (c) Los corazones de cocodrilos, aves y mamíferos combinan dos bombas separadas que mantienen presiones muy diferentes y evitan la mezcla de sangre oxigenada y sangre pobre en oxígeno. (Puesto que estos corazones dan frente al lector, izquierda y derecha aparecen invertidos. En las imágenes a lo largo de este texto, la sangre rica en oxígeno es roja y la sangre pobre en oxígeno es azul.)

Los corazones de cuatro cámaras constan de dos bombas separadas

Algunos grupos de reptiles, como las aves (ahora clasificadas como reptiles) y los cocodrilos, así como todos los mamíferos, tienen corazones de cuatro cámaras (FIG. 33-2c). El corazón de cuatro cámaras, con su aurícula derecha y ventrículo derecho completamente aislados de su aurícula izquierda y su ventrículo izquierdo, actúa como dos corazones latiendo como uno (FIG. 33-3). El “corazón derecho” trata con sangre pobre en oxígeno. La aurícula derecha recibe sangre carente de oxígeno del cuerpo a través de dos **venas** más largas (vasos que portan sangre hacia el corazón): la vena cava superior y la vena cava inferior. Después de llenarse con sangre, la aurícula derecha se contrae, lo que fuerza a la sangre hacia el ventrículo derecho. La contracción del ventrículo derecho envía entonces la sangre pobre en oxígeno hacia los pulmones a través de las **arterias** pulmonares (vasos que llevan sangre lejos del corazón). El “corazón izquierdo” trata con sangre oxigenada. La sangre rica en oxígeno de los pulmones entra a la aurícula izquierda a través de las venas pulmonares y luego es oprimida hacia el ventrículo izquierdo. Una fuerte contracción del ventrículo izquierdo, la cámara más musculosa del corazón, envía la sangre oxigenada en curso a través de la arteria más grande, la aorta, y luego hacia el resto del cuerpo.

Las válvulas mantienen la dirección del flujo sanguíneo

La direccionalidad del flujo de sangre es mantenida por válvulas unidireccionales (véanse las Figs. 33-3 y 33-5). La presión de un lado abre con facilidad las válvulas, pero la presión del otro

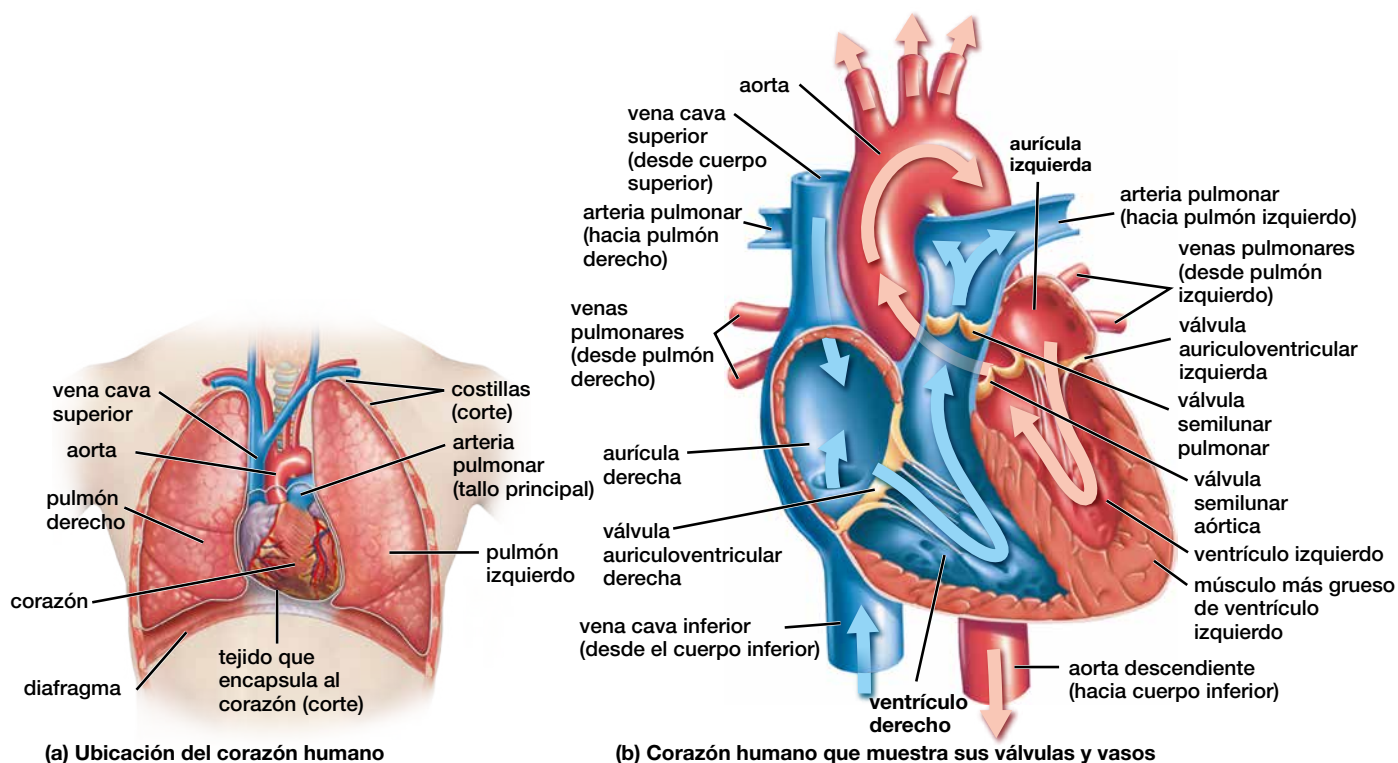
lado las fuerza a cerrarse. Las **válvulas auriculoventriculares** permiten que la sangre fluya desde las aurículas hacia los ventrículos, pero evita que la sangre fluya de vuelta hacia las aurículas cuando los ventrículos se contraen. Las **válvulas semilunares** (latín para “media luna”) permiten que la sangre entre a la arteria pulmonar y la aorta cuando los ventrículos se contraen, pero evitan que la sangre regrese conforme éstos se relajan.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Vivir de corazón a corazón

El primer trasplante de corazón de Kayla Monteil, cuando sólo tenía 18 meses de edad, fue necesario por un defecto en su válvula auriculoventricular izquierda que evitaba cerrarla completamente. Cuando su ventrículo izquierdo se contraía, la sangre era forzada de vuelta hacia su aurícula izquierda, de modo que menos sangre entraba a su aorta para circular a lo largo de su cuerpo. Su pequeño corazón era forzado a trabajar más duro para proporcionar sangre rica en oxígeno adecuada para sus tejidos. Además, en respuesta al inadecuado flujo de sangre, el cuerpo de Kayla retenía fluido en su torrente sanguíneo para ayudar a mantener su presión sanguínea. Pero este volumen de sangre adicional forzaba en exceso sus ventrículos, lo que los debilitaba. Ella estuvo a meses de morir cuando estuvo disponible un corazón donado por un niño de dos años de edad.

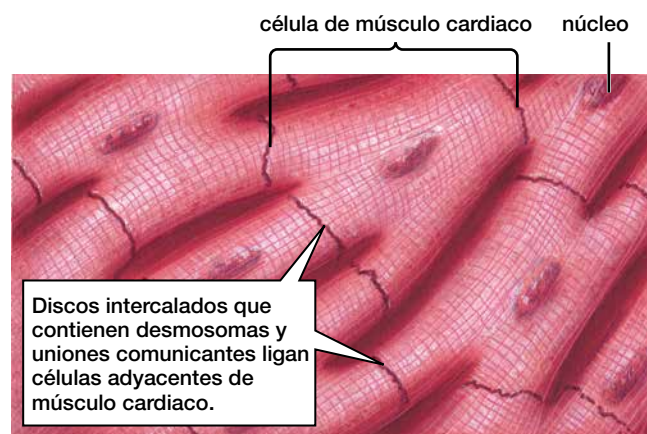
Los músculos cardíacos de Kayla estaban anormalmente presionados, lo que les evitaba contraerse con fuerza y circular su sangre de manera adecuada. ¿Cómo se ve un músculo cardíaco normal y cómo se coordinan sus contracciones para circular la sangre con eficiencia?



▲ **FIGURA 33-3 El corazón humano** (a) El corazón se anida entre los pulmones, y se asienta justo arriba del diafragma, una lámina de músculo entre la cavidad torácica y el abdomen. (b) Las válvulas semilunares unidireccionales separan la aorta del ventrículo izquierdo y la arteria pulmonar del ventrículo derecho. Las válvulas auriculoventriculares separan cada aurícula de su correspondiente ventrículo. Observa que la pared muscular del ventrículo izquierdo es más gruesa que la derecha porque debe bombear sangre a través de todo el cuerpo.

El músculo cardíaco está presente sólo en el corazón

La mayor parte del corazón consta de un tipo especializado de músculo, el **músculo cardíaco**, que no se encuentra en otra parte del cuerpo. Las células del músculo cardíaco son pequeñas, ramificadas y empaquetadas con un arreglo ordenado de cadenas proteínicas que les dan una apariencia listada (**FIG. 33-4**). Las células del músculo cardíaco están ligadas unas con otras mediante **discos intercalados**, que parecen como bandas entre las células. Aquí, membranas celulares adyacentes están unidas entre sí mediante uniones llamadas desmosomas (véase la Fig. 5-14a), que evitan que las fuertes contracciones cardíacas separen las células musculares. Los discos intercalados también contienen uniones comunicantes, que permiten a las señales eléctricas que disparan las contracciones dispersarse directa y rápidamente desde una célula muscular hacia las adyacentes. Esto hace que las regiones interconectadas del músculo cardíaco se contraigan de manera casi sincrónica, lo que en consecuencia proporciona suficiente fuerza para bombear sangre a través del cuerpo.

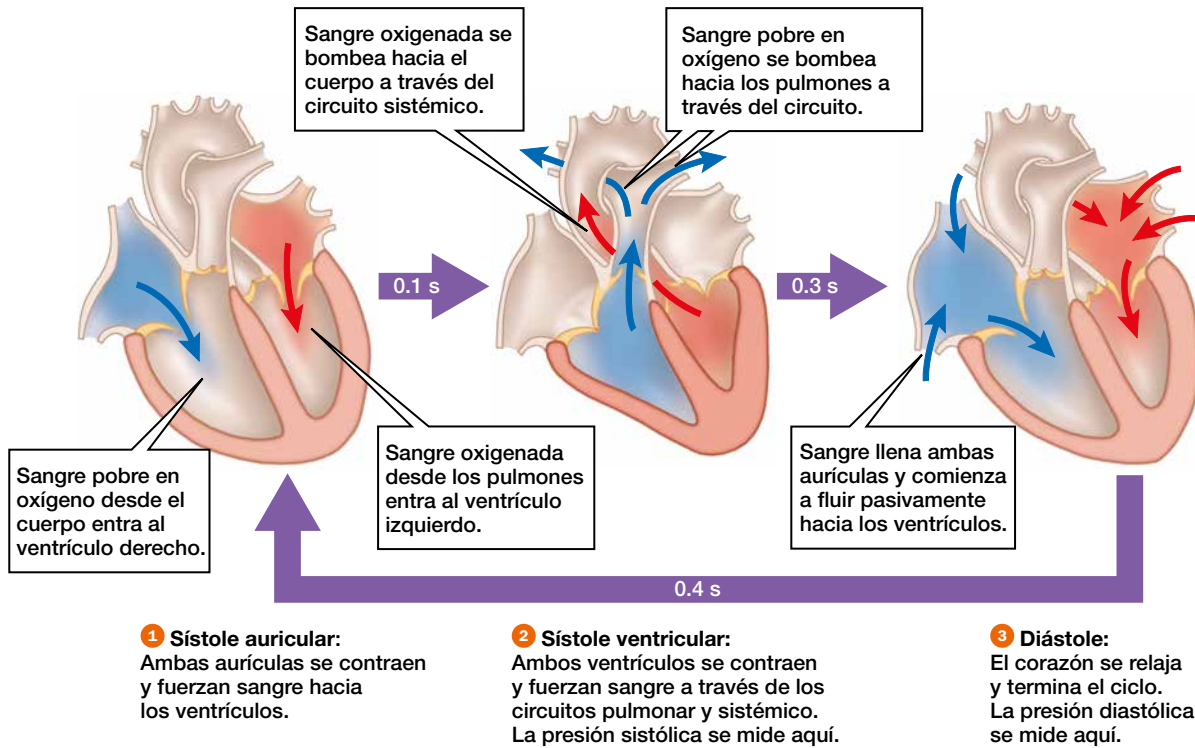


▲ **FIGURA 33-4 La estructura del músculo cardíaco**

Las contracciones coordinadas de aurículas y ventrículos producen el ciclo cardíaco

El corazón humano late aproximadamente 100 mil veces por día. Cada latido cardíaco en realidad es una serie de eventos coordinados,

PENSAMIENTO CRÍTICO Si un músculo se ejercita regularmente, aumenta de tamaño. ¿Por qué la frecuencia cardíaca en reposo de un atleta bien acondicionado es más lenta que la frecuencia cardíaca de una persona menos activa?



▲ **FIGURA 33-5** El ciclo cardíaco

llamado el **ciclo cardíaco** (FIG. 33-5). Durante cada ciclo, las dos aurículas primero se contraen en sincronía y vacían sus contenidos hacia los ventrículos, un proceso llamado **sístole auricular** ①. Una fracción de segundo más tarde, durante la **sístole ventricular**, los dos ventrículos se contraen de manera simultánea, lo que fuerza sangre hacia las arterias que salen del corazón ②. Después, durante la **diástole**, ambas aurículas y ambos ventrículos se relajan brevemente y comienzan a llenarse con sangre antes de repetir el ciclo cardíaco ③. En una persona típica en reposo, el ciclo completo ocurre en menos de 1 segundo, o aproximadamente 70 veces por minuto. La **frecuencia cardíaca** es el número de ciclos cardíacos (latidos) por minuto.

La presión arterial consta de dos mediciones (FIG. 33-6). La **presión sistólica** (la más alta de las dos) se genera en las arterias por parte del ventrículo izquierdo muscular conforme bombea sangre a través del circuito sistémico. La **presión diastólica** (la menor de las dos) es la presión en las arterias conforme el corazón descansa entre contracciones.

Una presión arterial que se lee por abajo de 120/80 mm Hg (milímetros de mercurio) y arriba de 90/60 se considera saludable. La presión arterial más baja por lo general no es un problema

a menos que esté acompañada por síntomas como mareos. Una presión de 140/90 mm Hg o mayor se define como presión arterial alta, o **hipertensión**. Esta condición fuerza al corazón a trabajar más duro para bombear sangre a través del cuerpo, y la presión puede debilitar al corazón, lo que conduce a insuficiencia cardíaca. Algunas personas tienen una tendencia genética hacia la hipertensión, pero también se asocia con fumar, obesidad, falta de ejercicio, alto consumo de alcohol, estrés y envejecimiento.

► **FIGURA 33-6** Medición de la presión arterial El brazalete se infla hasta que su presión se acerca a la de la arteria principal del brazo. Entonces la presión se reduce gradualmente hasta que a través del estetoscopio se escuchan por primera vez los rítmicos sonidos de la sangre. Ésta es presión sistólica, cuando algo de sangre pasa a través de la arteria con cada latido y la presión producida por el ventrículo izquierdo recién supera la presión del brazalete. Después de reducir aún más la presión del brazalete hasta que no son audibles los sonidos del pulso. Ésta es presión diastólica, cuando la presión arterial entre las contracciones ventriculares apenas supera la presión del brazalete. Los números están en milímetros de mercurio, una medida estándar de presión que también se utiliza en los barómetros.



¿TE HAS PREGUNTADO ...

animal buscar alimento en la parte alta de los árboles, pero estas adaptaciones colocan enormes demandas sobre su sistema circulatorio. El corazón de una jirafa puede satisfacer estas demandas porque pesa alrededor de 10 kilogramos y mide unos 60 centímetros de la parte superior a la inferior. Si una jirafa pesara lo mismo que un ser humano promedio, su corazón sería el doble de grande que el corazón humano. El enorme corazón de la jirafa late más o menos 170 veces por minuto y genera presión sanguínea aproximada de 280/140 mm Hg; ambas mediciones son aproximadamente el doble de las de un ser humano. Estas adaptaciones ayudan a la sangre a realizar el largo viaje ascendente hacia el cerebro de la jirafa.

Las largas patas y los 2.5 metros de cuello de una jirafa permiten a este sorprendente

cómo el corazón de una jirafa puede bombear sangre hasta su cerebro?

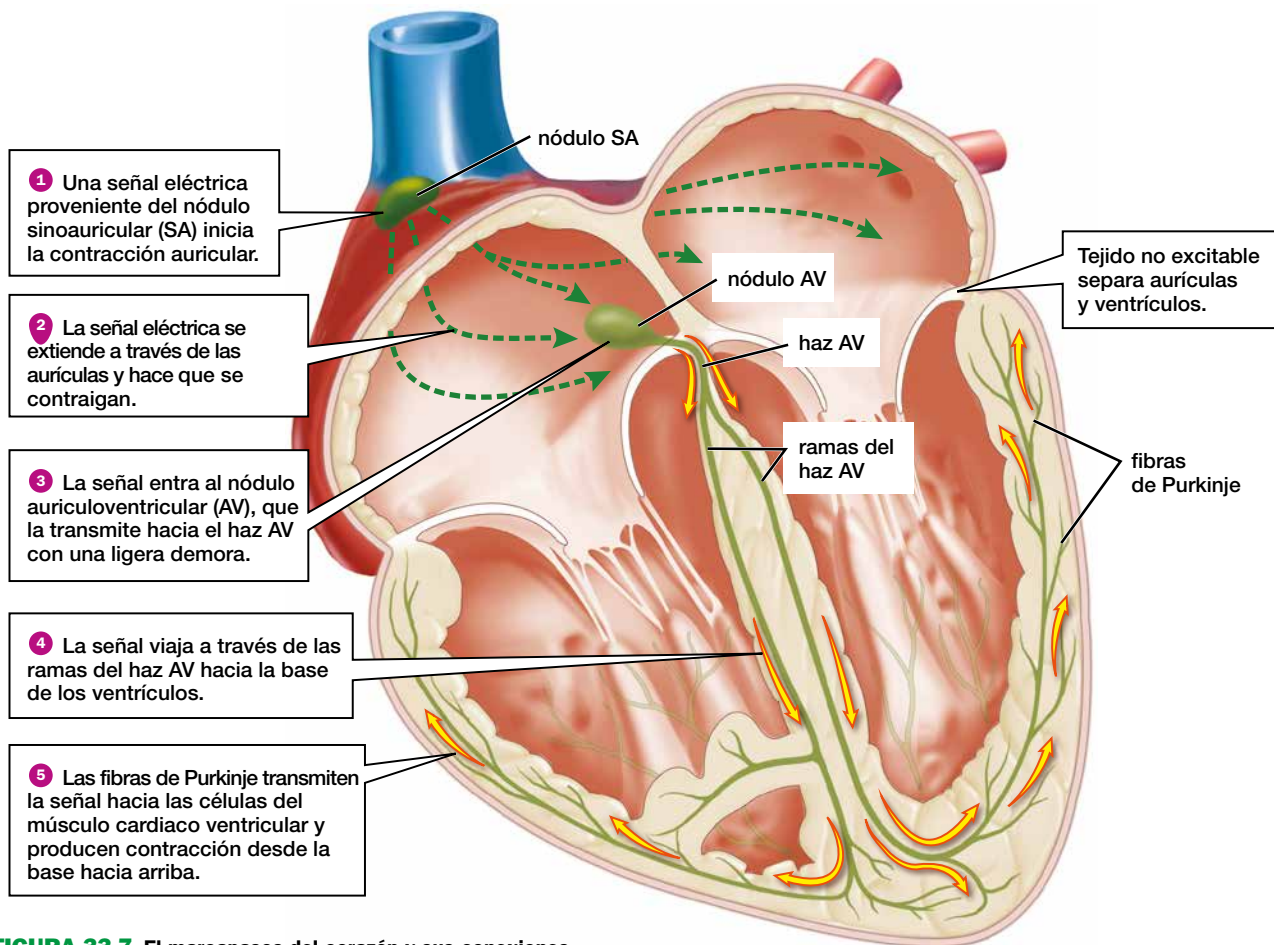
Impulsos eléctricos coordinan la secuencia de contracciones de la cámara cardiaca

La contracción del corazón inicia y es coordinada por un *marcapasos*, un grupo de células especializadas del músculo cardiaco que producen señales eléctricas espontáneas a una tasa regular. El marcapasos del corazón es el **nódulo sinoauricular (SA)**, ubicado en la pared superior de la aurícula derecha (**FIG. 33-7**). Las

señales eléctricas del nódulo SA pasan libre y rápidamente a través de uniones comunicantes en las células de músculo cardiaco que conectan y luego a lo largo de la aurícula.

Durante el ciclo cardiaco, las aurículas se contraen primero y vacían sus contenidos en los ventrículos. Esto requiere una ligera demora entre las contracciones auriculares y ventriculares para permitir que los ventrículos se llenen antes de contraerse. ¿Cómo se logra esto? Primero, el nódulo SA inicia una ola de contracción **1** que barre a través de las aurículas derecha e izquierda, que se contraen en sincronía **2**. Después la señal llega a una barrera de tejido entre las aurículas y los ventrículos que no puede conducir señales eléctricas. Ahí, la excitación se canaliza a través del **nódulo auriculoventricular (AV)**, una pequeña masa de células musculares especializadas ubicadas en el piso de la aurícula derecha **3**. El impulso se conduce lentamente a través del nódulo AV, que demora brevemente la conducción hacia los tractos que estimulan la contracción ventricular. Esta demora da a las aurículas tiempo para completar la transferencia de sangre hacia los ventrículos antes de que comience la contracción ventricular.

Desde el nódulo AV, la señal para contraer se extiende a lo largo de tractos especializados de fibras musculares que conducen rápidamente. Estos tractos comienzan con el cúmulo grueso de fibras llamado *haz auriculoventricular (haz AV)*, que envía ramas hacia la porción inferior de ambos ventrículos **4**. Aquí, las ramas del haz AV se separan y originan las *fibras de Purkinje*, que transmiten la señal eléctrica hacia las células del músculo cardiaco circundantes, con lo que envían una ola de contracción dentro



▲ **FIGURA 33-7** El marcapasos del corazón y sus conexiones

de las paredes ventriculares desde la base de los ventrículos hacia arriba 5. Esta contracción ventricular fuerza la sangre arriba, hacia la arteria pulmonar y la aorta.

Varios trastornos pueden interferir con la compleja serie de eventos que producen el ciclo cardíaco normal. Cuando falla el marcapasos, o si otras áreas del corazón se vuelven más excitables y usurpan el papel del marcapasos, pueden ocurrir rápidas contracciones débiles no coordinadas llamadas **fibrilación**. La fibrilación de los ventrículos pronto es mortal, porque la sangre no se bombea por parte del músculo que tiembla. Para tratar esta condición se usa un dispositivo llamado desfibrilador para aplicar un choque de electricidad al corazón, lo que sincroniza la contracción del músculo cardíaco y (si tiene éxito) permitir que el marcapasos reanude su función de coordinación normal.

El sistema nervioso y las hormonas influyen en la frecuencia cardíaca

Tu frecuencia cardíaca está ajustada con precisión al nivel de actividad de tu cuerpo, ya sea que corras a clase o te tumbes en el sol. Por sí solo, el marcapasos del nódulo SA mantendría un ritmo estable de aproximadamente 100 latidos por minuto. Sin embargo, los impulsos nerviosos y las hormonas alteran de manera significativa la frecuencia cardíaca. En un individuo en reposo, el sistema nervioso parasimpático, que regula los sistemas corporales durante el periodo de reposo, lentifican la frecuencia cardíaca hasta aproximadamente 70 latidos por minuto. Cuando el ejercicio o el estrés crean una demanda de mayor flujo sanguíneo hacia

los músculos, el sistema nervioso simpático, que prepara al cuerpo para la acción de emergencia, acelera la frecuencia cardíaca y aumenta la fuerza de las contracciones del músculo cardíaco. Las glándulas suprarrenales liberan simultáneamente la hormona epinefrina (adrenalina), que refuerza estos efectos.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

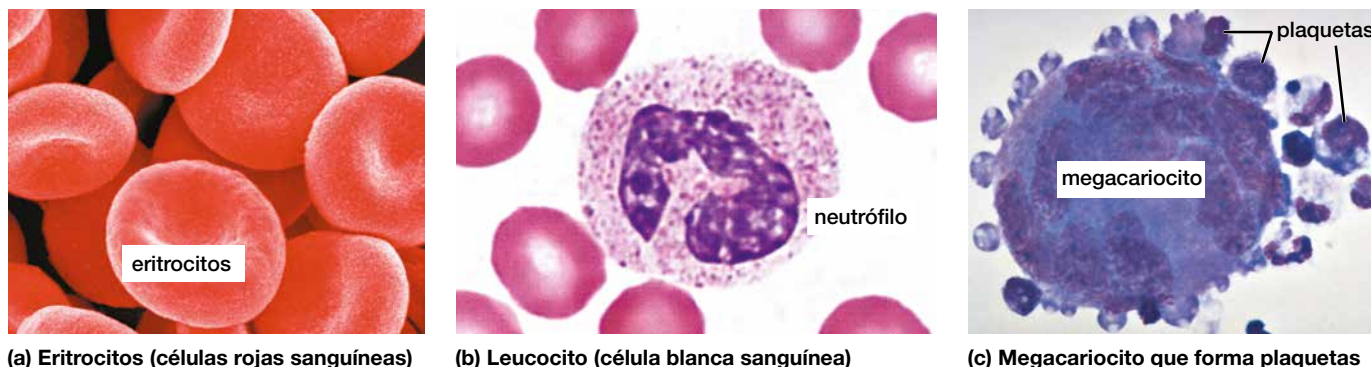
¿Puedes...

- describir los tres tipos de corazones vertebrados y la estructura del músculo cardíaco?
- trazar el flujo de sangre a través de un corazón de cuatro cámaras, mencionar las estructuras a través de las cuales pasa la sangre y explicar la función de cada una?
- explicar el ciclo cardíaco y cómo se conducen los impulsos eléctricos a través del corazón humano?

33.3 ¿QUÉ ES LA SANGRE?

La sangre, a veces llamada el “río de vida”, tiene dos componentes principales: (1) un líquido llamado **plasma**, que constituye de 55 a 60% del volumen sanguíneo, y (2) un componente basado en célula que consta de *eritrocitos*, *leucocitos* y *plaquetas* suspendidas en el plasma (FIG. 33-8). La persona promedio tiene aproximadamente 5 litros de sangre, de modo que si donas medio litro de sangre, sólo estás dando alrededor de 10% de tu sangre (que tu cuerpo reabastecerá pronto). En la TABLA 33-1 se resumen los componentes de la sangre.

TABLA 33-1 Componentes de la sangre y sus funciones	
Componentes del plasma (alrededor de 55% del volumen sanguíneo)	Funciones
Agua	Disuelve otros componentes; brinda a la sangre su fluidez
Principales proteínas	
Albúmina	Mantiene la intensidad osmótica de la sangre; enlaza y transporta algunas hormonas y ácidos grasos
Globulinas	Funcionan como anticuerpos que combaten infecciones; enlazan y transportan algunas hormonas, iones y otras moléculas
Fibrinógeno	Da lugar a fibrina, que promueve la coagulación
Iones (sodio, potasio, calcio, magnesio, cloro, bicarbonato, hidrógeno)	Mantiene el pH; permite la actividad neuronal; permite la contracción muscular; facilita la actividad enzimática
Nutrientes (azúcares simples, aminoácidos, lípidos, vitaminas, oxígeno)	Proporciona materiales para el metabolismo celular
Desechos (urea, dióxido de carbono, amoníaco)	Subproductos del metabolismo celular que se transportan en la sangre hacia sitios de eliminación
Hormonas	Señala las moléculas que se transportan en la sangre hacia sus células diana
Componentes basados en células (alrededor de 45% del volumen sanguíneo)	Funciones
Eritrocitos (5 000 000 por mm ³)	Transporta oxígeno
Leucocitos (5 000-10 000 por mm ³)	Todos combaten infecciones y enfermedades
Neutrófilos	Engullen y destruyen bacterias
Eosinófilos	Matan parásitos
Basófilos	Producen inflamación
Linfocitos	Montan una respuesta inmunológica
Monocitos	Maduran en macrófagos, que engullen detritos, células extrañas y moléculas extrañas
Plaquetas (250 000 por mm ³)	Esenciales para la coagulación sanguínea



▲ **FIGURA 33-8** tipos de células sanguíneas (a) Esta MEB muestra la forma bicóncava de los eritrocitos. (b) En esta micrografía óptica (MO) se muestra un leucocito llamado neutrófilo rodeado por eritrocitos mucho más pequeños. (c) Las plaquetas son fragmentos encerrados en membrana de megacariocitos vistos en esta MO.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué la deficiencia de hierro en la dieta provoca anemia?

El plasma es principalmente agua en la que están disueltas proteínas, sales, nutrientes y desechos

Aunque el plasma es alrededor de 90% agua, este fluido claro, amarillo pálido, tiene más de 100 tipos diferentes de moléculas disueltas en él. El plasma transporta proteínas, hormonas, nutrientes y desechos celulares. También contiene varios iones; algunos de éstos mantienen el pH sanguíneo, mientras que otros son cruciales para el funcionamiento de las células nerviosas y musculares.

Las proteínas constituyen el componente más grande de las moléculas disueltas por peso. Las tres proteínas plasmáticas más comunes son *albúmina*, *globulinas* y *fibrinógeno*. La albúmina ayuda a mantener la intensidad osmótica de la sangre, lo que en consecuencia evita que demasiado fluido se difunda fuera del plasma a través de paredes celulares. Algunas globulinas son anticuerpos que tienen un importante papel en las respuesta inmunológica (véase el Capítulo 37). El fibrinógeno es importante en la coagulación sanguínea, que se describe más adelante en este capítulo.

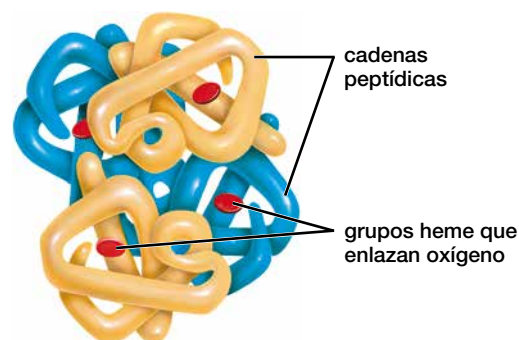
Los componentes de la sangre con base celular se forman en la médula ósea

Los tres componentes de la sangre que tienen base celular (eritrocitos, leucocitos y plaquetas) se originan a partir de células que residen en la **médula ósea**, un tejido dentro de las cavidades de los huesos (véase el Capítulo 41). De estos tres, sólo los leucocitos tienen un complemento completo de organelos. Los eritrocitos de los mamíferos pierden sus núcleos y mitocondrias durante el desarrollo, y las plaquetas en realidad son pequeños fragmentos de células.

Los eritrocitos transportan oxígeno de los pulmones hacia los tejidos

Alrededor de 99% de todas las células sanguíneas son células rojas, también llamadas **eritrocitos**, cuya principal función es transportar oxígeno. Un eritrocito tiene forma como de bola de

arcilla que se oprimió entre un pulgar y un índice (**FIG. 33-8a**). El color rojo de los eritrocitos es producido por la gran proteína que contiene hierro **hemoglobina** (**FIG. 33-9**), que transporta casi todo el oxígeno que lleva la sangre. Cada molécula de hemoglobina puede enlazar y transportar cuatro moléculas de oxígeno, una en cada grupo heme. La hemoglobina adquiere un color rojo cereza brillante cuando se enlaza a oxígeno y se vuelve de un color rojo marrón más oscuro después de que libera oxígeno, y aparece azulosa en las venas si es vista a través de la piel. La hemoglobina enlaza débilmente al oxígeno, lo recoge en los capilares de los pulmones, donde la concentración de oxígeno es alta, y lo libera en otros tejidos del cuerpo donde la concentración de oxígeno es más baja (véase el Capítulo 34).



▲ **FIGURA 33-9** Hemoglobina Cada una de las cuatro cadenas peptídicas (dos de cada uno de dos tipos) rodea una molécula heme que contiene hierro (disco rojo) que enlaza oxígeno.

El monóxido de carbono desplaza oxígeno de la hemoglobina

Por desgracia, el oxígeno no es la única molécula que se enlaza a la hemoglobina. El monóxido de carbono (CO) también lo hace, y el envenenamiento por CO causa alrededor de 450 muertes accidentales cada año en Estados Unidos. El monóxido de carbono se produce cuando el combustible no se quema por completo, y

parte se libera en los motores, hornos, parrillas de carbón y cigarrillos. Como el oxígeno, se enlaza a los grupos heme de la hemoglobina, pero se adhiere más de 200 veces por mayor firmeza. Como resultado, el monóxido de carbono permanece enlazado a la hemoglobina durante varias horas, lo que evita que la hemoglobina transporte oxígeno y priva a los tejidos corporales del oxígeno que requieren. La hemoglobina enlazada o a monóxido de carbono o a oxígeno aparece rojo brillante, de modo que aunque las víctimas de asfixia por lo general tienen labios y lúnulas azulados (porque sus hemoglobinas son pobres en oxígeno), las víctimas de envenenamiento por CO mantienen un color saludable.

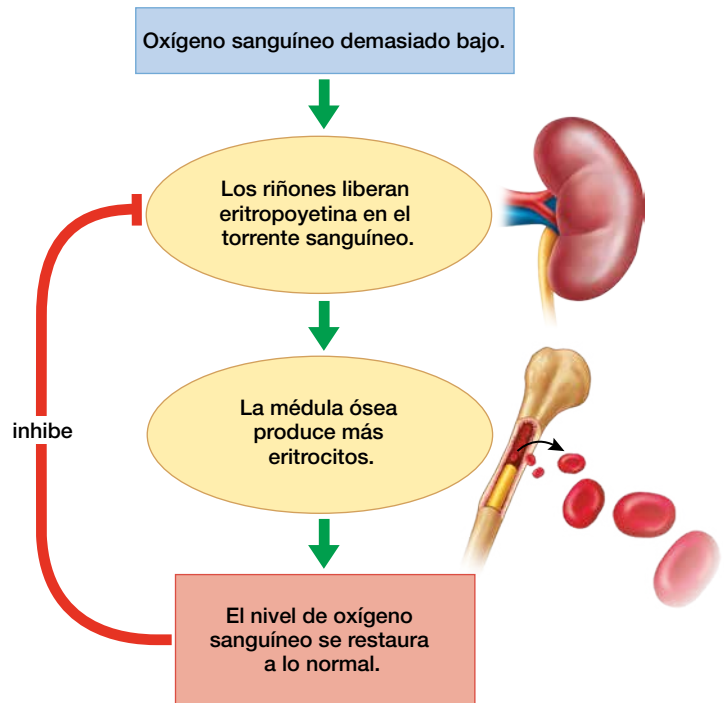
Los eritrocitos viven alrededor de cuatro meses. Cada segundo, más de dos millones de eritrocitos (cerca de 200 mil millones al día) mueren y son reemplazados por nuevos formados en la médula ósea. Los eritrocitos muertos se descomponen en el bazo y el hígado. El hierro proveniente de la hemoglobina regresa a la médula ósea donde se reutiliza para sintetizar hemoglobina para usarse en nuevos eritrocitos. Aunque este proceso de reciclado es eficiente, parte del hierro se pierde durante el sangrado de una lesión o por la menstruación, y una pequeña cantidad se excreta a diario en las heces, de modo que parte del hierro debe proporcionarse en la dieta.

La realimentación negativa regula el número de eritrocitos

El número de eritrocitos determina cuánto oxígeno puede transportar la sangre y se mantiene mediante un sistema de realimentación negativa que involucra la hormona **eritropoyetina**. La eritropoyetina, producida en los riñones y liberada en la sangre en respuesta a bajos niveles de oxígeno, estimula la médula ósea para aumentar la producción de eritrocitos (FIG. 33-10). El oxígeno bajo puede ser producto de una pérdida de sangre, producción insuficiente de hemoglobina, gran altitud (donde menos oxígeno está disponible) o condiciones que interfieren con el intercambio de gases en los pulmones, como enfermedad pulmonar e insuficiencia cardíaca, las cuales con frecuencia hacen que se acumule fluido en los pulmones. Cuando se restaura un nivel saludable de oxígeno, declina la producción de eritropoyetina, y la tasa de producción de eritrocitos regresa a la normalidad. Las personas con enfermedad renal avanzada con frecuencia sufren de *anemia*, un número inadecuado de eritrocitos, porque sus riñones dañados no producen suficiente eritropoyetina.

Los leucocitos defienden al cuerpo contra las enfermedades

Las células sanguíneas blancas, llamadas **leucocitos**, son más grandes que los eritrocitos, pero pueden arrastrarse, cambiar de forma y fluir a través de espacios más estrechos que los eritrocitos, incluso a través de paredes capilares. Existen cinco tipos de leucocitos: *neutrófilos*, *eosinófilos*, *basófilos*, *linfocitos* y *monocitos* (véase Fig. 33-8b; véase también Tabla 33-1). Su lapso de vida va desde horas hasta años, y en conjunto constituyen menos de 1% de la porción celular de la sangre. Los leucocitos protegen al cuerpo contra enfermedades (véase el Capítulo 37). Los monocitos, por ejemplo, entran a los tejidos y se transforman en macrófagos (literalmente “grandes comedores”). Los macrófagos engullen bacterias (FIG. 33-11) y detritos celulares; en el bazo y el hígado también descomponen eritrocitos muertos.

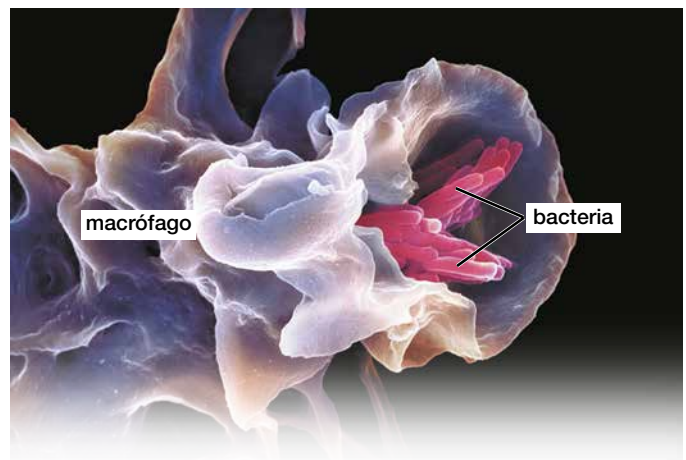


▲ FIGURA 33-10 La producción de eritrocitos es regulada mediante realimentación negativa

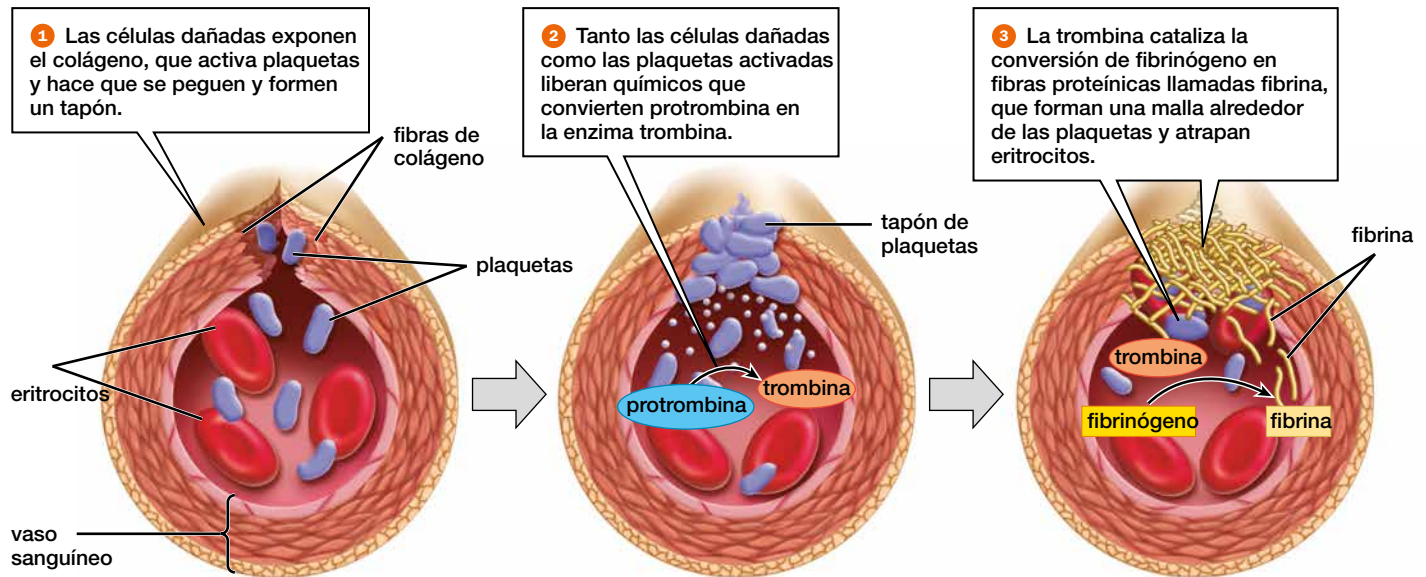
PENSAMIENTO CRÍTICO Algunos atletas de fondo hacen trampa al inyectarse grandes dosis de eritropoyetina. ¿Cómo esto proporciona una ventaja competitiva?

Las plaquetas son fragmentos celulares que ayudan en la coagulación sanguínea

Las **plaquetas** son piezas de grandes células llamadas *megacariocitos*. Los megacariocitos permanecen en la médula ósea, donde estrangulan trozos de citoplasma encerrados en membrana que se convierten en plaquetas (véase Fig. 33-8c). Las plaquetas, que sobreviven durante unos 10 días, entran a la sangre y tienen un papel central en la coagulación sanguínea.



▲ FIGURA 33-11 Un leucocito ataca una bacteria Esta macrófago formó extensiones citoplasmáticas que engullen un cúmulo de bacterias de tuberculosis con forma de barra.



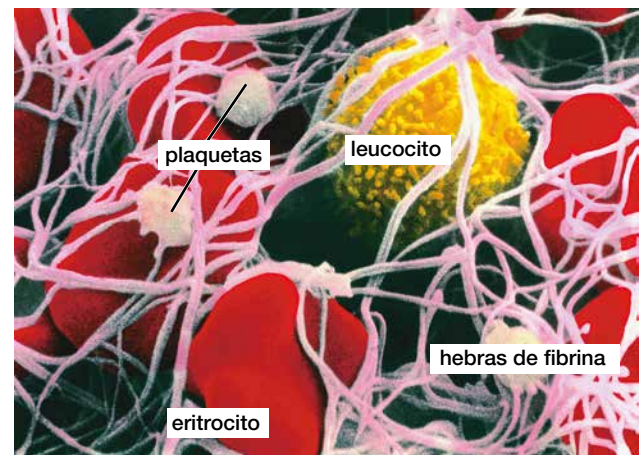
▲ **FIGURA 33-12 Coagulación sanguínea** El tejido lesionado y las plaquetas adheridas producen una serie de reacciones bioquímicas entre las proteínas sanguíneas que conducen a la formación de coágulos. Aquí se muestra una secuencia simplificada.

La coagulación sanguínea tapon los vasos sanguíneos dañados

La **coagulación sanguínea** es un proceso complejo que protege a los animales de perder cantidades excesivas de sangre, no sólo por traumatismos, sino también por el desgaste y desgarre menor que ocurre con las actividades normales. La coagulación comienza cuando la sangre entra en contacto con el tejido lesionado, por ejemplo, un rompimiento en la pared de un vaso sanguíneo (**FIG. 33-12**). Las plaquetas se adhieren a las proteínas colágeno expuestas en la pared rota y forman un *tapón de plaquetas* que bloquea parcialmente la abertura ❶. Tanto las plaquetas adheridas como las células del vaso sanguíneo roto inician una cascada de reacciones complejas entre *factores de coagulación*, que principalmente son proteínas plasmáticas en circulación. El resultado final de esta serie de reacciones es producir una sustancia que activa la proteína plasmática *protrombina*, que convierte la protrombina (una proteína inactiva) en la enzima activa **trombina** ❷. La trombina parte la proteína plasmática *fibrinógeno* e inicia una serie de reacciones que forman hebras de proteína insoluble llamada **fibrina** ❸. Las hebras de fibrina se adhieren entre sí y forman una red fibrosa alrededor de las plaquetas agregadas.

Esta red de fibrina atrapa más plaquetas y células sanguíneas, sobre todo eritrocitos (**FIG. 33-13**), lo que aumenta la densidad del coágulo. Las plaquetas que se adhieren a la masa fibrosa envían proyecciones pegajosas que se agarran mutuamente. Las plaquetas entrecruzadas se contraen en 30-60 minutos, aprietan la red de fibrina y fuerzan la salida de fluido. Esto crea un coágulo más denso y más resistente (verás esto sobre la piel como una costra). La contracción también acerca las superficies dañadas de la herida, lo que promueve la curación.

La coagulación sanguínea es crucial, no sólo para evitar el sangrado excesivo de las heridas, sino también para detener el sangrado que ocurre de manera natural conforme los pequeños vasos sanguíneos se dañan con los golpes cotidianos, los movimientos articulares normales y las contracciones musculares. Las personas con



▲ **FIGURA 33-13 Un coágulo sanguíneo** Cadenas de proteína fibrina con forma de hebra producen una masa pegajosa enmarañada que atrapa células sanguíneas y con el tiempo forma un coágulo.

hemofilia, un trastorno genético, carecen de una proteína plasmática específica requerida para la coagulación sanguínea. En los casos severos, puede ocurrir sangrado interno y continuar de manera destructiva sin una causa obvia. Por fortuna, la mayoría de los casos de hemofilia pueden controlarse mediante la inyección en el torrente sanguíneo del factor de coagulación faltante.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir cada componente de la sangre y explicar su función?
- explicar cómo se regula el número de eritrocitos en el cuerpo?
- explicar la secuencia de eventos durante la coagulación sanguínea?

33.4 ¿CUÁLES SON LOS TIPOS Y FUNCIONES DE LOS VASOS SANGUÍNEOS?

La sangre circula dentro de una red de vasos sanguíneos; en la **FIGURA 33-14** se muestran algunos de los principales vasos sanguíneos del sistema circulatorio humano. La sangre que sale del corazón viaja desde las arterias hacia las arteriolas y hacia los capilares, luego hacia las vénulas, y por último a las venas, que la regresan al corazón (**FIG. 33-15**). Las paredes capilares están hechas de una sola capa de *endotelio* (una sola capa de células epiteliales especializadas; véase el Capítulo 32). Los vasos más grandes están recubiertos con endotelio rodeado por una delgada capa de tejido conectivo, y tiene dos capas celulares adicionales: una capa media de células musculares lisas y una capa exterior de tejido conectivo (véase la Fig. 33-15). ¿Qué ocurre cuando se rompen los vasos sanguíneos, se estrechan por depósitos de colesterol o están bloqueados con coágulos que contienen el río de la vida? Estas preguntas se exploran en el “Guardián de la salud: Reparación de corazones rotos” de la página 632.

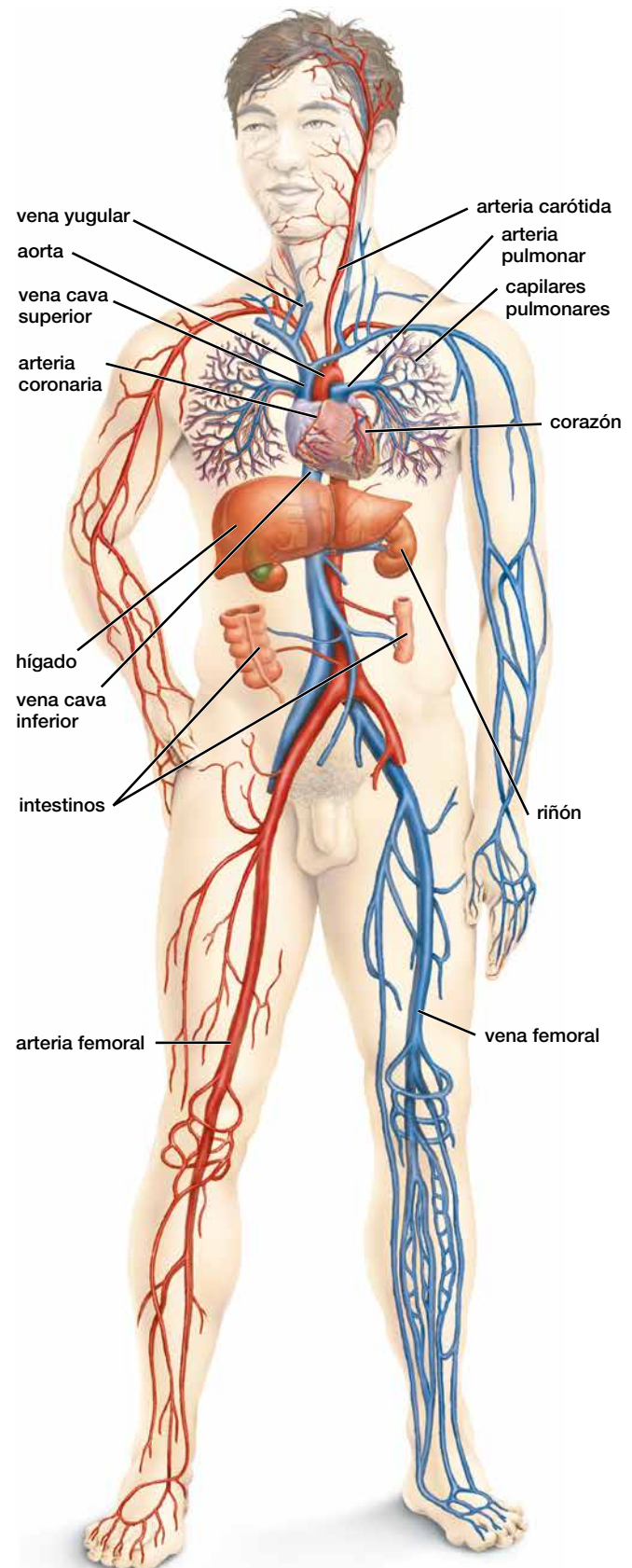
Arterias y arteriolas llevan sangre desde el corazón

Las arterias transportan sangre desde el corazón. Comparada con las venas, las paredes arteriales son más gruesas y mucho más elásticas (véase Fig. 33-15). Con cada oleada de sangre desde los ventrículos, las arterias se expanden ligeramente, como globos de pared gruesa. Conforme sus paredes elásticas retroceden entre latidos, las arterias en realidad ayudan a bombear la sangre y mantenerla fluyendo de manera estable en los vasos más pequeños. Las arterias se ramifican en vasos con diámetro más pequeño llamadas **arteriolas**, que tienen un gran papel para determinar cuánta sangre se distribuye dentro del cuerpo.

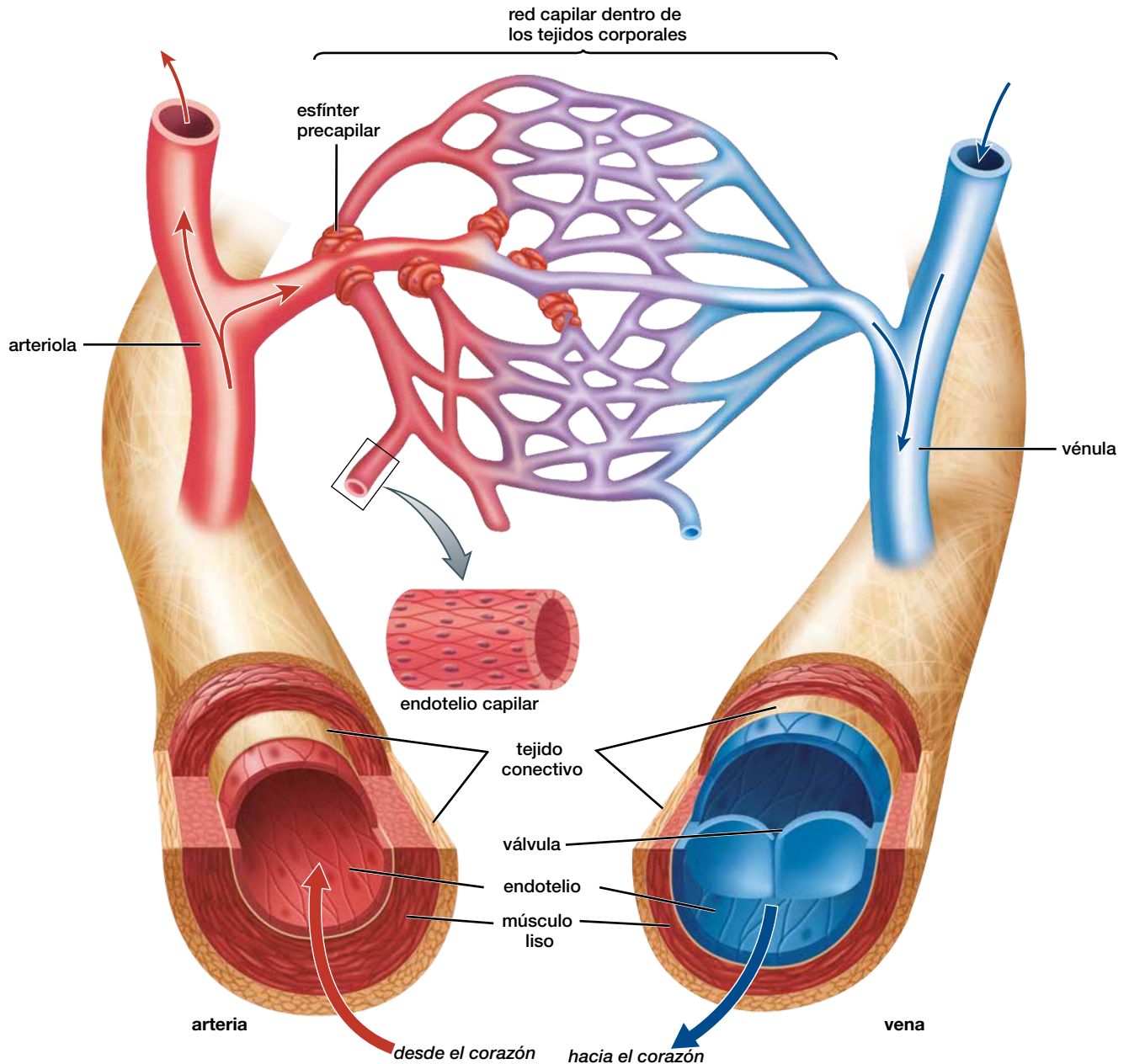
Las arteriolas controlan la distribución de flujo sanguíneo

Las arteriolas son vasos microscópicamente estrechos (la mayoría tienen menos de 300 micrómetros de diámetro) que transportan sangre hacia los capilares. Sus paredes musculares están influenciadas por nervios, hormonas y químicos producidos por tejidos cercanos. Esto permite a las arteriolas contraerse y relajarse en respuesta a las necesidades de los tejidos y órganos a los que suministran. En una novela de suspenso, podrías leer “su rostro se puso pálido cuando vio el suelo manchado de sangre”. La piel se pone pálida cuando las arteriolas que suministran a los capilares de la piel se constriñen porque el sistema nervioso simpático y la epinefrina de las glándulas suprarrenales estimuló el músculo liso de sus paredes para contraerse. Esto redirige la sangre lejos de la piel y hacia los músculos, donde puede necesitarse para acción vigorosa.

En clima extremadamente frío, los dedos de manos y pies pueden congelarse porque el sistema nervioso simpático hace que



► **FIGURA 33-14 El sistema circulatorio humano** Las arterias (enfatisadas en el lado derecho de la persona) llevan sangre desde el corazón, y las venas (enfatisadas en el lado izquierdo de la persona) llevan sangre hacia el corazón. Todas las arterias, excepto la pulmonar, llevan sangre oxigenada, y todas las venas, excepto las pulmonares, llevan sangre pobre en oxígeno. Los microscópicos capilares pulmonares se muestran enormemente agrandados.



▲ **FIGURA 33-15 Estructuras e interconexiones de los vasos sanguíneos** Arterias y arteriolas son más musculosas que venas y vénulas. La sangre oxigenada se mueve desde arterias y arteriolas hacia los capilares. Las paredes capilares tienen sólo una célula de grosor, lo que les permite intercambiar gases y nutrientes con sus alrededores.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Los vasos, según el código de color que se muestra aquí, podrían ser parte de la circulación hacia los pulmones? ¿Por qué sí o por qué no?

se constriñan las arteriolas que suministran sangre hacia las extremidades. Esto deriva sangre hacia órganos vitales, como el corazón y el cerebro, que no pueden funcionar adecuadamente si su temperatura cae. Al minimizar el flujo de sangre hacia las extremidades que radian calor, el cuerpo conserva calor. En un caluroso día de verano, en contraste, te sonrojas conforme las arteriolas en la piel se expanden y entregan más sangre a los capilares de la piel. Esto permite al cuerpo disipar el exceso de calor hacia el aire exterior, lo que ayuda a reducir la temperatura corporal.

Los capilares permiten el intercambio de nutrientes y desechos

Elaboradas redes de **capilares** mucho más pequeños reciben sangre de las arteriolas (véase la Fig. 33-15, medio). Los capilares, cuyas paredes tienen sólo una célula de grosor, son los únicos vasos que permiten que células corporales individuales intercambien nutrientes y desechos con la sangre mediante difusión. En contraste, los vasos más grandes están adaptados para conducir



Reparación de corazones rotos

La *enfermedad cardiovascular* (ECV; trastornos del corazón y los vasos sanguíneos) es la principal causa de muerte en Estados Unidos. De acuerdo con la American Heart Association (Asociación Estadounidense del Corazón), la ECV es responsable de alrededor de una de cada tres muertes anuales en Estados Unidos, una pérdida de más o menos 800 mil vidas, y no es de sorprender. El corazón debe contraerse vigorosamente más de 2.5 mil millones de veces durante una vida promedio sin detenerse a descansar una sola vez, lo que fuerza a la sangre a través de una extensa red de vasos. Puesto que el corazón puede debilitarse o los vasos pueden estrecharse, bloquearse o romperse, el sistema cardiovascular es un candidato privilegiado para mal funcionamiento.

La aterosclerosis obstruye las arterias

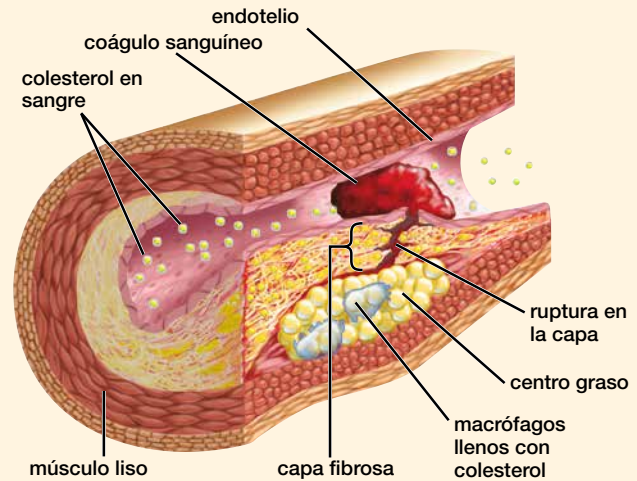
La **aterosclerosis** (del griego que significa “plasta dura”) es causada por depósitos, llamados **placas**, dentro de las paredes arteriales. Estos depósitos hacen que las paredes de las arterias se engruesen y pierdan su elasticidad. Ellas tienden a formarse en personas con altos niveles de colesterol “malo” y bajos niveles de colesterol “bueno”. ¿Cuál es la diferencia entre las dos formas?

El colesterol se transporta a través del torrente sanguíneo en dos tipos de paquetes llamados *lipoproteína de baja densidad* (LDL; con frecuencia llamado colesterol “bueno”) y *lipoproteína de alta densidad* (HDL; con frecuencia llamado colesterol “malo”). Tanto LDL como HDL constan de colesterol rodeado por una cubierta de proteínas y fosfolípidos que lo vuelven soluble en el plasma acuoso. Sus moléculas de colesterol son iguales, pero sus proteínas predominantes difieren, y el LDL tiene menos proteína total en sus cubiertas que el HDL. El LDL lleva colesterol desde el hígado hacia las células corporales, incluidas las células de las paredes arteriales, donde puede contribuir a las placas. El HDL transporta colesterol hacia el hígado, lo que en consecuencia lo remueve del torrente sanguíneo y reduce los niveles globales de colesterol en sangre.

La formación de placa con frecuencia se inicia por daño menor al endotelio que recubre una arteria. El endotelio dañado atrae macrófagos, que buscan bajo él e ingieren grandes cantidades de colesterol LDL y otros lípidos (**FIG. E33-1**). Los cuerpos hinchados de estos macrófagos contribuyen a un creciente centro graso de placa. Mientras tanto, células de músculo liso bajo el endotelio migran hacia el centro, absorben más grasa y colesterol, y se agregan a la placa. También producen proteínas que forman una capa fibrosa que cubre el centro graso.

Conforme la placa crece, su capa fibrosa puede romperse, lo que expone factores que promueven coágulo dentro de la placa. Entonces se forma un coágulo sanguíneo, que obstruye aún más la arteria. El coágulo puede bloquear por completo la arteria (véase Fig. E33-1), o puede desprenderse y ser transportado en la sangre hasta que bloquea una parte más estrecha de la arteria. Los coágulos arteriales son responsables de las consecuencias más serias de la aterosclerosis: ataques cardíacos e ictus.

Un **ataque cardíaco** ocurre si una *arteria coronaria*, que suministra sangre al músculo cardíaco, se bloquea. Esto priva al músculo cardíaco de la sangre y el oxígeno que transporta, lo que conduce a la muerte de algunas células del músculo cardíaco. Si un área suficientemente grande del músculo cardíaco muere, el corazón se detiene. Aunque los ataques cardíacos son la principal causa de muerte por



▲ **FIGURA E33-1** La placa obstruye una arteria. Compara esta arteria con la que se muestra en la Figura 33-15. Los depósitos amarillos dentro de esta arteria forman una placa. Si la capa fibrosa se rompe (como se ilustra aquí), se forma un coágulo sanguíneo, que obstruye la arteria.

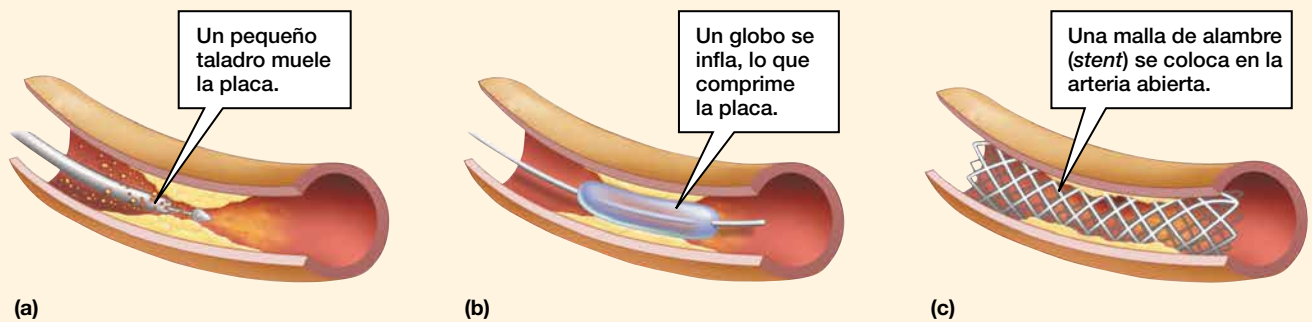
aterosclerosis, esta enfermedad hace que placas y coágulos se formen también en arterias distintas a la arteria coronaria. Un **ictus**, en ocasiones llamado “ataque cerebral”, es la muerte de células cerebrales por la falta de oxígeno cuando su suministro de sangre es interrumpido por un coágulo o la ruptura de un vaso. Dependiendo de la extensión y ubicación del daño cerebral, los ictus pueden ser mortales, y los sobrevivientes de ictus pueden sufrir problemas neurológicos, incluidos parálisis parcial; dificultad para recordar, comunicarse o aprender; cambios de estado de ánimo, o cambios de personalidad.

Cuando golpea un ataque cardíaco o ictus, el tratamiento rápido puede minimizar el daño y aumentar significativamente las posibilidades de supervivencia de la víctima. Los coágulos sanguíneos pueden disolverse al inyectar una proteína especial que rompe coágulos; este tratamiento funciona mejor si se administra pocas horas después de que ocurra el ataque.

Tratamiento de la aterosclerosis

La aterosclerosis es promovida por presión arterial alta, tabaquismo, obesidad, diabetes, falta de ejercicio, predisposición genética y altos niveles de colesterol LDL en sangre. El tratamiento de la aterosclerosis incluye cambios en dieta y estilo de vida, pero si esto falla, pueden prescribirse medicamentos para reducir el colesterol. Si una persona ha tenido un ataque cardíaco o sufre de **angina**, que es dolor en el pecho causado por flujo sanguíneo insuficiente al corazón, puede ser candidata para cirugía que ensanche o rodee (*bypass*) la arteria obstruida.

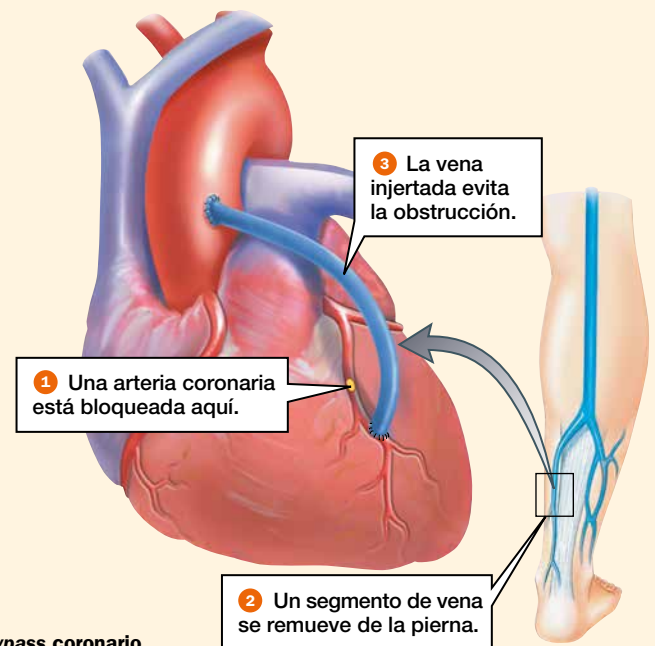
Angioplastia se refiere a las técnicas que ensanchan las arterias coronarias obstruidas (**FIG. E33-2**). Un médico canaliza un tubo flexible a través de una arteria en la parte superior de una pierna o brazo y lo guía hacia la arteria obstruida. El tubo puede estar equipado con un pequeño mandril para taladrar, que corta la placa en trozos microscópicos que se trasladan en la sangre (**FIG. E33-2a**), o puede tener un pequeño globo en su punta, que se



► **FIGURA E33-2 La angioplastia destapa arterias** Una arteria estrecha puede abrirse (a) al taladrar la placa o (b) al inflar un pequeño globo interior. (c) Después de la angioplastia, con frecuencia se inserta una malla metálica (stent) para mantener la abertura.

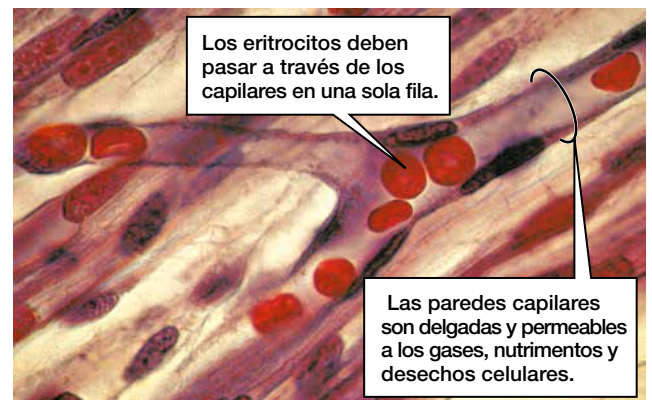
infla para comprimir la placa (FIG. E33-2b). Después del procedimiento, los médicos pueden insertar un tubo de malla de alambre, llamado *stent*, en la arteria para ayudarla a abrirse (FIG. E33-2c). En casos más severos, puede realizarse una cirugía de *bypass* coronario. Esta operación rodea las arterias coronarias obstruidas con segmentos de arteria tomadas del antebrazo del paciente o con segmentos de vena de la pierna del paciente (FIG. E33-3).

EVALÚA ESTO Mientras Aletha se quemaba las pestañas para los finales, su madre la llamó para decirle que su padre, Bill, quien había tenido presión arterial alta y era moderadamente obeso y sedentario, pero de otro modo saludable, fue llevado a la sala de emergencia y luego colocado en cuidado intensivo. Primero se quejó de un severo dolor de cabeza, después, durante las siguientes horas, tenía dificultades para hablar y un lado de su cuerpo se adormeció y debilitó. ¿Cuál es la probable causa de los síntomas de Bill? Explica tu razonamiento.



► **FIGURA E33-3 Cirugía de bypass coronario**

sangre en lugar de sustancias de intercambio, y sus paredes multicapas son relativamente impermeables. Los capilares son tan estrechos (de unos 10 micrómetros de diámetro) que los eritrocitos deben pasar a través de ellos en una sola fila (FIG. 33-16). Además, los capilares son tan numerosos que la mayoría de las células corporales no están a más de 100 micrómetros (más o menos el grosor de cuatro páginas de este libro) de un capilar, lo que permite la difusión para intercambiar de manera efectiva las sustancias disueltas. Una estimación reciente coloca el número total de células del cuerpo en un aproximado de 37 billones. Suministrar a todas estas células requiere de más o menos 96 500 kilómetros de capilares, suficientes para dar la vuelta a la Tierra más de dos veces. La tasa de flujo sanguíneo cae de manera considerable conforme la sangre se mueve a través de esta estrecha y larga red capilar, lo que permite más tiempo para que ocurra la difusión.



► **FIGURA 33-16 Los eritrocitos viajan en una sola fila a través de un capilar**

Las sustancias toman varias rutas a través de las delgadas paredes capilares. Todo debe pasar a través del **fluido intersticial** que actúa como intermediario entre las células corporales y la sangre capilar. Gases, agua, hormonas solubles en lípido y ácidos grasos pueden difundirse directamente a través de las membranas celulares capilares hacia el fluido intersticial. Algunas pequeñas proteínas se transportan a través del endotelio en vesículas. Pequeños nutrimentos solubles en agua, como sales, glucosa y aminoácidos, entran al fluido intersticial a través de espacios estrechos entre células capilares adyacentes. Los leucocitos también pueden fluir a través de estas fisuras para engullir partículas extrañas. Las proteínas grandes, como albúmina, eritrocitos y plaquetas, permanecen dentro de los capilares.

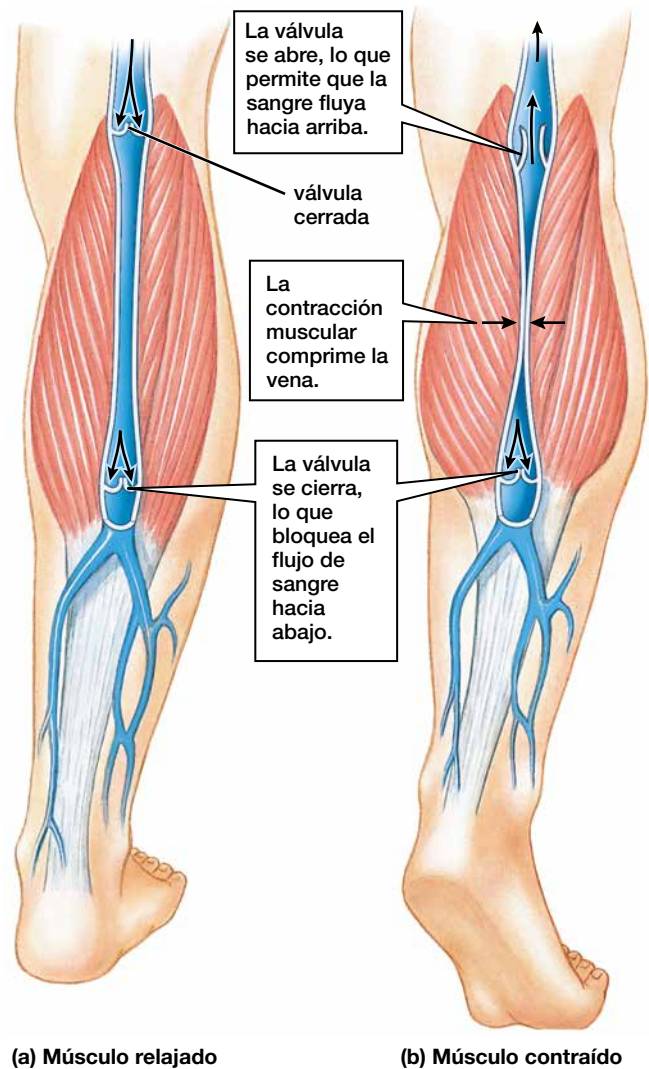
La presión relativamente alta dentro de los capilares que se ramifican directo desde las arteriolas hacen que grandes cantidades de fluido fuguen a través de las paredes capilares. La presión dentro de los capilares cae entonces conforme la sangre viaja hacia las vénulas (véase la Fig. 33-15). La alta presión osmótica de la sangre dentro de los capilares (debida sobre todo a proteína albúmina) extrae algo de agua de vuelta a los vasos mediante ósmosis conforme la sangre se aproxima al extremo venoso de los capilares. Conforme el agua se mueve hacia los capilares, lo que diluye la sangre, sustancias disueltas en el fluido intersticial se difunden de vuelta en los capilares a lo largo de sus gradientes de concentración. Por ende, aproximadamente 85% del fluido que sale de las redes capilares que se ramifica desde las arteriolas se restaura al torrente sanguíneo en el lado venoso de cada red capilar. Como aprenderás más tarde en este capítulo, el sistema linfático regresa a la sangre el restante fluido intersticial en exceso.

Antes aprendiste que las arteriolas controlan la entrega de sangre a los capilares, pero el flujo de sangre a través de los capilares también se regula mediante pequeños anillos de músculo liso llamados **esfínteres precapilares**, que rodean las uniones entre arteriolas y capilares (véase la Fig. 33-15). Estos anillos abren y cierran en respuesta a cambios químicos locales. Por ejemplo, la acumulación de dióxido de carbono, ácido láctico u otros desechos celulares señala la necesidad de aumentar el flujo sanguíneo para llevar oxígeno a los tejidos. Estas señales hacen que los esfínteres precapilares y los músculos en las arteriolas cercanas se relajen, lo que permite que más sangre fluya a través de los capilares.

Venas y vénulas llevan sangre de vuelta al corazón

Después de recoger dióxido de carbono y otros desechos de las células, la sangre capilar fluye hacia vasos más grandes llamados **vénulas**, que se vacían en venas todavía más grandes (véase la Fig. 33-15, derecha). Las venas proporcionan una ruta de baja resistencia que conduce sangre de vuelta hacia el corazón. Las paredes de las venas son más gruesas y se expanden con más facilidad que las de las arterias, sobre todo porque contienen mucho menos músculo liso. El diámetro interno de las venas en general también es mayor que el de las arterias. Cuando las venas se comprimen, como ocurre cuando se contraen músculos esqueléticos cercanos, las válvulas unidireccionales evitan que la sangre fluya hacia el corazón (**FIG. 33-17**).

Cuando las personas se sientan o ponen de pie, la presión de la sangre venosa es muy baja para regresar toda la sangre al corazón desde las partes inferiores del cuerpo como pies y piernas sin algo de ayuda de los músculos esqueléticos. Los cambios en presión interna causados por la respiración, así como el



▲ **FIGURA 33-17** Las válvulas dirigen el flujo de sangre en las venas A un músculo específico en la pantorrilla a veces se le refiere como “segundo corazón” por su papel en forzar hacia arriba la sangre venosa.

alargamiento en el diámetro de los músculos esqueléticos conforme se contraen durante los movimientos y ejercicios diarios normales, oprimen las venas cercanas, lo que fuerza la sangre a través de sus válvulas unidireccionales hacia el corazón (véase la Fig. 33-17). El sentarse o estar de pie durante periodos prolongados puede hacer que los tobillos se hinchen porque sin contracciones musculares para comprimir las venas, la sangre venosa tiende a juntarse en la parte inferior de las piernas. Esta acumulación puede conducir a venas varicosas, en las cuales las venas justo abajo de la piel quedan permanentemente hinchadas con sangre porque sus válvulas se estiraron y debilitaron por la sangre acumulada.

Si la presión arterial cae (por ejemplo, después de un sangrado intenso) las venas pueden ayudar a restaurarla. En tales casos, el sistema nervioso simpático estimula la contracción de los músculos lisos en las paredes de las venas (y arterias). Esto reduce el volumen interno de los vasos y eleva la presión arterial.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir y comparar las estructuras de arterias, arteriolas, capilares, vénulas y venas?
- explicar las funciones de cada uno de estos tipos de vasos sanguíneos?
- describir cómo se controla la distribución del flujo sanguíneo?

33.5 ¿CÓMO FUNCIONA EL SISTEMA LINFÁTICO CON EL SISTEMA CIRCULATORIO?

El **sistema linfático** incluye los órganos linfáticos así como un extenso sistema de vasos linfáticos, que con el tiempo alimentan el sistema circulatorio (FIG. 33-18). Este sistema orgánico realiza las siguientes funciones:

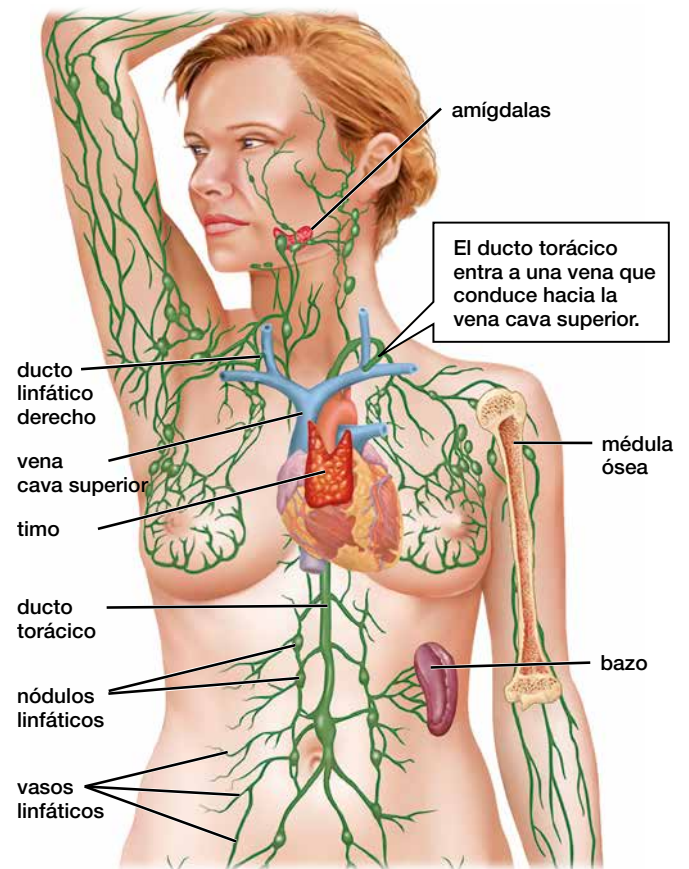
- Regresa el fluido intersticial en exceso hacia el torrente sanguíneo.
- Transporta grasas desde el intestino delgado hacia el torrente sanguíneo.
- Filtra las células sanguíneas viejas y otros detritos de la sangre.
- Defiende el cuerpo al exponer bacterias y virus a linfocitos y macrófagos.

En las siguientes secciones se enfatizarán las tres primeras funciones, en las que el sistema linfático funciona íntimamente con el sistema circulatorio (el papel del sistema linfático en la defensa del cuerpo se cubre en el Capítulo 37).

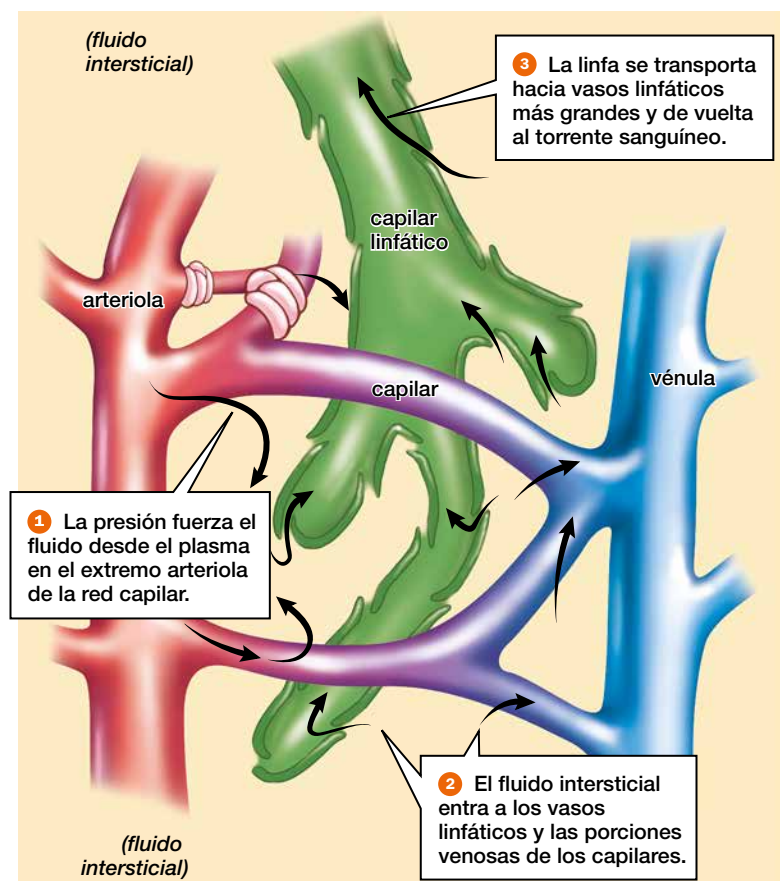
Los vasos linfáticos son parecidos a los capilares y las venas del sistema circulatorio

Los vasos linfáticos más pequeños, llamados **capilares linfáticos**, parecen capilares sanguíneos en que se ramifican ampliamente a lo largo del cuerpo y sus paredes miden una célula de grosor. Sin embargo, los capilares linfáticos son mucho más permeables que los capilares sanguíneos y están ausentes en hueso y el sistema nervioso central. A diferencia de los capilares sanguíneos, que forman una red continua interconectada, los capilares linfáticos “terminan” en el fluido intersticial que rodea las células corporales (FIG. 33-19). El fluido intersticial fluye hacia los capilares linfáticos; una vez dentro de los capilares linfáticos, este fluido se llama **linfa**.

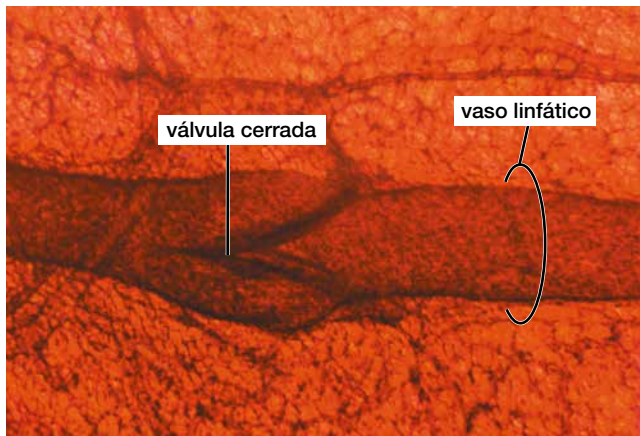
Desde los capilares linfáticos, la linfa se canaliza hacia vasos linfáticos cada vez más grandes, que se parecen a las venas del sistema circulatorio en que ambas tienen paredes similares y poseen válvulas unidireccionales que controlan la dirección de movimiento del fluido



▲ FIGURA 33-18 El sistema linfático humano



► FIGURA 33-19 Estructura capilar linfática Los capilares linfáticos terminan en los tejidos corporales. Ahí, la presión de la acumulación del fluido intersticial que fluye desde los capilares fuerza el fluido hacia los capilares linfáticos así como de vuelta hacia el lado venoso de la red capilar.



▲ **FIGURA 33-20 Una válvula en un vaso linfático** Los vasos linfáticos (como las venas sanguíneas) tienen válvulas unidireccionales internas que dirigen el flujo de linfa hacia los ductos linfáticos grandes hacia los cuales vacían.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿En cuál dirección fluye la linfa en este vaso?

(FIG. 33-20). Conforme se llenan los vasos linfáticos más grandes, el estiramiento estimula contracciones de músculos lisos en sus paredes, lo que bombea la linfa hacia el corazón. Al igual que con las venas, más impulsos para que la linfa fluya a través de los vasos linfáticos provienen de los cambios de presión internos causados por la respiración y la contracción de músculos esqueléticos cercanos durante el ejercicio.

El sistema linfático regresa fluido intersticial a la sangre

Como se describió antes, se intercambian sustancias disueltas entre los capilares y las células corporales vía fluido intersticial. Este fluido se filtra del plasma sanguíneo a través de las paredes capilares mediante presión arterial normal. En una persona promedio, cada día, los capilares sanguíneos filtran alrededor de tres a cuatro litros de fluido intersticial que reabsorben. Una función del sistema linfático es regresar este exceso de fluido a la sangre.

Conforme el fluido intersticial se acumula alrededor de las células corporales, el aumento de presión lo fuerza a través de aberturas como solapas entre las células de las paredes capilares linfáticas. Al actuar como puertas unidireccionales, estas válvulas permiten que las sustancias entren, mas no que salgan, de los capilares linfáticos. El sistema linfático transporta este fluido intersticial, llamado linfa dado que entra a los vasos linfáticos, de vuelta al sistema circulatorio. Los vasos linfáticos vacían en el ducto torácico o el ducto linfático derecho (véase Fig. 33-18). Estos ductos descargan la linfa, en venas grandes cerca de la base del cuello, que se fusionan en la vena cava superior, la cual entra al corazón. La importancia del sistema linfático para regresar fluido al torrente sanguíneo se ilustra con la elefantiasis (FIG. 33-21). Esta condición deformante es causada por un nematodo parásito que infecta, cicatriza y bloquea los vasos sanguíneos, lo que les impide transportar fluido intersticial de vuelta al torrente sanguíneo.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Vivir de corazón a corazón

Una acumulación de fluido en el abdomen de Kayla era un signo seguro de que algo estaba muy mal con su corazón trasplantado. El fluido en exceso que el cuerpo de Kayla retenía en su sangre provocaba que más fluido saliera de sus capilares sanguíneos del que podían absorber sus capilares linfáticos. Durante más o menos un año antes de la cirugía, era necesario drenar el fluido del abdomen de Kayla cada una a dos semanas. Los vasos linfáticos por lo general absorben todo el fluido intersticial que sale de los capilares y regresa hacia el torrente sanguíneo. ¿Qué otras funciones realiza el sistema linfático?

El sistema linfático transporta ácidos grasos desde el intestino delgado hacia la sangre

Después de una comida grasosa, partículas que transportan grasa pueden constituir 1% de la linfa, lo que le da un color lechoso. ¿Cómo ocurre esto? El intestino delgado está ricamente suministrado con capilares linfáticos llamados *quilíferos* (véase Fig. 35-16). Después de absorber grasas digeridas, las células intestinales liberan partículas que transportan grasa en el fluido intersticial. Las partículas son muy grandes para difundirse en los capilares sanguíneos pero pueden moverse con facilidad hacia los quilíferos. El sistema linfático entrega entonces las partículas grasas a la sangre, que la lleva al corazón y los músculos esqueléticos, donde proporciona energía, y al tejido graso para almacenamiento.

Los órganos linfáticos filtran la sangre y alojan células del sistema inmunitario

Los órganos del sistema linfático (véase Fig. 33-18) incluyen médula ósea (donde se producen los linfocitos) y el **timo** (donde maduran algunos linfocitos). Los órganos linfáticos restantes (amígdalas, nódulos linfáticos y el bazo) alojan macrófagos y linfocitos que proliferan para estar preparados para montar una



▲ **FIGURA 33-21 La elefantiasis resulta de vasos linfáticos bloqueados** Cuando un gusano parásito cicatriza y bloquea vasos linfáticos, lo que evita que el fluido regrese al torrente sanguíneo, el área afectada puede hincharse de forma masiva.

respuesta inmunológica (que se describe en el Capítulo 37). Las **amígdalas** son parches de tejido linfático que hacen guardia dentro de la faringe. Junto con los vasos linfáticos, cientos de pequeñas protuberancias llamadas **nódulos linfáticos** filtran la linfa de leucocitos. El **bazo**, un órgano linfático del tamaño de un puño ubicado entre el estómago y el diafragma, filtra sangre de macrófagos y linfocitos en forma muy parecida a como los nódulos linfáticos filtran la linfa. El interior esponjoso del bazo también descompone eritrocitos y almacena sangre, que puede liberarse si un sangrado hace que el volumen sanguíneo caiga.

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Vivir de corazón a corazón

Hacia la edad de 23 años, Kayla Monteil estuvo al borde de la muerte dos veces mientras esperaba el fallecimiento de una persona compatible y la generosa donación del corazón de dicha persona por parte de sus parientes en luto. En Estados Unidos, alrededor de 25 mil personas mueren de cardiomiopatía cada año. Aproximadamente 2500 trasplantes de corazón se realizan cada año en Estados Unidos, lo que deja más de 4 mil individuos en espera de un corazón de reemplazo cada año. Alrededor 70% de los receptores de corazón donado sobreviven cinco años, y casi la mitad siguen vivos en la marca de 10 años, pero sólo 16% sobreviven 20 años, de modo que a los 23, Kayla ya había vencido las probabilidades. Este declive en sobrevivencia con el tiempo se debe sobre todo a que, a pesar de los medicamentos inmunosupresores, el cuerpo continúa un ataque inmunológico de bajo nivel sobre el órgano donado, que nunca tiene una coincidencia perfecta con el receptor a menos que el donador sea un gemelo idéntico. Además, los medicamentos inmunosupresores vuelven al paciente más susceptible a enfermedades infecciosas, cáncer y, en ocasiones, como en el caso de Kayla, daño renal.

Pero los avances en bioingeniería un día pueden reducir de forma dramática la necesidad de corazones donados y la toma de medicamentos inmunosupresores. Equipos de investigación alrededor del mundo crean moldes de corazón formados de matriz extracelular (un complejo andamiaje de fibras proteínicas que rodean las células; véase el Capítulo 4) de donde se removieron todas las células originales. La matriz puede proporcionar tanto soporte como factores de crecimiento a células madre, que proliferan y migran a través de sus canales microscópicos. En investigación preliminar, células madre de corazón humano se infundieron en un andamiaje de corazón de ratón, donde se diferenciaron en endotelio y células de músculo cardíaco, generaron contracciones espontáneas y respondieron a medicamentos. Una meta a largo plazo es crear estos andamiajes de “corazón

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo el sistema linfático regresa fluido intersticial a la sangre y por qué esto es importante?
- describir el papel del sistema linfático en la absorción de grasas de los intestinos?
- mencionar los órganos del sistema linfático y describir su papel en la filtración de sangre?

► **FIGURA 33-22 ¿Un corazón fantasma?** La matriz extracelular del corazón de un cerdo, que es similar en tamaño al corazón humano, algún día puede proporcionar el andamiaje para células humanas, para crear un corazón donado personalizado.

fantasma” a partir de corazones de cerdo (**FIG. 33-22**) y luego sembrarlos con células madre cardiovasculares del receptor del trasplante para crear un corazón personalizado. ¿Esto será posible en algún momento cercano? No. Pero con buena fortuna Kayla puede beneficiarse de esta investigación si su segundo corazón donado falla con el tiempo.

©Texas Heart Institute
www.texasheart.org



CONSIDERA ESTO Kelly Muzzi, una estudiante de 20 años de edad en Bennington College, murió de manera trágica cuando, mientras ensayaba para una obra de teatro, cayó a través de una ventana hacia un patio seis metros abajo. Sus devastados padres tomaron la decisión de donar sus órganos. Su corazón salvó a un paciente con insuficiencia cardíaca, su hígado y un riñón juntos salvaron a otro receptor, mientras que su segundo riñón y páncreas salvaron a un tercero. La decisión de los padres se reafirmó cuando más tarde encontraron la licencia de conducir de Kelly y vieron que ella se había declarado como donadora de órganos. ¿Tú portas una tarjeta de donador de órganos? ¿Darás ahora este paso? Si tú o alguien de tus amigos eligió no convertirse en donador, explica el razonamiento detrás de esta decisión.

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

33.1 ¿Cuáles son las principales características y funciones de los sistemas circulatorios?

Los sistemas circulatorios transportan sangre rica en nutrientes disueltos y oxígeno cerca de cada célula, lo que libera nutrientes y absorbe

desechos. Todos los sistemas circulatorios tienen tres partes principales: uno o más corazones que bombean sangre, la sangre en sí, y un sistema de vasos sanguíneos. En los sistemas circulatorios abiertos, que se encuentran en la mayoría de los invertebrados, el corazón bombea la hemolinfa hacia un hemocele, donde la hemolinfa baña directamente los órganos internos. Algunos invertebrados y todos los vertebrados tienen sistemas circulatorios cerrados, en los que la sangre está confinada al corazón y los vasos sanguíneos. Los sistemas circulatorios vertebrados transportan gases, hormonas, nutrientes y desechos; ellos ayudan a regular la temperatura corporal y a defender el cuerpo contra la pérdida de sangre y enfermedad.

33.2 ¿Cómo funciona el corazón de los vertebrados?

El corazón vertebrado evolucionó desde dos cámaras en los peces a tres en los anfibios y algunos reptiles, hasta cuatro en aves, codrilos y mamíferos. En el corazón de cuatro cámaras, la sangre se bombea primero hacia los pulmones y después hacia el resto del cuerpo. El corazón también mantiene completa separación de sangre oxigenada y sangre pobre en oxígeno. La sangre pobre en oxígeno se recolecta del cuerpo en la aurícula derecha y luego pasa hacia el ventrículo derecho, que lo bombea hacia los pulmones. La sangre oxigenada de los pulmones entra a la aurícula izquierda, pasa hacia el ventrículo izquierdo y se bombea hacia el resto del cuerpo.

Las células del músculo cardíaco son pequeñas, ramificadas y conectadas mediante discos intercalados. El ciclo cardíaco consta de contracción auricular seguida por contracción ventricular. La dirección del flujo de sangre se mantiene mediante válvulas dentro del corazón. Las contracciones del corazón inician por el nódulo sinoauricular, el marcapasos del corazón, y son coordinadas por el nódulo auriculoventricular, el haz AV, y las fibras de Purkinje. El ritmo cardíaco puede modificarse por el sistema nervioso y por hormonas como epinefrina.

33.3 ¿Qué es la sangre?

La sangre está compuesta de plasma fluido y componentes derivados de células (Tabla 33-1). El plasma consta de agua que contiene proteínas, hormonas, nutrientes, gases y desechos. Las células sanguíneas rojas, o eritrocitos, están empacadas con hemoglobina, que transporta oxígeno. Su cantidad se regula mediante la hormona eritropoyetina. Existen cinco tipos de células sanguíneas blancas, o leucocitos, que combaten infecciones. Las plaquetas, que son fragmentos de megacariocitos, son importantes para la coagulación sanguínea.

33.4 ¿Cuáles son los tipos y funciones de los vasos sanguíneos?

La sangre que sale del corazón viaja a través de arterias, arteriolas, capilares, vénulas, venas y luego de vuelta al corazón. Cada vaso está especializado para su papel. Arterias musculares elásticas conducen sangre desde el corazón y se dirigen hacia arteriolas más pequeñas que se vacían en los capilares. La distribución de sangre es regulada por la constricción y dilatación de arteriolas por el sistema nervioso simpático y por factores locales, como la cantidad de dióxido de carbono en los tejidos. Factores locales también regulan los esfínteres precapilares, que controlan el flujo de sangre hacia los capilares. Los capilares de pared delgada y microscópicamente estrechos permiten el intercambio de materiales entre las células corporales y la sangre. Vénulas y venas proporcionan una ruta de baja resistencia de vuelta al corazón, con válvulas unidireccionales que mantienen la dirección del flujo sanguíneo.

33.5 ¿Cómo funciona el sistema linfático con el sistema circulatorio?

El sistema linfático humano consta de vasos linfáticos y los órganos linfáticos, que son la médula ósea, el timo, las amígdalas, los nódulos linfáticos y el bazo. El sistema linfático remueve el fluido intersticial en exceso que sale a través de las paredes capilares sanguíneas y la entrega de vuelta al sistema circulatorio. Transporta grasas al torrente sanguíneo desde el intestino delgado. Filtra detritos desde la sangre y combate infecciones al proporcionar sitios donde los linfocitos pueden madurar, proliferar y montar una respuesta inmunológica.

Términos clave

amígdala 637	linfa 635
angina 632	médula ósea 627
arteria 622	músculo cardíaco 623
arteriola 630	nódulo auriculoventricular (AV) 625
ataque cardíaco 632	nódulo linfático 637
aterosclerosis 632	nódulo sinoauricular (SA) 625
aurícula 621	placa 632
bazo 637	plaqueta 628
capilar 631	plasma 626
capilar linfático 635	presión diastólica 624
ciclo cardíaco 624	presión sistólica 624
circuito pulmonar 621	ritmo cardíaco 624
circuito sistémico 621	sangre 620
circulación doble 621	sistema circulatorio abierto 620
coagulación sanguínea 629	sistema circulatorio cerrado 620
corazón 620	sistema linfático 635
disco intercalado 634	timo 636
eritrocito 627	trombina 629
eritropoyetina 628	válvula auriculoventricular 622
esfínter precapilar 634	válvula semilunar 622
fibrilación 626	vaso sanguíneo 620
fibrina 629	vena 622
fluido intersticial 634	ventrículo 621
hemocele 620	vénula 634
hemoglobina 627	
hemolinfa 620	
hipertensión 624	
ictus 632	
leucocito 628	

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- ¿Cuál de las siguientes listas menciona las capas de las paredes de arterias y venas de adentro hacia afuera?
 - Endotelio, tejido conectivo, músculo liso
 - Endotelio, músculo liso, tejido conectivo
 - Músculo liso, tejido conectivo, endotelio
 - Tejido conectivo, músculo liso, endotelio
- ¿Cuál de las siguientes afirmaciones es verdadera?
 - El diámetro de las arteriolas está controlado por nervios, hormonas y químicos de tejidos cercanos.
 - El sistema nervioso simpático produce constricción de arteriolas en condiciones calurosas.
 - Los esfínteres precapilares están controlados por el sistema nervioso.
 - En respuesta a grandes pérdidas de sangre, venas y arterias aumentan su diámetro.
- ¿Cuál de los siguientes no es una función del sistema linfático?
 - Transporte de azúcar desde el intestino delgado hacia el torrente sanguíneo
 - Filtración de células sanguíneas viejas y otros detritos de la sangre
 - Defensa del cuerpo al exponer organismos patógenos a los leucocitos
 - Regreso de fluido intersticial en exceso a la sangre

4. ¿Cuál de las siguientes listas menciona con precisión el flujo de sangre desde los capilares pulmonares hacia la aorta?
 - a. Capilares pulmonares, vena pulmonar, aurícula derecha, ventrículo derecho, aorta
 - b. Capilares pulmonares, arteria pulmonar, aurícula izquierda, ventrículo izquierdo, aorta
 - c. Capilares pulmonares, vena pulmonar, aurícula izquierda, ventrículo izquierdo, aorta
 - d. Capilares pulmonares, vena cava, aurícula izquierda, ventrículo izquierdo, aorta
5. ¿Cuál de las siguientes expresiones acerca de la presión sanguínea es cierta?
 - a. Si es muy alta, puede contribuir a aterosclerosis.
 - b. Se registra como presión diastólica sobre sistólica.
 - c. La presión diastólica se registra durante las contracciones ventriculares.
 - d. Con frecuencia se mide al comprimir una vena en el brazo.

Llena los espacios

1. Los animales con sistemas circulatorios abiertos utilizan un fluido llamado _____ que atiende la función tanto de sangre como de fluido _____. Este fluido pasa entre cámaras en el cuerpo que de manera colectiva se llaman _____.
2. Llena los espacios con la cámara cardíaca apropiada, incluido en lado donde se encuentra. Recibe sangre del cuerpo: _____; tiene la pared más gruesa: _____; contiene el nódulo SA: _____; bombea sangre hacia los pulmones: _____; bombea sangre hacia la aorta: _____.
3. El marcapasos del corazón se llama (término completo) _____. El marcapasos está compuesto de _____ especializados. El marcapasos primero envía impulsos que estimulan la contracción de ambos _____. El (término completo) _____ introduce una demora en la transmisión de las señales del marcapasos en los ventrículos. Las señales se conducen desde este nódulo directamente hacia fibras llamadas _____. Si el marcapasos pierde control de las contracciones cardíacas, puede ocurrir el temblor ineficaz del músculo cardíaco, llamado _____.
4. Llena los espacios con el tipo de vaso sanguíneo adecuado. Permiten el intercambio de desechos y nutrientes entre la sangre y las células corporales: _____; tienen las paredes más gruesas: _____; transportan sangre hacia el corazón: _____; recibe sangre de los capilares: _____; entrega sangre a los capilares: _____; transporta sangre lejos del corazón: _____.
5. Durante la formación de coágulos, las células dañadas activan fragmentos celulares llamados _____. Estos fragmentos celulares liberan químicos que permiten la producción de la enzima _____. Esta enzima cataliza la conversión de una proteína sanguínea llamada _____ en hebras de _____, que crean una armazón para el coágulo.
6. Llena los espacios con el componente sanguíneo basado en célula apropiado, y usa el término científico. Se forma por megacariocitos: _____; existen cinco tipos de ellos: _____; transporta oxígeno: _____; incluye macrófagos: _____; carece de núcleo: _____; combate infecciones y enfermedades: _____; contiene hemoglobina: _____.
7. La linfa es _____ que entró a vasos linfáticos. El sistema linfático regresa fluido en exceso que salió de _____ hacia el sistema circulatorio. Otra función del sistema linfático es transportar _____ desde el intestino delgado. Los vasos sanguíneos tienen _____ que mantiene la linfa fluyendo en la dirección adecuada. El órgano linfático que filtra sangre es _____.

Preguntas de repaso

1. Menciona las principales estructuras de todos los sistemas circulatorios y las funciones específicas de los sistemas circulatorios vertebrados.
2. Describe y compara las características de los sistemas circulatorios abierto y cerrado; incluye los grupos animales donde se encuentran y algunas ventajas y desventajas de cada uno.
3. Explica cómo funcionan los corazones vertebrados de dos y tres cámaras y en cuáles grupos animales se encuentran.
4. Explica la estructura del músculo cardíaco y cómo ayuda a producir contracción coordinada en cada cámara cardíaca.
5. Menciona los tres componentes de la sangre basados en célula y describe la estructura y principales funciones de cada uno.
6. Explica la secuencia de eventos que producen el latido del corazón mamífero, incluidos los nombres de las estructuras involucradas.
7. Describe venas, capilares y arterias, y apunta sus semejanzas y diferencias.
8. Distingue entre plasma sanguíneo, fluido intersticial y linfa.
9. Describe el ciclo cardíaco y relaciona las contracciones de aurículas y ventrículos con las dos lecturas tomadas durante la medición de la presión arterial.
10. Menciona los componentes del sistema linfático y describe tres funciones importantes de este sistema.
11. Explica cómo el sistema nervioso simpático influye la distribución de la sangre y la presión arterial.
12. Describe cómo se regula la cantidad de eritrocitos mediante un sistema de realimentación negativa.
13. ¿En qué se parecen venas y vasos linfáticos? ¿En qué son diferentes?

Aplicación de conceptos

1. Además de separar por completo la sangre oxigenada de la pobre en oxígeno, ¿qué ventaja principal existe para el corazón de cuatro cámaras con sus dos bombas separadas?
2. Si consideras la prevalencia de las enfermedades cardiovasculares y los costos cada vez más altos para tratarlas, ciertos tratamientos pueden no estar disponibles para todos los que los necesitan. ¿Qué factores tomarías en cuenta si tuvieras que racionalizar los procedimientos cardiovasculares, como los trasplantes de corazón o las cirugías de *bypass*?

34

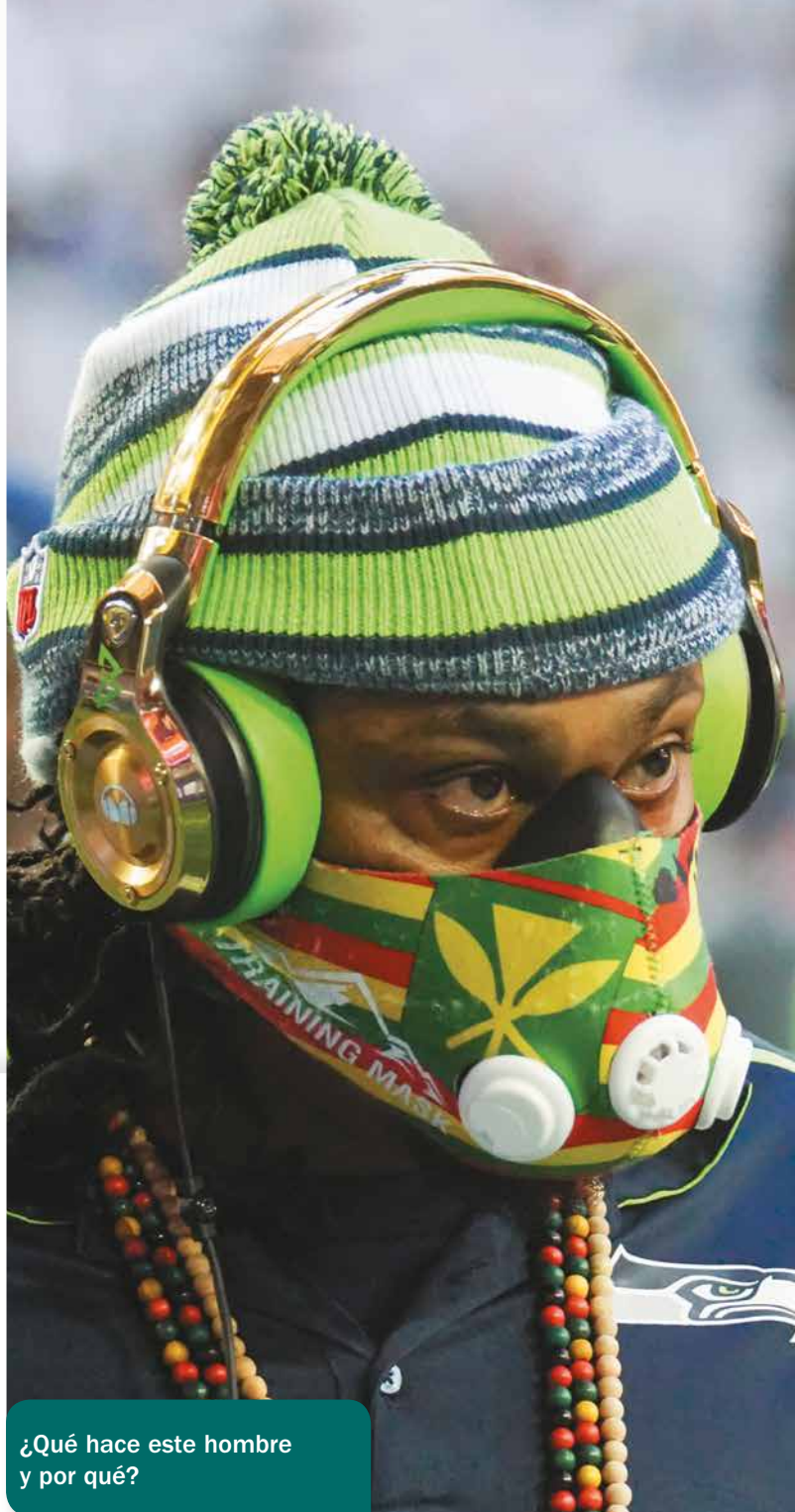
RESPIRACIÓN

ESTUDIO DE CASO

Esforzarse para respirar, con alto riesgo

DURANTE UNA ENTREVISTA TELEVISADA en enero de 2013, el siete veces ganador del Tour de Francia, Lance Armstrong, admitió décadas de engaños. El mundo del ciclismo estaba impactado por las noticias de que de manera ilegal se había transfundido su propia sangre y también tomado eritropoyetina (EPO) sintética para adquirir más eritrocitos. Negando alegatos de dopaje sanguíneo ilegal en una entrevista anterior, Armstrong afirmó: “Sobreviví al cáncer; ¿por qué tomaría drogas? ¿Por qué me haría eso?”

¿Por qué, ciertamente? En los deportes de élite, meras fracciones de segundo pueden separar a ganadores de perdedores, y cualquier cosa que aumente el aporte de oxígeno a los músculos que trabajan duro ofrece una ventaja competitiva. Algunos atletas, como Armstrong, hacen trampa en su camino hacia la cima con el uso de drogas u otros métodos. Otros atletas profesionales de resistencia intentan ganar de forma legal esta ventaja al vivir o entrenar a grandes alturas, donde la presión atmosférica es más baja y cada bocanada de aire contiene menos moléculas de oxígeno. Esto estimula cambios adaptativos en los cuerpos de los atletas, lo que permite que sus sistemas circulatorio y respiratorio entreguen oxígeno a sus músculos de manera más eficiente. ¿Y qué hay de los atletas que no pueden viajar a grandes alturas para vivir o entrenar? Quienes viven a baja altura y buscan las ventajas de las grandes alturas pueden dormir en tiendas de altitud y respirar aire con un contenido reducido de oxígeno. Las máscaras de entrenamiento de altitud (que aquí usa Marshawn Lynch de los Seattle Seahawks antes de un juego)



¿Qué hace este hombre y por qué?

también se han vuelto populares entre los deportistas serios que esperan lograr los beneficios del ejercicio de altura.

Conforme los atletas de élite se esfuerzan por ganar una ventaja instantánea, millones de personas a veces luchan para obtener la cantidad mínima de oxígeno que necesitan para permanecer vivas. Las personas con apnea del sueño, bronquitis crónica, enfisema, asma o fibrosis quística (véase el Capítulo 13) no pueden dar por sentada la respiración normal. ¿Cuál es la secuencia de eventos durante la respiración? ¿Cómo interfieren los trastornos respiratorios con estos procesos? Considera estas preguntas mientras exploras el sistema respiratorio y luego revisa el tema del ejercicio de entrenamiento a grandes alturas.

DE UN VISTAZO

34.1 ¿Por qué intercambiar gases y cuáles son los requisitos para el intercambio de gases?

34.2 ¿Cómo las adaptaciones respiratorias minimizan las distancias de difusión?

34.3 ¿Cómo se lleva aire a través del sistema respiratorio humano?

34.4 ¿Cómo ocurre el intercambio de gases en el sistema respiratorio humano?

34.1 ¿POR QUÉ INTERCAMBIAR GASES Y CUÁLES SON LOS REQUISITOS PARA EL INTERCAMBIO DE GASES?

¡Tarde otra vez! Subes corriendo dos tramos de escaleras hasta tu salón y tus pantorrillas te queman. (Mientras recuerdas el Capítulo 8, piensas: “¡Ajá! Esto es ácido láctico acumulado... mis células musculares usan fermentación porque no obtienen suficiente oxígeno para la respiración celular”.). Conforme te deslizas en tu asiento, jadeando de manera silenciosa y sintiendo que tu corazón te golpea, la incomodidad desaparece. Menos esfuerzo junto con respiración rápida aseguran que ahora esté disponible oxígeno adecuado (O_2). Experimentas de primera mano la conexión entre respiración y generación de ATP a través de respiración celular.

El intercambio de gases sostiene la respiración celular

La respiración celular es la principal fuente de energía para todos los animales y para la mayoría de otras formas de vida sobre la Tierra. Mientras la respiración celular convierte la energía en nutrientes (como azúcar) en el ATP que suministra la energía celular, el proceso requiere un suministro constante de O_2 y genera dióxido de carbono (CO_2) como producto de desecho. La respiración orgánica, que simplemente se llamará **respiración**, es el proceso mediante el cual los organismos intercambian gases con el ambiente, toman oxígeno y liberan dióxido de carbono (CO_2), en apoyo de la respiración celular. El rápido latido de tu corazón mientras te relajas después de tu carrera te recuerda que tu sistema circulatorio funciona en estrecha armonía con tu sistema respiratorio para suministrar O_2 y remover CO_2 de cada célula de tu cuerpo.

El intercambio de gases a través de células y tejidos se apoya en la difusión

Todos los organismos que obtienen energía a través de respiración celular dependen del proceso de difusión para adquirir O_2 y eliminar CO_2 . Aunque las estructuras respiratorias animales son muy diversas, todas facilitan la difusión a través de tres adaptaciones:

- Las superficies respiratorias, incluso las que están en contacto con el aire, permanecen húmedas, porque las membranas celulares siempre están húmedas, y sólo los gases disueltos en agua pueden difundirse hacia o desde las células.
- Las superficies respiratorias son muy delgadas para minimizar las distancias de difusión.

- Las superficies respiratorias tienen un área superficial de gran tamaño como para permitir que suficiente intercambio de gases mediante difusión satisfaga las necesidades del organismo.

Durante la difusión, moléculas individuales se mueven desde áreas donde están en altas concentraciones hacia áreas de menor concentración (véase el Capítulo 5), de modo que el intercambio de gases por difusión requiere gradientes de concentración de gases. Para mantener estos gradientes, el aire o el agua donde vive un animal deben fluir por su superficie respiratoria, suministrar O_2 de manera continua y remover CO_2 . Este movimiento se llama **flujo masivo** porque las moléculas que forman el aire o agua que fluye se mueven en conjunto, “en masa”, a través de espacios relativamente grandes.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo la respiración orgánica sostiene la respiración celular?
- describir las adaptaciones de las superficies respiratorias para la difusión?
- explicar por qué se requiere flujo masivo para la respiración?

34.2 ¿CÓMO LAS ADAPTACIONES RESPIRATORIAS MINIMIZAN LAS DISTANCIAS DE DIFUSIÓN?

Puesto que el movimiento de gases por difusión es lento, la difusión sólo puede soportar la respiración celular a través de distancias muy cortas. La evolución ha proporcionado varias formas de mantener cortas las distancias de difusión, por lo general en menos de un milímetro, como se describe en los ejemplos que siguen.

Los animales relativamente inactivos pueden carecer de órganos respiratorios especializados

Para los animales que son inactivos y no requieren grandes cantidades de ATP, la difusión puede proporcionar oxígeno adecuado. Las esponjas (**FIG. 34-1a**), los animales más simples de la Tierra, viven en ambientes acuáticos, sobre todo marinos. Las esponjas usan células ciliadas para crear una corriente de agua, en la cual se mueven mediante flujo masivo a través de poros en sus cuerpos en una cámara central. Después, el agua fluye fuera a través de una o más aberturas más grandes. Esta circulación, auxiliada por corrientes oceánicas, lleva un suministro continuo de agua que es



(a) Esponja



(b) Medusa



(c) Platelminto

▲ **FIGURA 34-1 Algunos animales carecen de estructuras respiratorias especializadas** Los animales sin sistemas respiratorios tienen demandas metabólicas relativamente bajas y grandes superficies corporales húmedas. **(a)** Células flageladas extraen corrientes de agua rica en oxígeno a través de numerosos poros en el cuerpo de la esponja y expulsan agua pobre en oxígeno a través de una o más aberturas más grandes. **(b)** Las células en el cuerpo con forma de campana de una medusa tienen una tasa metabólica baja; las corrientes oceánicas y movimientos de balanceo proporcionan intercambio de gas adecuado. **(c)** La gran superficie exterior de este platelminto marino intercambia gases con el agua.

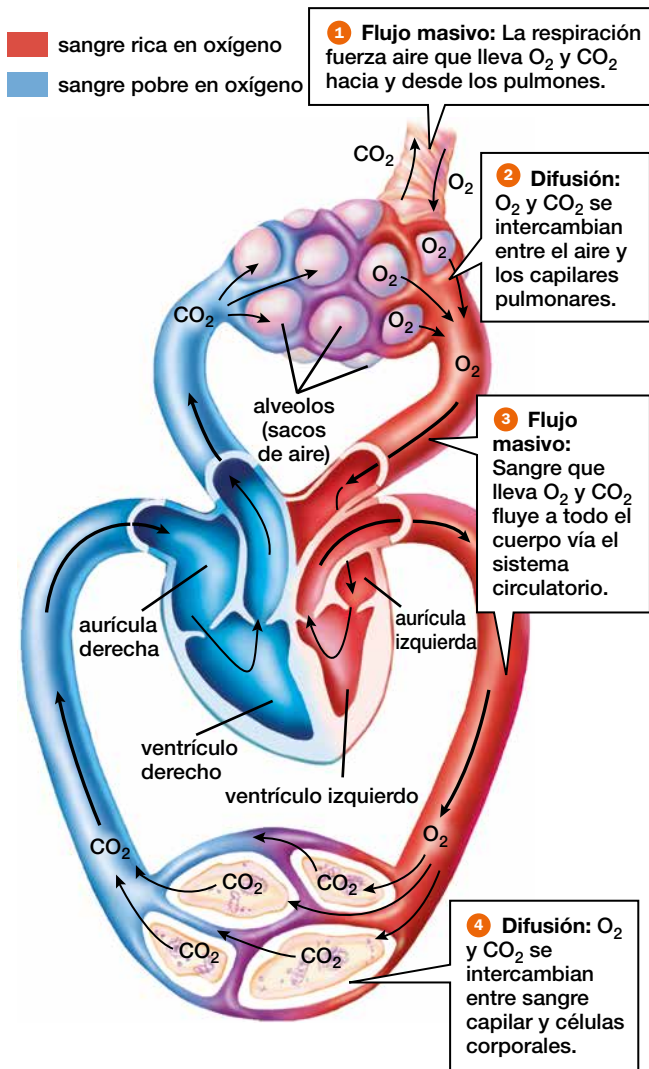
relativamente alta en O_2 y baja en CO_2 dentro de la distancia de difusión de cada célula de la esponja. Medusas, corales y anémonas (cnidarios; **FIG. 34-1b**) tienen una piel exterior delgada en exceso. Esto les permite a los gases moverse con facilidad mediante difusión hacia y desde sus capas celulares exteriores conforme el agua de mar fluye sobre sus cuerpos. Los cnidarios usan células musculares para generar flujo masivo adicional de agua hacia y desde una cámara central llamada cavidad gastrovascular (también se usa en la digestión; véase Fig. 35-9). La cavidad gastrovascular lleva agua suficientemente cerca de las células internas como para que la difusión satisfaga sus necesidades de intercambio de gases. Los platelmintos también poseen una cavidad gastrovascular; en algunas especies ésta se usa tanto para el intercambio de gases como para la digestión. En todos los platelmintos, el intercambio de gases mediante difusión ocurre a través de una extensa superficie de piel permeable a gases. Sus formas aplanadas garantizan que todas sus células están cerca de la piel (**FIG. 34-1c**). El flujo masivo de agua sobre los cuerpos de estos animales acuáticos mantiene los gradientes de difusión necesarios.

Algunos animales más complejos, como las lombrices de tierra, combinan una gran superficie de piel para difusión, producida mediante la forma alargada de las lombrices, con un sistema circulatorio bien desarrollado (véase Fig. 33-1b) que transporta gases en la sangre mediante flujo masivo. Conforme el oxígeno se difunde a través de la piel y hacia la sangre, los capilares la alejan, lo que en consecuencia mantiene el gradiente de concentración que promueve difusión continua hacia adentro de O_2 . Mientras tanto, el CO_2 se difunde desde las células hacia la sangre y se transporta en capilares hacia la piel, donde se difunde afuera. Si la piel de una lombriz de tierra se seca, se sofocará porque la difusión de gases hacia y desde las células requiere una superficie húmeda.

Los sistemas respiratorio y circulatorio con frecuencia funcionan en conjunto para facilitar el intercambio de gases

La mayoría de los animales activos relativamente grandes tienen **sistemas respiratorios** formados por órganos respiratorios que funcionan en conjunto para facilitar el intercambio de gases entre el animal y su ambiente. Los sistemas respiratorios con frecuencia trabajan de manera estrecha con los sistemas circulatorios que acercan los gases a todas las células del cuerpo. Los principales órganos de intercambio de gas incluyen branquias en muchos vertebrados acuáticos e invertebrados, tráqueas en insectos, y pulmones en vertebrados terrestres. Para los animales con sistemas circulatorio y respiratorio en interacción, el intercambio de gases ocurre en las siguientes etapas, que para los mamíferos se ilustran en la **FIGURA 34-2**:

- 1 El flujo masivo lleva aire o agua circundante, relativamente alto en O_2 y bajo en CO_2 , sobre una superficie respiratoria. Por lo general, el flujo se impulsa mediante movimientos musculares.
- 2 El O_2 se difunde desde el aire o agua a través de la superficie respiratoria y hacia los capilares del sistema circulatorio, mientras que el CO_2 se difunde afuera de los capilares y a través de la superficie respiratoria hacia el aire o agua.
- 3 El flujo masivo de sangre transporta gases entre el sistema respiratorio y los tejidos. La sangre se bombea a todo el cuerpo mediante el corazón.
- 4 La difusión transfiere O_2 afuera de los capilares hacia tejidos cercanos y CO_2 desde los tejidos hacia los capilares.



▲ **FIGURA 34-2** Visión general del intercambio de gas en mamíferos

Las branquias facilitan el intercambio de gases en los ambientes acuáticos

Las **branquias** son las estructuras respiratorias de muchos animales acuáticos. El tipo más simple de branquias, que se encuentra en algunos anfibios (véase la Fig. 34-5a) y en moluscos nudibranquios (literalmente “branquias desnudas”), constan de muchas pequeñas proyecciones de la superficie corporal que sobresalen hacia el agua circundante (**FIG. 34-3**).

En general, las branquias están elaboradamente ramificadas o plegadas, lo que aumenta su área superficial. Justo debajo de sus delicadas membranas exteriores, las branquias tienen una densa profusión de capilares que llevan sangre cerca de la superficie branquial, donde ocurre el intercambio de gases. La mayoría de los tipos de peces protegen sus delicadas branquias bajo una solapa córnea, el opérculo. Un pez crea una corriente continua de agua a través de su boca, sobre sus branquias y afuera de su opérculo, usando movimientos de bombeo del opérculo y la boca o al nadar rápidamente con su boca abierta (véase la Fig. E34-1). El pez enfrenta un reto al extraer suficiente O_2 del agua para sostener sus estilos de vida activos. Sólo existe alrededor de 3% de moléculas de oxígeno en un volumen dado de agua dulce de las que hay en el



▲ **FIGURA 34-3** Branquias externas en un molusco Las proyecciones plumosas desde la espalda de este molusco nudibranquio son branquias que utiliza para el intercambio de gases.

mismo volumen de aire (el agua de mar contiene incluso menos). Puesto que el agua es alrededor de 800 veces más densa que el aire, bombear suficiente agua sobre las branquias para obtener oxígeno adecuado usa mucha más energía que respirar aire. El pez evolucionó un método muy eficiente para intercambiar gases con agua, usando un proceso llamado **intercambio a contracorriente**.

¿TE HAS PREGUNTADO...

Tal vez hayas escuchado que los tiburones se sofocarían si dejaran de nadar porque

nadar con sus bocas abiertas es la única forma en que pueden forzar a que el agua pase por sus branquias. De hecho, muchos tipos de tiburones pasan la mayor parte de su tiempo alimentándose y descansando en el lecho marino y obtienen bastante O_2 al bombear agua sobre sus branquias usando músculos alrededor de sus bocas. Pero otros, aerodinámicos a la perfección, parecen estar casi siempre en movimiento con las bocas abiertas, como se ve en este gran tiburón blanco. Estos tiburones principal o completamente usan “ventilación dinámica”: fuerzan el agua sobre sus branquias mientras nadan. De modo que el gran blanco y tiburones muy relacionados, así como algunos otros peces como el atún, se sofocarían si dejan de nadar durante mucho tiempo.

si los tiburones realmente necesitan seguir nadando para mantenerse con vida?



Aunque el pulmón humano sólo extrae alrededor de 25% del O_2 del aire inhalado, algunos peces pueden remover 80% del O_2 del agua que fluye sobre sus branquias. El intercambio a contracorriente también permite la difusión eficiente de CO_2 de la sangre capilar hacia el agua circundante. Para aprender cómo funciona esto, consulta el “Con más detalle: Branquias y gases: Intercambio a contracorriente” en la página 646.

Los animales terrestres tienen estructuras respiratorias internas

Las branquias son inútiles en el aire porque colapsan y se secan, de modo que se necesitaron nuevas adaptaciones para permitir a los animales hacer la transición de agua a tierra seca durante el tiempo evolutivo. Evolucionaron estructuras respiratorias que protegen, sostienen y retienen la humedad de las delicadas membranas celulares a través de las cuales ocurre el intercambio de gases. Estas estructuras incluyen tráqueas en insectos y pulmones en casi todos los vertebrados.

Los insectos respiran usando tráqueas

El sistema respiratorio de un insecto consta de **tráqueas**, un sistema de tubos ramificados llenos con aire. Las tráqueas conducen aire adentro y afuera del cuerpo a través de aberturas llamadas **espiráculos**, ordenados en hileras a lo largo de cada lado de la superficie corporal (**FIG. 34-4**, izquierda). Las tráqueas, que están reforzadas con quitina (un componente principal del esqueleto externo del insecto), penetran en los tejidos corporales y se ramifican en tubos microscópicos con extremos abiertos llamados traqueolas (**Fig. 34-4**, arriba derecha). Las traqueolas suministran aire cerca de cada célula corporal, lo que minimiza las distancias de difusión para O_2 y CO_2 . Algunos insectos grandes usan movimientos de bombeo de sus abdómenes para aumentar el movimiento del aire dentro y fuera de las tráqueas.

En la mayoría de los animales, el sistema respiratorio mueve O_2 hacia el sistema circulatorio, que distribuye O_2 a las células del cuerpo. Sin embargo, los sistemas circulatorios abiertos de los insectos (véase **Fig. 33-1a**) no pueden mover sangre tan rápido como

para suministrar oxígeno para sostener la actividad vigorosa, como volar. Las tráqueas, al acercar O_2 a células individuales, compensa el sistema circulatorio relativamente ineficiente del insecto.

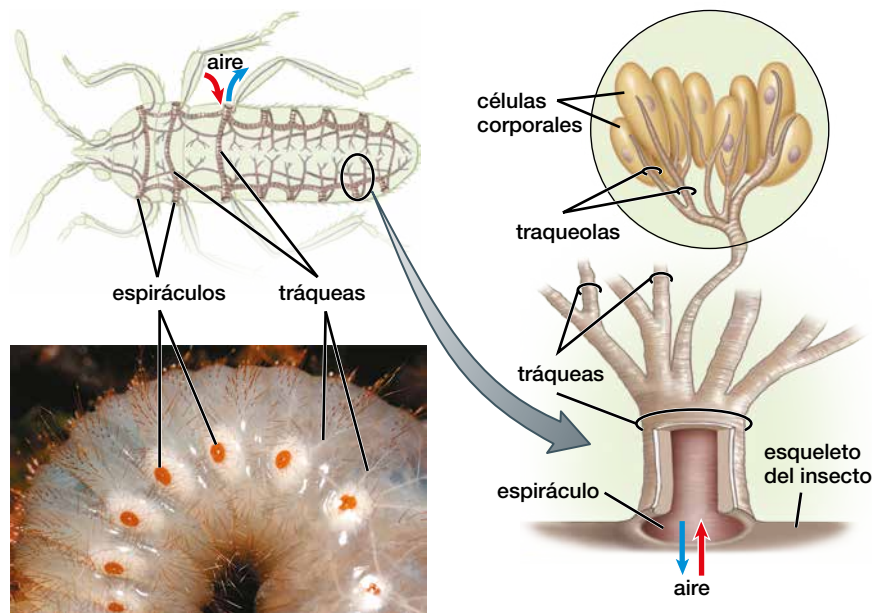
Los vertebrados terrestres respiran usando pulmones

Los **pulmones** son cámaras que contienen superficies respiratorias húmedas protegidas dentro del cuerpo, donde la pérdida de agua se minimiza y la pared corporal proporciona sostén y protección. El primer pulmón vertebrado en evolucionar tal vez apareció en un pez de agua dulce y fue una proyección del tracto digestivo. Este pulmón simple complementó las branquias, lo que ayudó al pez a sobrevivir en agua estancada donde el O_2 es escaso.

Los anfibios, representados sobre todo por ranas (que incluyen sapos) y salamandras, evolucionaron de los peces y están en la frontera entre vida acuática y terrestre. Los anfibios usan branquias durante su etapa larvaria (renacuajo) acuática, pero la mayoría pierden sus branquias y desarrollan pulmones simples parecidos a sacos conforme metamorfosean en adultos más terrestres (**FIGS. 34-5a-c**). La mayoría de los anfibios también dependen de manera considerable de la difusión de gases a través de su piel, un proceso llamado *respiración cutánea* (literalmente, “respiración de la piel”). La delgada piel húmeda que cubre sus cuerpos es rica en capilares que permiten el intercambio de gases. Una desventaja de la piel anfibia en el mundo moderno es que los hace muy sensibles a contaminantes ambientales, que penetran con facilidad o dañan sus delgadas pieles. Desde la década de 1980 se ha presentado un declive dramático en la cantidad de anfibios a nivel mundial.

En los reptiles (serpientes, lagartos, tortugas y aves, ahora también clasificadas como reptiles) y mamíferos, la piel relativamente impermeable está cubierta con escamas (**FIG. 34-5d**), plumas o pelo. Esto reduce la pérdida de agua en ambientes secos, pero también evita que la piel sirva como órgano respiratorio. Para compensar esta pérdida, los pulmones de reptiles y mamíferos tienen un área superficial bastante más grande que los anfibios para el intercambio de gases.

Los sistemas respiratorios de las aves difieren de manera sustancial de los de otros vertebrados terrestres, incluidos otros



◀ **FIGURA 34-4** Los insectos respiran usando tráqueas Las tráqueas de los insectos se ramifican de manera intrincada a lo largo del cuerpo; el aire se mueve adentro y afuera a través de espiráculos en la pared corporal. De las tráqueas se ramifican traqueolas que llevan el aire a la distancia de difusión de cada célula del cuerpo.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cómo el sistema de tráqueas del insecto compensa la falta de un sistema circulatorio cerrado en los insectos?



(a) Renacuajo



(b) Rana toro adulta



(c) Ajolote



(d) Serpiente

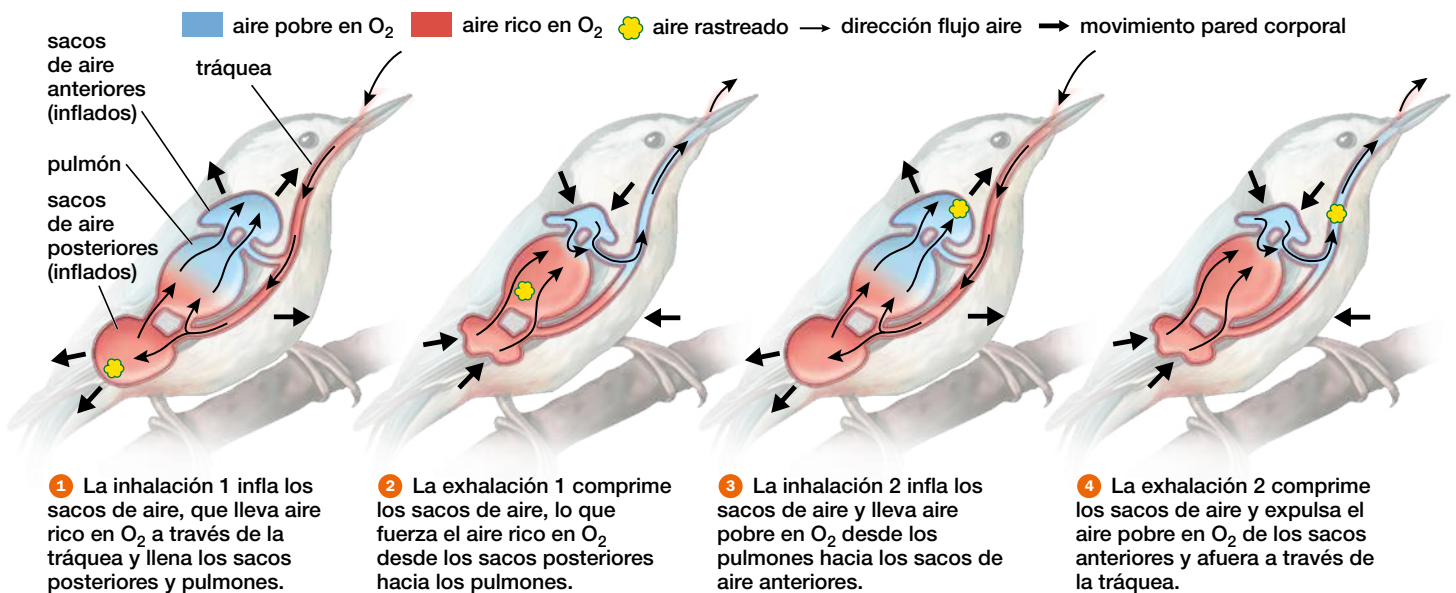
◀ **FIGURA 34-5** Anfibios y reptiles tienen diferentes adaptaciones respiratorias (a) La rana toro, un anfibio, comienza su vida como un renacuajo completamente acuático con branquias externas plumosas. (b) Durante la metamorfosis para convertirse en un adulto que respira aire, se pierden las branquias de la rana y se sustituyen con pulmones simples parecidos a sacos. Tanto en el renacuajo como en el adulto, el intercambio de gases también ocurre a través de respiración cutánea. (c) El ajolote, en peligro de extinción en su hábitat nativo en México, tiene pulmones rudimentarios pero también retiene sus branquias y estilo de vida acuático toda su vida. (d) Los reptiles escamosos, como la serpiente mamba verde, no pueden usar respiración cutánea; sus pulmones compensan con una mayor área superficial para el intercambio de gases.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cómo las adaptaciones respiratorias de los anfibios influyen el rango de hábitats donde se encuentran los anfibios?

reptiles. El pulmón de las aves tiene adaptaciones que le permiten un intercambio de gases excepcionalmente eficiente, lo que proporciona O_2 adecuado para apoyar las enormes demandas de energía del vuelo. En el sistema respiratorio de las aves, los pulmones son rígidos y están conectados a siete o nueve sacos de

aire inflables, que sirven como depósitos para el aire. Por claridad, la **FIGURA 34-6** representa éstos como un solo saco de aire anterior y un saco de aire posterior.

Los pulmones de las aves están llenos con tubos rígidos perforados llamados *parabronquios* apenas visibles a simple vista. Los

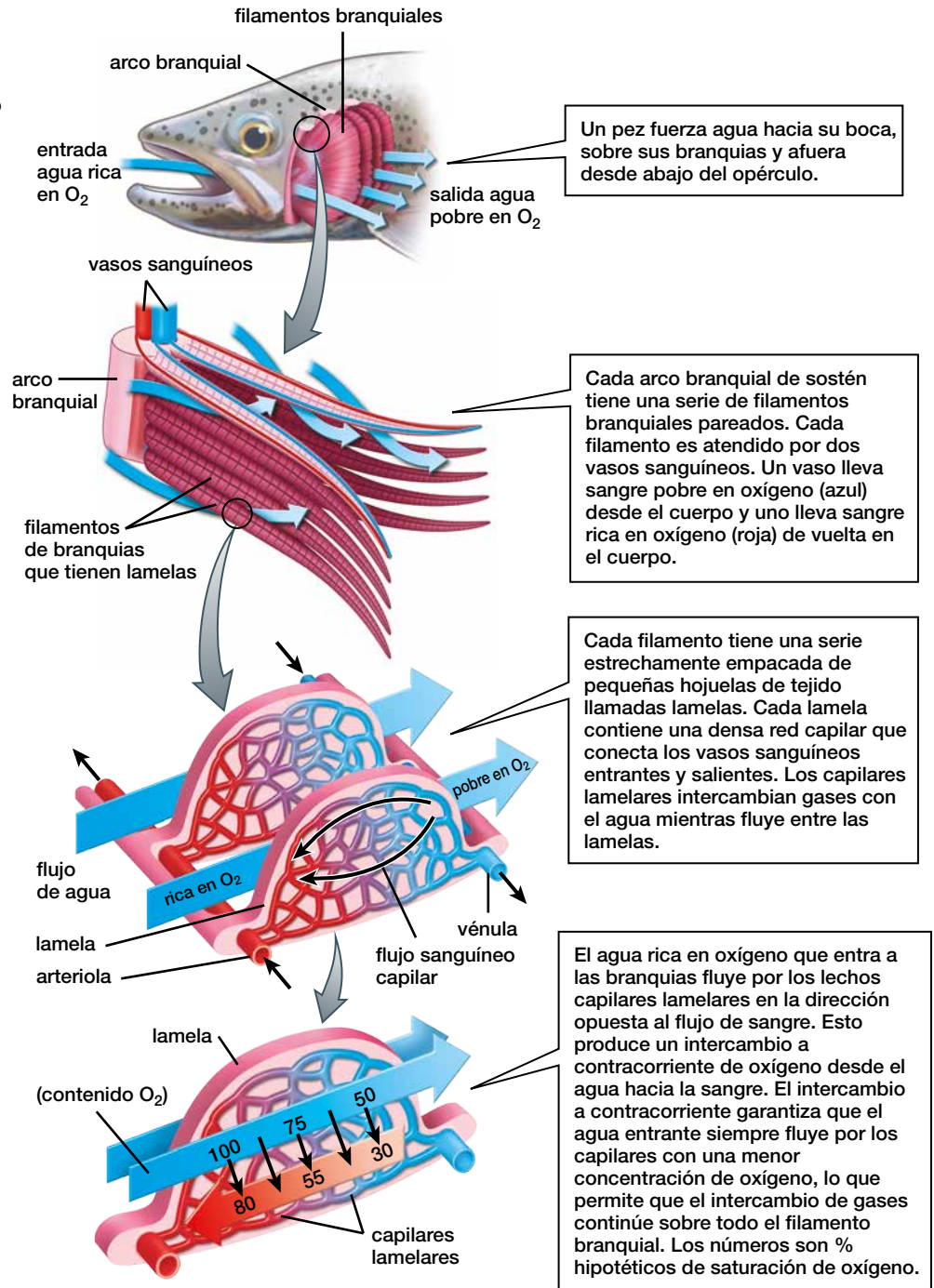


▲ **FIGURA 34-6** El sistema respiratorio de las aves Para mover un volumen dado de aire (aire rastreado) completamente a través del sistema se requieren dos respiraciones. Los pulmones de las aves contienen parabronquios tubulares rígidos donde ocurre el intercambio de gases. Los flexibles sacos de almacenamiento de aire no intercambian gases.

CON MÁS DETALLE Branquias y gases: Intercambio a contracorriente

Cuando sangre y agua fluyen en direcciones opuestas, ocurre el intercambio a contracorriente. Esta adaptación en las branquias de los peces garantiza que el agua, incluso cuando su oxígeno se difunde, siempre fluye por la sangre capilar con una menor concentración de oxígeno, como se describe en la **FIGURA E34-1**.

► **FIGURA E34-1** Las branquias intercambian gases con el agua



PENSAMIENTO CRÍTICO Un pez nada en agua contaminada por drenaje, donde las bacterias agotaron casi todo el oxígeno disponible. Si el nivel de oxígeno en el agua fuese menor que el de las vénulas lamelares del pez, ¿el agua que entra a sus branquias tendría mayor o menor contenido de oxígeno que el agua que sale de ellas? ¿El pez sobreviviría ahí?

parabronquios conducen aire a través de tejido circundante rico en capilares. El tejido circundante está plagado con microscópicos espacios de aire interconectados donde ocurre el intercambio de gases con la sangre capilar. Los parabronquios permiten que el aire fluya por completo a través de los pulmones, desde los sacos de aire posteriores que suministran aire fresco, hacia los sacos anteriores, que de forma temporal almacenan el aire de los pulmones antes de que se expulse. Estos sacos hacen que los pulmones de las aves reciban aire fresco durante la inhalación y la exhalación.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

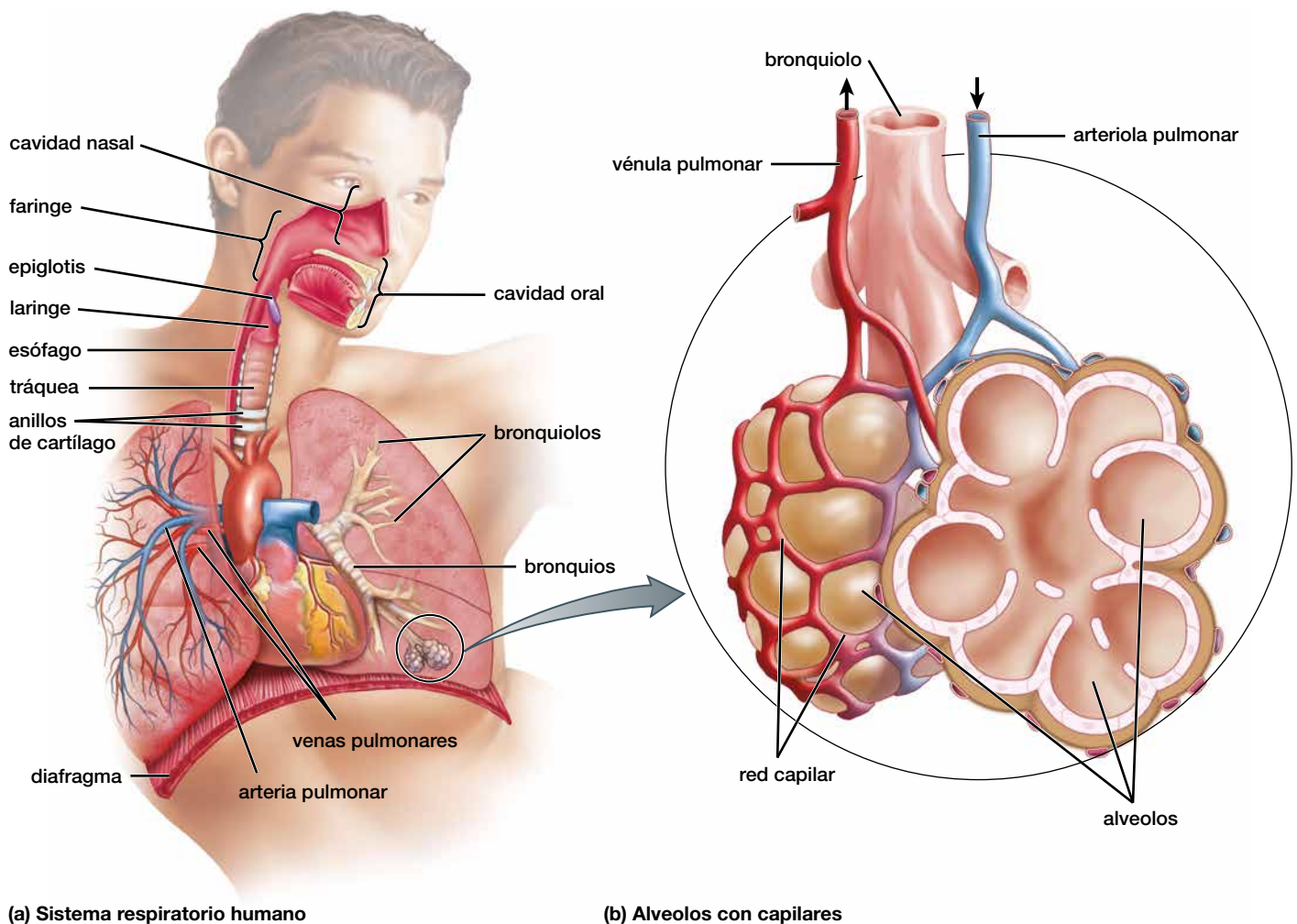
- explicar las cuatro etapas del intercambio de gases en los animales con sistemas circulatorios y pulmones?
- explicar las adaptaciones respiratorias de los peces?
- describir las adaptaciones respiratorias generales para la vida sobre tierra, y las adaptaciones específicas de insectos, anfibios y reptiles, incluidas aves?

34.3 ¿CÓMO SE LLEVA AIRE A TRAVÉS DEL SISTEMA RESPIRATORIO HUMANO?

El sistema respiratorio en los seres humanos y otros mamíferos puede dividirse en dos partes: la **porción conductora** y la **porción de intercambio de gases**. La porción conductora consta de una serie de pasajes que llevan aire adentro y afuera de la porción de intercambio de gases dentro de los pulmones, donde O_2 y dióxido de carbono se intercambian con sangre en los capilares pulmonares.

La porción conductora del sistema respiratorio lleva aire a los pulmones

El aire entra a través de la nariz o la boca, pasa a través de la cavidad nasal o la cavidad oral hacia una cámara, la **faringe** (que es compartida con el tracto digestivo) y luego viaja a través de la **laringe**, donde se producen sonidos (FIG. 34-7). La abertura a



▲ **FIGURA 34-7 El sistema respiratorio humano** (a) Aquí se ilustran las principales estructuras del sistema respiratorio humano. La arteria pulmonar lleva sangre pobre en oxígeno (azul) hacia los pulmones; la vena pulmonar lleva sangre rica en oxígeno (roja) de vuelta al corazón. (b) Acercamiento de alveolos (los interiores se muestran en corte), sus arteriolas y su red circundante de capilares.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué la sangre rica en oxígeno se representa roja y la sangre pobre en oxígeno, azul?

la laringe está protegida por la **epiglotis**, una solapa de tejido sostenida con cartílagos. Durante la respiración, la epiglotis se inclina hacia arriba, lo que permite al aire fluir libremente hacia la laringe. Al momento de tragar, la epiglotis se pliega hacia abajo y cubre la laringe, lo que dirige las sustancias hacia el esófago (véase la Fig. 35-15). Si un individuo intenta inhalar y tragar al mismo tiempo, este reflejo puede fallar y la comida puede atorrarse en la laringe, lo que evita que el aire entre a los pulmones. ¿Qué debes hacer si ves que esto ocurre? Usa la salvadora **maniobra Heimlich**, que se describe en la **FIGURA 34-8**.

Dentro de la laringe, o “caja de voz”, están las **cuerdas vocales**, bandas de tejido elástico controladas por músculos. La contracción de estos músculos hace que las cuerdas vocales obstruyan de manera parcial el flujo de aire a través de la laringe. Entonces el aire exhalado produce la vibración de las cuerdas vocales, lo que produce sonido. El estiramiento de las cuerdas vocales cambia el tono del sonido, y con movimientos de la lengua y los labios se articulan en habla o canto.

El aire inhalado viaja por la laringe hacia la **tráquea**, un tubo flexible cuyas paredes están reforzadas con bandas semicirculares de cartílago rígido. Dentro del pecho, la tráquea se divide en dos grandes ramas llamadas **bronquios**, cada uno dirigido hacia cada pulmón. Dentro del pulmón, cada bronquio se ramifica repetidamente en varios tubos más pequeños. Por último, éstos se dividen en **bronquiolos** de alrededor de un milímetro de diámetro. Las paredes de bronquios y bronquiolos están encerradas en músculo liso, que regula su diámetro. Durante actividades que requieren oxígeno adicional, como el ejercicio, el músculo liso se relaja, lo que permite la entrada de más aire. Los bronquiolos cada vez más pequeños conducen aire hacia los **alveolos**, sacos de

aire microscópicos donde ocurre el intercambio de gases (véase figura 34-7).

Durante su paso a través del sistema de conducción, el aire se calienta y humedece. Gran parte del polvo y las bacterias que lleva quedan atrapadas en moco secretado por las células que recubren los pasos respiratorios. El moco, con sus detritos atrapados, se barre continuamente hacia arriba, hacia la faringe, por cilios que recubren los bronquiolos, bronquios y tráquea. Al llegar a la faringe, el moco se tose o traga. El fumar interfiere con este proceso de limpieza al paralizar los cilios (véase el “Guardián de la salud: Tabaquismo: Una decisión de vida y respiración” en la página 650).

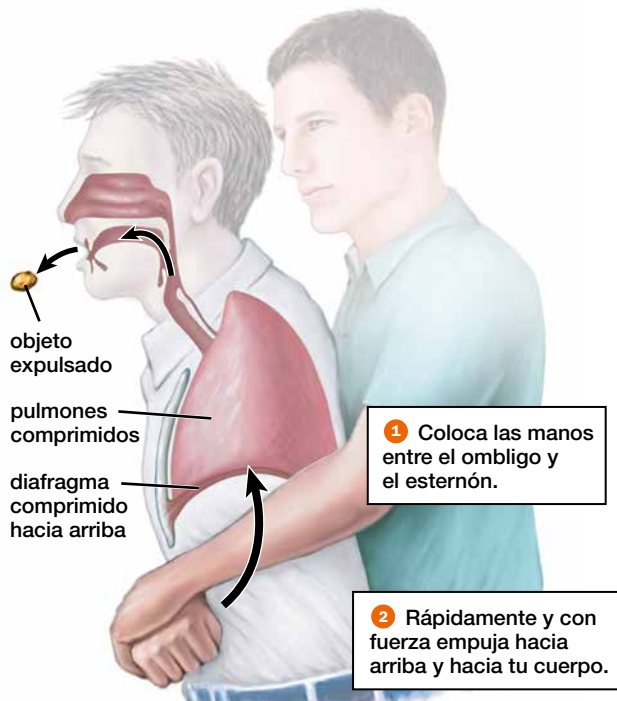
El aire se inhala de manera activa y se exhala de manera pasiva

La respiración ocurre conforme inhalación y exhalación producen el flujo masivo de aire hacia y desde los pulmones. Tanto los pulmones como la cavidad torácica son elásticos; pueden alargarse mediante estiramiento, pero cuando la tensión se relaja, regresan de vuelta a su tamaño original. La frontera inferior de la cavidad torácica se forma con una lámina de músculo, el **diafragma**, que se estira hacia arriba cuando está relajado. Durante la **inhalación**, le entrada de aire hacia los pulmones, el diafragma se contrae activamente, con lo cual se estira hacia abajo. Los músculos *intercostales* también se contraen durante la inhalación, lo que levanta las costillas arriba y afuera. Estos dos movimientos musculares alargan activamente la cavidad torácica (**FIG. 34-9a**). Conforme se expande la cavidad torácica, los pulmones se inflan dentro de ella, porque están sellados a la pared torácica interior mediante fluido que llena el espacio entre estas estructuras. Conforme los pulmones se expanden, su aumento de volumen reduce la presión dentro de ellos, lo que lleva el aire adentro. Una herida perforante del pecho es peligrosa en parte porque puede permitir que el aire penetre entre la pared torácica y los pulmones, lo que rompe el sello y evita que los pulmones se inflen cuando la cavidad torácica se expande.

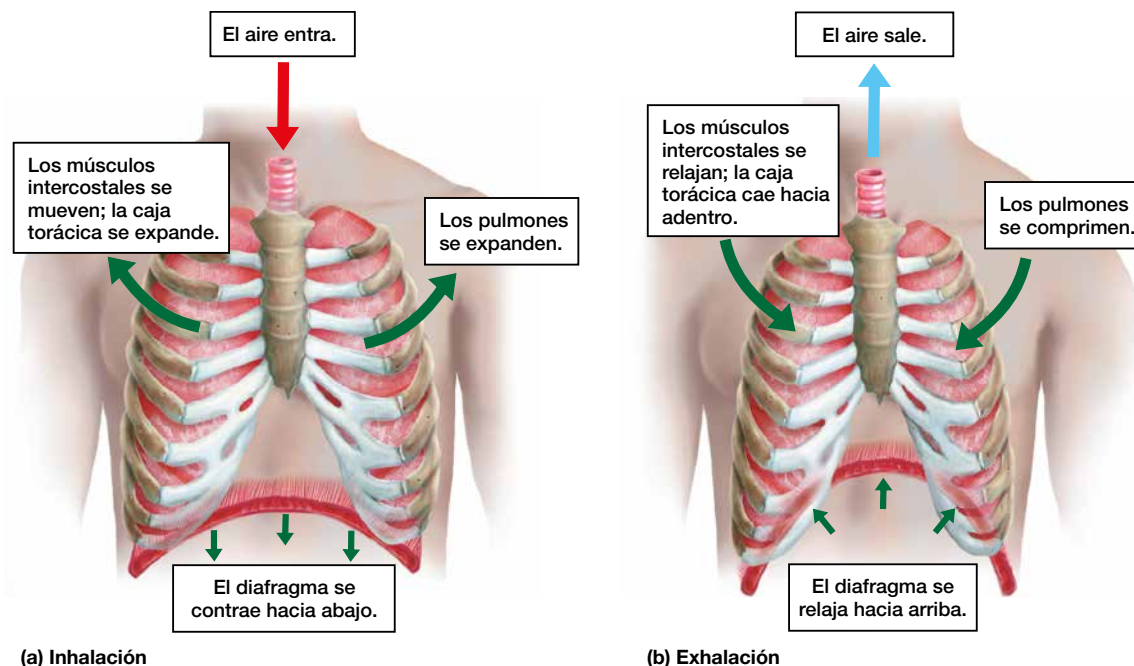
La **exhalación** ocurre espontánea y pasivamente cuando los músculos que producen la inhalación se relajan. Conforme el diafragma se relaja, se estira hacia arriba; al mismo tiempo, las costillas se mueven hacia abajo y adentro. Estos dos movimientos reducen el tamaño de la cavidad torácica, lo que fuerza la salida de aire de los pulmones (**FIG. 34-9b**). Aire adicional puede forzarse a salir contrayendo los músculos abdominales. Después de la exhalación, los pulmones todavía contienen algo de aire, lo que ayuda a evitar que colapsen los diminutos alveolos. Una respiración típica en un adulto de tamaño promedio mueve alrededor de 500 mililitros de aire a través del sistema respiratorio. Puesto que el aire también debe llenar la porción conductora, sólo alrededor de tres cuartos del aire inhalado y exhalado llega a los alveolos. Durante el ejercicio, la respiración más profunda puede mover cuatro veces este volumen de aire durante cada respiración.

La tasa de respiración está controlada por el centro respiratorio del cerebro

Imagina tener que pensar acerca de cada respiración. Por fortuna, la respiración ocurre rítmica y automáticamente sin pensamiento consciente. Pero, a diferencia del músculo cardíaco,



▲ **FIGURA 34-8 La maniobra Heimlich puede salvar vidas** Presionar y súbitamente arriba y abajo justo abajo del diafragma fuerza aire desde los pulmones, lo cual puede expulsar el alimento que bloquea la tráquea. La maniobra puede repetirse si es necesario.



▲ **FIGURA 34-9 La mecánica de la respiración (a)** Durante la inhalación, impulsos nerviosos rítmicos provenientes del cerebro estimulan el diafragma y los músculos intercostales para que se contraigan. Esto aumenta el tamaño de la cavidad torácica, lo que hace que entre aire. **(b)** Durante la exhalación, todos estos músculos se relajan, lo que fuerza al aire a salir de los pulmones.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cómo contraer el diafragma y los músculos intercostales (que reducen su tamaño) aumenta el volumen de la cavidad torácica?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Esforzarse para respirar, con alto riesgo

Si tienes apnea del sueño, nunca tendrás una buena noche de sueño. Aunque puedas no darte cuenta, tu sueño se interrumpe brevemente de 30 a más de 100 veces cada noche cuando dejas de respirar durante 10 a 60 segundos (“apnea” significa “sin aliento”). Tu O_2 sanguíneo cae y el CO_2 se eleva, lo que hace que parcialmente te despiertes, con frecuencia con un ronquido. ¿Qué causa esto? La apnea del sueño obstructiva, la forma más común, ocurre cuando los músculos que sostienen la lengua y los tejidos blandos de la faringe se relajan, lo que provoca que estos tejidos colapsen y obstruyan las vías aéreas. Las personas que roncan, tienen sobrepeso, beben alcohol antes de dormir o fuman son más susceptibles a la apnea del sueño. La somnolencia diurna resultante, que dificulta la concentración y vuelve peligroso el conducir, es muy mala. Pero la privación repetida de O_2 y la acumulación de CO_2 también hacen que la apnea del sueño ponga tu corazón en riesgo, de modo que ésta es una condición que se debe tomar con seriedad. ¿Cómo sabe tu cuerpo que dejaste de respirar?

el diafragma y los músculos intercostales usados en la respiración no se activan por sí mismos; cada contracción hace que

la inhalación se estimule mediante impulsos de las células nerviosas. Estos impulsos se originan en el **centro respiratorio**, que se ubica en el bulbo raquídeo, una porción del cerebro justo arriba de la médula espinal (véase la Fig. 39-12). Las células nerviosas del centro respiratorio generan explosiones cíclicas de señales eléctricas (potenciales de acción) que causan contracción. Durante los intervalos entre explosiones, los músculos se relajan, y producen exhalación. El centro respiratorio recibe entrada desde varias fuentes y ajusta la tasa y el volumen de respiración para satisfacer las necesidades cambiantes del cuerpo. La tasa respiratoria se regula sobre todo por receptores de CO_2 , también ubicados en el bulbo raquídeo. Éstos ajustan la tasa de respiración para mantener un nivel bajo constante de CO_2 en la sangre, lo que también asegura que los niveles de O_2 permanecen adecuados. Por ejemplo, si corres a clase, tus músculos necesitan ATP adicional. Éste requiere un aumento en respiración celular, que genera más CO_2 . Los receptores en el bulbo raquídeo detectan el aumento de CO_2 y hacen que respires más rápido y más profundo, lo que elimina más CO_2 y toma más O_2 . La acumulación de CO_2 durante la apnea del sueño también los activará. Estos receptores son extremadamente sensibles; un aumento de 16% en CO_2 hará que una persona duplique la cantidad de aire que se mueve a través de los pulmones. También existen receptores de O_2 y CO_2 en las arterias aorta y carótida que estimulan el centro respiratorio. Estos receptores son principalmente sensibles al aumento de CO_2 en la sangre, pero un gran declive en O_2 sanguíneo también los activará.



Tabaquismo: Una decisión de vida y respiración

Las enfermedades relacionadas con el tabaquismo matan casi a medio millón de personas cada año en Estados Unidos, una de cada cinco muertes. Estas afecciones prevenibles incluyen cáncer de pulmón y de muchos otros tipos, enfermedad pulmonar obstructiva crónica (EPOC) y enfermedades cardiovasculares. A pesar de décadas de advertir acerca de los peligros del tabaquismo, casi 18% de los adultos estadounidenses y 9% de los estudiantes de bachillerato siguen fumando.

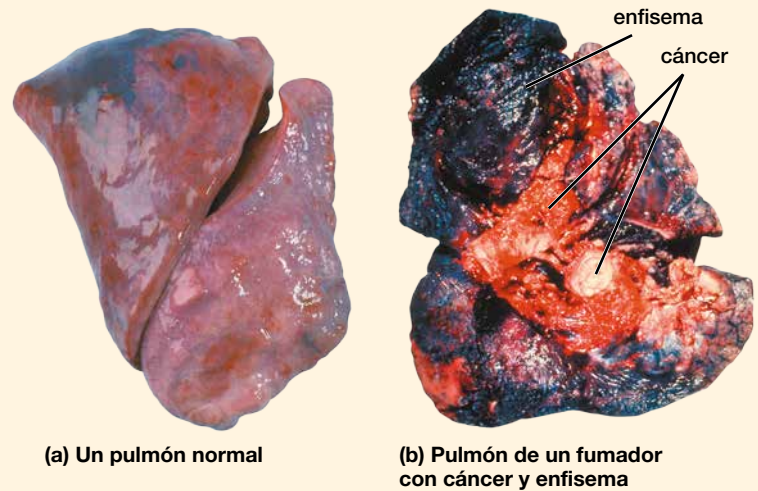
Conforme el humo se inhala, sustancias tóxicas paralizan los cilios que recubren la tráquea y los bronquios. Puesto que los cilios remueven las partículas inhaladas, el fumar los inhibe justo cuando más se necesitan. La porción visible del humo del cigarrillo consta de microscópicas partículas de carbono que llevan docenas de sustancias cancerígenas. El tabaquismo representa casi todas las muertes por cáncer de pulmón y un tercio de todas las muertes por cáncer en Estados Unidos. Con los cilios incapacitados, estas partículas entran a los pulmones. Como el filtro de aire de un automóvil que nunca se ha cambiado, los pulmones de un fumador duro están literalmente ennegrecidos por el hollín (FIG. E34-2). El humo del cigarrillo también deteriora los leucocitos que engullen partículas extrañas y bacterias, lo que vuelve a los pulmones más vulnerables ante estos invasores. El sistema respiratorio irritado produce más moco, que se acumula y puede obstruir las vías aéreas, lo que produce la familiar “tos de fumador”.

Los fumadores de mucho tiempo son en especial vulnerables a la EPOC, que por lo general se refiere a bronquitis crónica y enfisema que ocurren juntos. Incurable y que empeora con el tiempo, la EPOC es la tercera causa principal de muerte en Estados Unidos, después de las enfermedades cardiovasculares y el cáncer. La *bronquitis crónica* es una inflamación permanente de bronquios y bronquiolos que reduce el flujo de aire hacia los alveolos. Produce hinchazón, reducción en el número y actividad de cilios, aumento en producción de moco, y tos persistente que intenta limpiar las vías aéreas. El moco proporciona un terreno de cultivo fértil para las bacterias que causan infecciones respiratorias frecuentes. El enfisema ocurre cuando las sustancias tóxicas del humo del cigarrillo hacen que se rompan las paredes alveolares y las membranas respiratorias. Conforme el enfisema se desarrolla, cúmulos magnificados de alveolos avanzan desde parecer como una esponja rosada hasta recordar un queso suizo ennegrecido.

El tabaquismo también promueve *aterosclerosis*, engrosamiento de las paredes arteriales mediante depósitos grasos que pueden conducir a coágulos sanguíneos que provocan ataques cardíacos e ictus (véase el Capítulo 33). El monóxido de carbono en el humo del cigarrillo reduce la capacidad de transportar oxígeno de la sangre y aumenta la carga de trabajo sobre el corazón. La EPOC hace más difícil para el sistema circulatorio extraer suficiente oxígeno del aire, lo presiona aún más al corazón. Como resultado, los fumadores tienen de dos a cuatro más probabilidades que los no fumadores de morir de enfermedad cardíaca.

Cuando las mujeres embarazadas fuman, el monóxido de carbono y la nicotina contribuyen a problemas reproductivos al reducir el aporte de oxígeno al feto en desarrollo. Las madres fumadoras tienen más probabilidad de tener abortos, y sus bebés tienen más probabilidad de tener bajo peso al nacer y mayor incidencia de ciertos defectos de nacimiento y problemas de aprendizaje y conductuales.

El *tabaquismo pasivo*, o respiración de humo de segunda mano, plantea riesgos de salud para los no fumadores. Los niños cuyos progenitores fuman tienen capacidad pulmonar reducida y están



(a) Un pulmón normal

(b) Pulmón de un fumador con cáncer y enfisema

▲ FIGURA E34-2 ¿Respirar o no respirar?

en mayor riesgo de neumonía, infecciones del oído, tos, resfriados, asma y síndrome de muerte infantil súbita (SMIS). Los adultos no fumadores expuestos a humo en casa o en el trabajo tienen de 20 a 30% más probabilidad de morir de enfermedad cardiovascular, ictus y cáncer pulmonar.

De modo que, ¿por qué fuma la gente? La nicotina en el tabaco es un adictivo como la cocaína o la heroína. Como otras drogas adictivas, la nicotina activa el centro de recompensa del cerebro con más intensidad que los estímulos naturales. El cerebro se adapta al volverse menos sensible a estas drogas, lo que requiere mayores cantidades para experimentar el mismo efecto gratificante. Cuando una persona intenta dejar de fumar, los síntomas de abstinencia pueden incluir deseo intenso de nicotina, depresión, ansiedad, irritabilidad, dolores de cabeza, dificultad para concentrarse y perturbaciones del sueño. Pero un fumador que deja de fumar comenzará a sentirse mejor casi de inmediato, conforme caiga su CO sanguíneo, y su ritmo cardíaco y presión arterial comienzan a regresar a la normalidad. En pocas semanas, su tos de fumador disminuirá y la circulación sanguínea mejorará. Después de algunos meses, aumentará la capacidad de sus pulmones para intercambiar gases, mejorará su sentido del olfato y la comida le sabrá mejor. Las personas que dejan de fumar a cualquier edad reducen sus posibilidades de morir de enfermedades relacionadas con el tabaquismo, pero quienes dejan de fumar hacia los 30 años tienen 90% menos probabilidad de morir de estas causas que si hubieran seguido fumando.

EVALÚA LO SIGUIENTE Un niño de seis años de edad es llevado a la clínica escolar desde el patio de juego, con sibilancias y dificultad para respirar. La enfermera escolar reconoce a la niña, quien ha estado en su clínica varias veces por tos y resfriados severos. Preocupada, la enfermera invita a los padres a una conferencia y observa que la madre está embarazada. ¿Qué preguntas debería plantear? ¿Qué consejo debería darle?

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir las estructuras y funciones de la porción conductora del sistema respiratorio humano?
- explicar la mecánica de la respiración?
- explicar cómo el cerebro controla la tasa de respiración?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Esforzarse para respirar, con alto riesgo

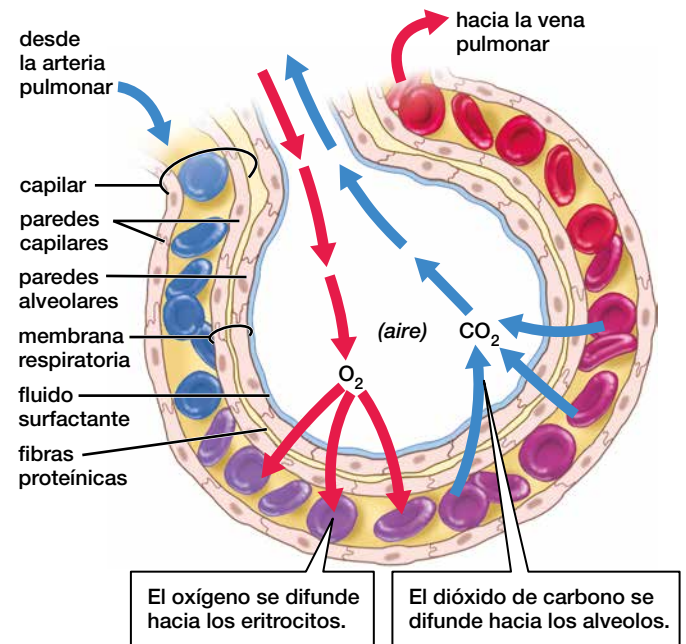
Si tienes asma, vívidamente estás al tanto de la difícil lucha del pecho apretado para inhalar y exhalar durante un ataque de asma. ¿Qué pasa? Un ataque ocurre cuando los bronquiolos se inflaman. Las paredes bronquiales se inflaman y con frecuencia liberan más moco que el usual en los pasos de aire. El músculo liso que rodea a los bronquiolos se constriñe, lo que estrecha aún más las vías aéreas. Los disparadores de los ataques difieren entre los individuos e incluyen reacciones alérgicas, polvo o contaminantes inhalados, e infecciones respiratorias. La actividad física es un disparador común, pero la medicación puede permitir a los asmáticos participar en eventos deportivos de alta intensidad; varios medallistas olímpicos tienen asma. No se ha identificado una causa de asma individual, pero con frecuencia comienza en la infancia y tal vez resulta de una combinación de tendencias genéticas y factores ambientales. Los padres que fuman, por ejemplo, aumentan enormemente la probabilidad de sus hijos de desarrollar asma. Aunque el asma es incurable, la mayoría de los casos pueden controlarse bien con una combinación de medicamentos y precauciones en el estilo de vida. Si ocurre un ataque, la inhalación de un “medicamento de rescate” de acción rápida puede relajar los músculos lisos alrededor de los bronquiolos. Un ataque severo no tratado puede conducir a la muerte por sofocación, de modo que los asmáticos deben monitorizar y controlar su condición y portar inhaladores de rescate. El asma puede causar sofocación porque evita el intercambio de gases en los alveolos de los pulmones. ¿Cómo los alveolos proporcionan O_2 sustentador de vida al torrente sanguíneo?

34.4 ¿CÓMO OCURRE EL INTERCAMBIO DE GASES EN EL SISTEMA RESPIRATORIO HUMANO?

Conforme el aire se mueve mediante flujo masivo hacia y desde los pulmones, los gases entran y salen de la sangre por difusión dentro de los pulmones (véase la Fig. 34-2). El pulmón humano proporciona una cavidad aérea húmeda y bien protegida donde membranas exquisitamente frágiles separan aire atmosférico del torrente sanguíneo.

El intercambio de gases ocurre en los alveolos

Dentro de cada pulmón, un denso sistema ramificado de bronquiolos conduce aire hacia los alveolos, con cúmulos como un racimo de uvas alrededor del extremo de cada bronquiolo. En un adulto promedio, los dos pulmones combinados tienen alre-



▲ FIGURA 34-10 Intercambio de gases entre alveolos y capilares

La membrana respiratoria consta de paredes alveolares y capilares que tienen cada una sólo una célula de grosor. Los gases se difunden a través de esta membrana entre los pulmones y el sistema circulatorio. Los alveolos interiores están recubiertos con un fluido surfactante resbaladizo que evita que las membranas alveolares se adhieran mutuamente.

dor de 300 millones de alveolos. Estas cámaras microscópicas (0.2 mm de diámetro) dan al tejido pulmonar amplificado la apariencia de una esponja rosa. El interior de los alveolos está cubierto con una delgada capa de fluido acuoso que contiene un *surfactante* (una sustancia parecida a detergente compuesta de proteínas y lípidos), que evita que las frágiles superficies alveolares se peguen entre sí y colapsen cuando se exhala el aire. Los gases se disuelven en este fluido conforme pasan adentro o afuera de los alveolos.

Una red de capilares cubre la mayor parte de la superficie alveolar (véase la Fig. 34-7b). Las paredes de los alveolos constan de una sola capa de células epiteliales. Los gases se difunden a través de la **membrana respiratoria**, formada por la pared alveolar y la pared capilar, unidas mediante fibras proteínicas (FIG. 34-10). La membrana respiratoria crea una distancia de difusión microscópicamente pequeña (0.5 a 1 micrómetro) entre el aire en los pulmones y la sangre en los capilares, lo cual permite que los gases se transfieran de manera eficiente.

Los pulmones proporcionan una enorme superficie húmeda para el intercambio de gases. En un adulto promedio, el área superficial total de los alveolos es de alrededor de 145 metros cuadrados, más o menos 80 veces el área superficial de piel de un adulto humano, y casi un tercio del área de una cancha de baloncesto.

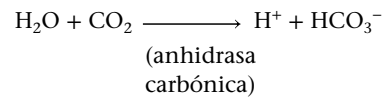
Oxígeno y dióxido de carbono se transportan en la sangre usando diferentes mecanismos

La sangre recoge O_2 del aire en los pulmones y lo suministra a los tejidos corporales, y al mismo tiempo absorbe CO_2 de los teji-

dos y lo libera en los pulmones. Estos intercambios ocurren porque los gradientes de difusión los favorecen; en los pulmones, O_2 es alto y CO_2 es bajo, mientras que en las células corporales, CO_2 es alto y O_2 es bajo (véase Fig. 34-10). Casi todo (alrededor

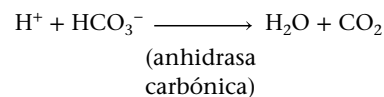
de 98%) del CO_2 transportado por la sangre está ligado a **hemoglobina** (FIG. 34-11a), una proteína grande que da a los eritrocitos su color (véase la Fig. 33-9). Cada molécula de hemoglobina puede llevar hasta cuatro moléculas de O_2 . Al remover O_2 de la solución en el plasma, la hemoglobina aumenta el gradiente que hace que el O_2 se difunda de los pulmones hacia el plasma. Este enlazamiento permite a la sangre llevar mucho más O_2 que si el O_2 simplemente se disolviera en el plasma. Conforme O_2 enlaza hemoglobina, la proteína cambia su forma, lo que altera su color. La sangre oxigenada o “rica en O_2 ” es de un rojo cereza brillante, y la sangre desoxigenada o “pobre en oxígeno” es rojo marrón y parece azulosa a través de la piel. Por esta razón la sangre rica en oxígeno se representa como roja, y la sangre pobre en oxígeno como azul.

El dióxido de carbono producido por la respiración celular se difunde desde las células a través del fluido intersticial hacia capilares cercanos. Entonces el CO_2 es transportado en el torrente sanguíneo hacia las membranas respiratorias de los alveolos. La sangre transporta CO_2 en tres formas diferentes, como se muestra en la secuencia numerada de la FIGURA 34-11b. Alrededor de 10% se disuelve en el plasma ①, un 20% se enlaza a hemoglobina después de que se difunde en eritrocitos ②, y la mayor parte de él (más o menos 70%) se combina con agua en los eritrocitos para formar iones bicarbonato (HCO_3^-) ③. Esta reacción se cataliza mediante la enzima anhidrasa carbónica:



La mayor parte del H^+ que se libera durante esta reacción permanece enlazado a la hemoglobina en los eritrocitos, lo cual ayuda a evitar que el plasma sanguíneo se vuelva demasiado ácido (una condición potencialmente mortal). Entonces el HCO_3^- se difunde en el plasma ④. Estas reacciones mantienen baja la cantidad de CO_2 disuelto en plasma, lo cual aumenta el gradiente de CO_2 para difundirse hacia el plasma desde las células corporales donde los niveles de CO_2 son relativamente altos.

El gradiente de CO_2 se invierte cuando la sangre alcanza los capilares pulmonares, donde el CO_2 disuelto se difunde desde el plasma hacia los alveolos. La reducción en CO_2 plasmático favorece la reacción inversa que regenera CO_2 y H_2O a partir de bicarbonato ⑤:

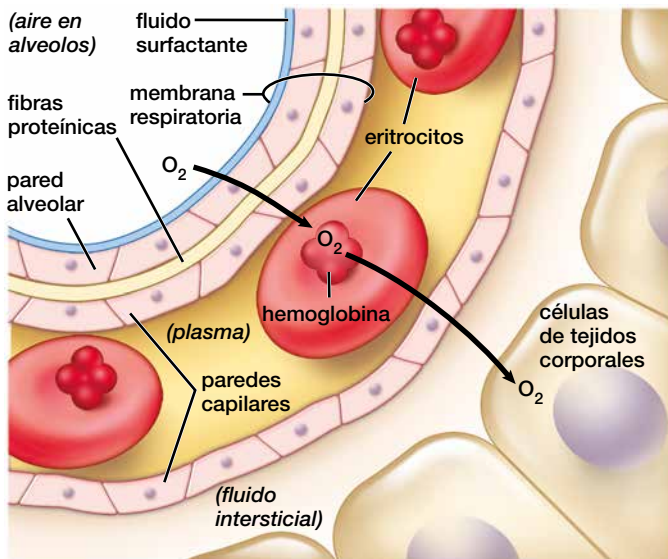


Los resultantes CO_2 y H_2O se difunden desde los eritrocitos hacia el plasma. El aumento de CO_2 plasmático promueve la difusión de CO_2 a través de la membrana respiratoria y hacia el aire dentro de los alveolos, el cual se expulsa durante la exhalación ⑥.

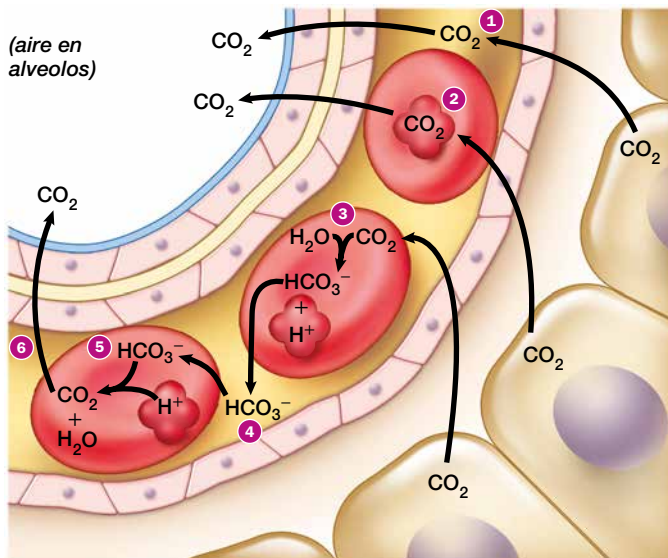
COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo la estructura de los alveolos facilita el intercambio de gases?
- describir cómo se transportan e intercambian O_2 y CO_2 entre los pulmones y las células corporales?



(a) Transporte de O_2 desde los pulmones hacia los tejidos



(b) Transporte de CO_2 desde los tejidos hacia los pulmones

▲ **FIGURA 34-11 Transporte de oxígeno y dióxido de carbono** (a) El alto contenido de O_2 del aire en los alveolos favorece la difusión de O_2 a través de la membrana respiratoria hacia los capilares alveolares. Aquí, O_2 enlaza laxamente hemoglobina y se transporta hacia las células corporales. En las células corporales, donde O_2 es menor, O_2 se difunde de la hemoglobina, fuera de los capilares, a través del fluido intersticial, y hacia las células. (b) El CO_2 se difunde desde las células corporales y hacia los capilares por una de tres rutas; véanse los pasos numerados en el texto principal.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué es importante que los iones de hidrógeno (que se generan cuando se forma bicarbonato) permanezcan enlazados a la hemoglobina?

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Esforzarse para respirar, con alto riesgo

Desde las playas oceánicas hasta las cimas de las montañas, el aire contiene alrededor de 21% de O_2 . Pero conforme ganas altitud, el aire se vuelve más delgado, de modo que cada respiración de aire contiene menos moléculas. Por ejemplo, a 2286 metros (un nivel razonable de entrenamiento a gran altura) con cada respiración inhalas sólo 77% de moléculas de oxígeno que respirarías a nivel del mar. Menos moléculas de O_2 se difunden en los capilares alveolares, lo que reduce el oxígeno sanguíneo. Esto al inicio dispara respiración más rápida y más profunda, mientras que estimula la producción de EPO (véase el Capítulo 33). Conforme aumentan tu conteo de eritrocitos y tu correspondiente nivel de hemoglobina, tu sangre es capaz de transportar más O_2 .

Entrenar a gran altitud es magnífico para competencia a gran altitud porque el cuerpo se aclimata y se acostumbra al ejercicio extremo con oxígeno reducido. Entonces, después de tres o cuatro semanas de entrenamiento a gran altitud, la hemoglobina elevada persiste durante algunas semanas después de regresar al nivel del mar. Parece que, como las inyecciones de EPO, el entrenamiento a gran altitud debe aumentar el rendimiento atlético en un evento a baja altitud, pero sorprendentemente no es así. ¿Por qué? Una razón importante es que, a pesar de la hemoglobina elevada, los músculos de los atletas que entrenan a altitud nunca reciben tanto oxígeno como lo hacen a nivel del mar y por tanto nunca pueden empujar a su máximo potencial. Como resultado, las sesiones de entrenamiento a gran altitud son menos efectivas y los atletas son incapaces de alcanzar o mantener su condición pico a baja altitud.

Muchos mejores resultados en competencias a baja altitud se logran con un régimen “vive alto-entrena bajo”, en el cual los atletas viven a 2100-2400 metros y descienden a altitudes mucho menores para entrenar. Pero esto es inconveniente y costoso. Las tiendas de altitud (FIG. 34-12) son una alternativa atractiva, que permite a los atletas entrenar intensamente a baja altitud, mientras duermen y descansan bajo condiciones que simulan el menor oxígeno disponible a grandes altitudes. A nivel del mar, una tienda de altitud configurada para simular 2200 metros removerá 23% del oxígeno sin cambiar la presión del aire. Pero, ¿esto realmente imita el vivir a gran altitud, donde la presión del aire global se reduce?



▲ FIGURA 34-12 Un atleta “entrena” en una tienda de altitud.

¿Funcionan las tiendas? Estudios han producido resultados no concluyentes porque se usaron diferentes métodos y porque las personas responden de manera diferente como resultado de los genes, los niveles de entrenamiento y muchos otros factores, incluido el problema de que muchas personas no duermen muy bien en ellas.

¿Y qué hay de las máscaras de entrenamiento “de altitud”? ¿Imitan algún aspecto del entrenamiento de altitud? Algunos anuncios publicitarios afirman que estas máscaras te permiten simular altitudes de 900 metros a más de 5 mil al ajustar el tamaño de las aberturas de las válvulas. Usar la máscara restringe el flujo de aire a través de tu nariz y boca, pero el aire que entra a tus pulmones no está a menor presión, de modo que estos dispositivos no imitan el entrenamiento de altitud.

CONSIDERA ESTO Las máscaras de entrenamiento, el entrenamiento de altitud y las tiendas de altitud son formas legales de estimular la producción de eritropoyetina y aumentar el conteo de eritrocitos para mejorar la capacidad de transporte de O_2 de la sangre. ¿Estos enfoques difieren, en una forma fundamental, de la transfusión de eritrocitos tomados de la propia sangre o de la inyección de EPO sintética? Además, ¿cómo los diferentes métodos de entrenamiento descritos aquí afectan la justicia de las competencias deportivas?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

34.1 ¿Por qué intercambiar gases y cuáles son los requisitos para el intercambio de gases?

Los sistemas respiratorios de los animales permiten la respiración celular al suministrar O_2 , lo cual permite la producción de ATP durante la respiración celular, y al retirar el producto de desecho CO_2 . El intercambio de gases en todos los animales depende tanto del flujo masivo como de la difusión. La transferencia de gases entre el ambiente y las

células corporales durante la respiración requiere aire o agua que lleven O_2 y CO_2 disueltos para moverse mediante flujo masivo que pasa por la superficie respiratoria. Las superficies respiratorias deben ser húmedas, delgadas y suficientemente grandes como para proporcionar O_2 adecuado para la respiración celular. El intercambio de O_2 y CO_2 entre la superficie respiratoria y las células del cuerpo ocurre mediante difusión a través de membranas respiratorias, flujo masivo en el sistema circulatorio y luego difusión a través de membranas celulares.

34.2 ¿Cómo las adaptaciones respiratorias minimizan las distancias de difusión?

En los ambientes acuáticos, los animales con cuerpos muy pequeños o aplanados y bajas demandas metabólicas pueden carecer de órganos respiratorios especializados y depender exclusivamente de la difusión

a través de la superficie corporal. Los animales más grandes y más activos evolucionaron sistemas respiratorios especializados. Los animales acuáticos, como peces y anfibios larvarios, con frecuencia poseen branquias. En tierra, las superficies respiratorias deben estar protegidas, sostenidas y húmedas internamente. Estos requisitos condujeron a la evolución de tráqueas en los insectos y pulmones en los vertebrados terrestres. Anfibios, reptiles no aves y aves tienen sistemas respiratorios cada vez más eficientes que apoyan las crecientes demandas de intercambio de gases.

34.3 ¿Cómo se lleva aire a través del sistema respiratorio humano?

El sistema respiratorio humano incluye una porción conductora que consta de la nariz y la boca, faringe, laringe, tráquea, bronquios y bronquiolos, que conducen a los alveolos que intercambian gases. La inhalación activamente lleva aire a los pulmones mediante la contracción del diafragma y los músculos intercostales, que expanden la cavidad torácica. La exhalación ocurre de manera pasiva cuando el diafragma y los músculos intercostales se relajan, lo que reduce el volumen de la cavidad torácica y expulsa el aire. La respiración está controlada por el centro respiratorio del bulbo raquídeo. La tasa de respiración está controlada por receptores que monitorizan los niveles de CO_2 y O_2 en la sangre.

34.4 ¿Cómo ocurre el intercambio de gases en el sistema respiratorio humano?

Los bronquiolos conducen aire hacia sacos de aire microscópicos llamados alveolos, donde ocurre el intercambio de gases con la sangre capilar. Los gases se difunden a través de la membrana respiratoria, que consta de una sola capa de células alveolares y una de capilares. La sangre en la red capilar densa que rodea los alveolos absorbe O_2 del aire alveolar y libera CO_2 en ella.

El oxígeno que entra a los capilares pulmonares se recoge mediante hemoglobina dentro de eritrocitos. La sangre transporta O_2 hacia los tejidos corporales, donde se difunde afuera. El dióxido de carbono se difunde desde los tejidos hacia la sangre. La mayor parte se transporta como iones bicarbonato (HCO_3^-), parte se enlaza a hemoglobina, y una pequeña cantidad se transporta disuelto en plasma sanguíneo. Al llegar a los capilares pulmonares, el CO_2 se difunde afuera en los alveolos para ser exhalado.

Términos clave

alveolos 648	inhalación 648
branquias 643	intercambio a contracorriente 643
bronquio 648	laringe 647
bronquiolos 648	maniobra Heimlich 648
centro de respiración 649	membrana respiratoria 651
cuerdas vocales 648	porción conductora 647
diafragma 648	porción de intercambio de gases 647
epiglotis 648	pulmón 644
espiráculo 644	respiración 641
exhalación 648	sistema respiratorio 642
faringe 647	tráquea (humana) 648
flujo masivo 641	tráquea (insecto) 644
hemoglobina 652	

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- ¿Cuál de las siguientes afirmaciones de los sistemas respiratorios *no* es verdadera?
 - Transportan dióxido de carbono.
 - Requieren membranas húmedas para el intercambio de gases.

- Minimizan las distancias a través de las cuales deben difundirse los gases.
 - Trabajan estrechamente con los sistemas circulatorios.
- El intercambio a contracorriente de gases
 - ocurre en las tráqueas de los insectos.
 - depende del flujo masivo y de la difusión.
 - es importante para el intercambio de gases de platelmintos.
 - fuerza a los peces a seguir nadando para obtener suficiente oxígeno.
 - ¿Cuál de los siguientes enunciados es falso?
 - Los moluscos pueden usar branquias.
 - Las traqueolas llevan aire a las células corporales de los insectos.
 - Los parabronquios se encuentran en la porción conductora de los sistemas respiratorios mamíferos.
 - La tráquea humana se ramifica para formar dos bronquios.
 - La respiración cutánea
 - es importante para muchos reptiles.
 - hace que los pulmones de los mamíferos se expandan.
 - ayuda a proteger a los animales de la contaminación del aire.
 - no puede ocurrir a través de la piel seca.
 - ¿Cuál de los siguientes enunciados es verdadero?
 - La anhidrasa carbónica se encuentra en el plasma.
 - La hemoglobina cambia de color ligeramente cuando enlaza oxígeno.
 - Todos los vasos sanguíneos pueden intercambiar gases con sus tejidos circundantes.
 - El centro respiratorio del cerebro es más sensible a los cambios en el nivel de oxígeno en la sangre.

Llena los espacios

- Tres tipos de organismos que carecen de sistemas respiratorios especializados son _____, _____ y _____. Estos animales dependen por completo del proceso de _____ para el intercambio de gases.
- El aire entra a los cuerpos de los insectos a través de aberturas llamadas _____. Los _____ de los insectos son tubos que conducen aire cerca de cada célula corporal; esto es necesario porque la _____ de los insectos no puede distribuir gases de manera adecuada.
- ¿Cuál parte de la porción conductora del sistema respiratorio se comparte con el tracto digestivo? _____. ¿Qué estructura usualmente evita que al comida entre a la laringe? _____. Después de pasar por la laringe, el aire viaja en secuencia a través de _____, _____ y _____, después de lo cual entra a la porción de intercambio de gases del sistema respiratorio, que consta de _____.
- En los pulmones, el oxígeno se difunde hacia vasos sanguíneos llamados _____. La mayor parte del oxígeno en la sangre se transporta mediante una proteína llamada _____. La mayor parte del dióxido de carbono en la sangre se transporta en forma de iones _____. Las células requieren oxígeno y liberar dióxido de carbono porque generan energía usando el proceso de _____.
- La membrana respiratoria se encuentra en _____. Esta membrana consta de la pared de _____ y la pared de _____ unidas mediante hebras de proteína. La membrana respiratoria tiene (¿cuántas?) _____ células de grosor. El interior de la membrana respiratoria está recubierta con un fluido acuoso que contiene _____.

6. El aire se inhala cuando el _____ y los músculos intercostales se contraen, lo que hace que la cavidad torácica _____. En contraste, la exhalación es un proceso _____, que se produce al permitir que estos músculos _____. La respiración es impulsada por neuronas del _____ ubicadas en el _____ del cerebro. La tasa respiratoria aumenta cuando receptores detectan un exceso de _____ en la sangre.

Preguntas de repaso

- Describe cómo funcionan las branquias de los peces, incluido el concepto básico de intercambio a contracorriente. ¿Por qué este proceso es importante para permitir al pez extraer oxígeno del agua?
- ¿Cómo cambia el sistema respiratorio de una rana cuando experimenta metamorfosis? ¿Por qué son necesarios estos cambios?
- Describe el sistema respiratorio de aves y cómo permiten que el aire rico en oxígeno entre a los pulmones durante la inhalación y la exhalación.
- Traza la ruta que toma el aire en el sistema respiratorio mamífero, menciona las estructuras a través de las cuales fluye el aire y la estructura donde ocurre el intercambio de gases.
- Explica algunas características importantes de los animales en ambientes húmedos que hagan innecesarios los sistemas respiratorios especializados.
- ¿Cómo inicia la respiración? ¿Cómo se ajustan la tasa y la profundidad de la respiración, y cuál gas sanguíneo está más firmemente regulado?
- ¿Cuáles eventos ocurren durante la inhalación humana? ¿Durante la exhalación? ¿Cuál de éstos es siempre un proceso activo?
- Compara el flujo masivo y la difusión. Explica cómo el flujo masivo y la difusión interactúan para promover el intercambio de gases entre aire y sangre y entre sangre y tejidos.
- Compara el transporte de CO_2 y de O_2 en la sangre. Incluye la fuente y el destino de cada uno, y qué proceso fisiológico hace necesario el intercambio de gases.
- Explica cómo la estructura y el ordenamiento de los alveolos los hacen muy adecuados para su papel en el intercambio de gases.

Aplicación de conceptos

- Los trasplantes corazón-pulmón se realizan en algunos casos en los cuales ambos órganos han sido dañados por fumar cigarrillos. Dada la escasez de donadores de órganos, ¿qué criterios usarías para seleccionar un receptor para dicho trasplante?
- La nicotina es responsable de volver adictos a los fumadores. Analiza las ventajas y desventajas tanto de los cigarrillos con tabaco bajos en nicotina y de los cigarros electrónicos artificiales que emiten nicotina en vapor de agua con aroma atractivo, en comparación con el fumar cigarrillos regulares.
- Mary, una obstinada niña de 3 años de edad, amenaza con contener su respiración hasta que muera si no hace lo que quiere. ¿Podrá llevar a cabo su amenaza? Explica.

35

NUTRICIÓN Y DIGESTIÓN

ESTUDIO DE CASO

Morir por ser delgado

PARA MUCHAS MODELOS Y ARTISTAS, satisfacer las expectativas de delgadez es una batalla continua que puede conducir a una tragedia. La ex supermodelo Carré Otis es un buen ejemplo. Después de requerir cirugía cardíaca de emergencia a los 30 años de edad, luego de años de matarse de hambre, ahora es vocera de la Asociación Nacional de Trastornos de la Alimentación, que ayuda a otros a evitar el daño que sufrió su cuerpo. “Era común que las jovencitas con quienes trabajé tuvieran un ataque cardíaco; si no se atiende un trastorno de la alimentación, éste puede ser una enfermedad mortal.” Además de lastimarse ellas mismas, las modelos macilentas de las pasarelas establecen un estándar inalcanzable para las personas jóvenes de peso normal quienes, en comparación, se ven a sí mismas como gordas. Aproximadamente 95% de los trastornos de la alimentación ocurren en personas entre 12 y 26 años de edad.

Los trastornos de la alimentación incluyen dos condiciones en especial serias: anorexia y bulimia. Quizás 1% de las mujeres sufrirán de anorexia durante sus vidas. Las personas con anorexia experimentan un intenso temor de aumentar de peso; aunque sus cuerpos pueden volverse esqueléticos, se perciben a sí mismas como gordas. En respuesta, comen muy poco alimento y en ocasiones se ejercitan de manera compulsiva, con lo que queman esencialmente toda su grasa corporal y descomponen el tejido muscular para suministrar sus necesidades de energía. La anorexia también perturba las funciones digestivas, reproductivas, endocrinas y cardíacas. Alrededor de dos de cada 10 personas con anorexia morirán de manera prematura por causas relacionadas con el trastorno, incluidas cardiopatías y suicidio.

Las personas con bulimia, algunas de las cuales también son anoréxicas, se involucran en comilonas y consumen cantidades enormes de alimento en un corto tiempo. Para purgar el alimento de sus cuerpos se inducen el vómito o se sobredosifican con laxantes, y también pueden involucrarse en ejercicio excesivo.

Los trastornos de la alimentación ocurren con una frecuencia de alrededor de tres veces más en las mujeres, pero los hombres también son víctimas. Un hombre de 17 años de edad con anorexia



Las modelos delgadas, como Chloe Memisevic, son populares en la industria de la moda.

explicaba: “me despertaba algunos minutos más temprano... luego hacía unas cien planchas y algunas abdominales, después me duchaba, me vestía, bajaba las escaleras, lo escondía [mi desayuno], después lo tiraba al retrete cuando iba a lavarme los dientes... Y enseguida hacía más planchas”. Las celebridades que han batallado con los trastornos de la alimentación incluyen a Daniel Johns, Ashley Hamilton, Lindsay Lohan, Kesha y Lady Gaga, así como Isabelle Caro, una de las varias modelos de pasarela que murieron por complicaciones de la anorexia.

¿Qué nutrientes requiere tu cuerpo y cómo extrae los nutrientes del alimento que consumes? ¿Qué ocurre cuando comes en exceso o, por el contrario, dejas de comer?

DE UN VISTAZO

35.1 ¿Qué nutrientes necesitan los animales?

35.2 ¿Cómo ocurre la digestión?

35.3 ¿Cómo digieren los alimentos los seres humanos?

35.1 ¿QUÉ NUTRIENTOS NECESITAN LOS ANIMALES?

Ya sea que comas coliflor o una barra de dulce, tu comida contiene nutrientes importantes. Los **nutrientes** son sustancias obtenidas de los alimentos que los organismos necesitan para mantenerse sanos. Los nutrientes animales caen en seis categorías principales: carbohidratos, lípidos, proteínas, minerales, vitaminas y agua. Estas sustancias proporcionan energía y materiales brutos para sintetizar las moléculas de la vida.

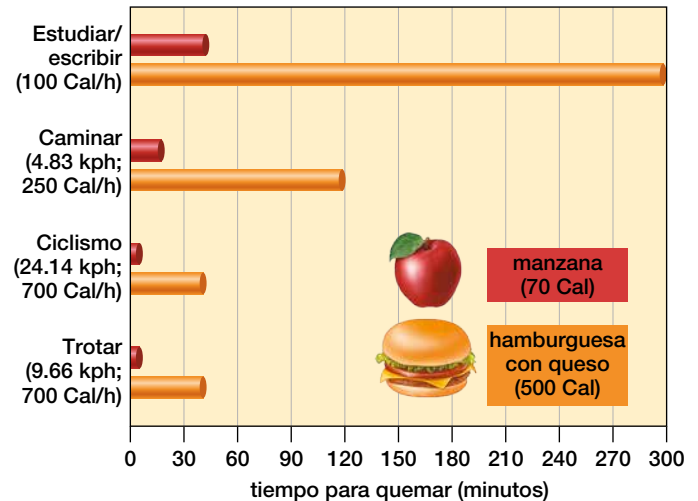
La energía proveniente de los alimentos impulsa las actividades metabólicas

Las células dependen de un suministro continuo de energía para mantener su increíble complejidad y amplio rango de actividades. Privadas de energía, las células comienzan a morir en cuestión de minutos. Los nutrientes que proporcionan energía son carbohidratos (azúcares y almidones), lípidos (grasas y aceites) y proteínas. En la dieta estadounidense promedio, los carbohidratos suministran alrededor de 50% de las calorías, 35% de grasas y aceites, y más o menos 15% de proteínas. El contenido energético de estos nutrientes se expresa en **Calorías** ("C" mayúscula), una unidad que representa mil calorías ("c" minúscula). Una **caloría** es la cantidad de energía que se requiere para elevar la temperatura de 1 gramo de agua en 1 °C. El cuerpo humano promedio, en reposo, quema alrededor de 70 Calorías por hora, pero este valor está influido por varios factores. Por ejemplo, las personas difieren en su **tasa metabólica** en reposo, su tasa de gasto de energía en reposo. El tejido muscular quema más calorías que las grasas, de modo que un individuo musculoso, incluso en reposo, consume más calorías que una persona que tiene el mismo peso en grasa. Consulta la **FIGURA 35-1** para tener una idea aproximada de cómo ciertas actividades queman calorías. Los atletas bien entrenados temporalmente pueden quemar casi 20 Calorías por minuto durante ejercicio vigoroso.

Los carbohidratos son una fuente de energía rápida

Los carbohidratos incluyen azúcares como glucosa, de las cuales las células derivan la mayor parte de su energía; sacarosa (azúcar de mesa), y polisacáridos, cadenas largas de moléculas de azúcar (véase el Capítulo 3). Celulosa, almidón y glucógeno son polisacáridos compuestos de cadenas de glucosa. La celulosa, el principal componente estructural de las paredes de las células vegetales, es el carbohidrato más abundante sobre el planeta, pero sólo algunos tipos de organismos pueden digerirlo, como se describe más adelante. El almidón es el principal material de almacenamiento de energía de las plantas y una fuente de energía importante para los seres humanos y muchos otros animales.

En ocasiones los atletas "se cargan de carbohidratos" antes de competir, al consumir alimentos ricos en almidón, como patatas y pasta. Esto permite que sus cuerpos produzcan un carbohidrato



▲ **FIGURA 35-1** Considerar las calorías al comer Si tu hamburguesa con queso tiene mayonesa, ¡debes añadir otras 100 calorías! Necesitarías caminar alrededor de 30 minutos más para quemarlas.

que no se encuentra en los alimentos: glucógeno. El glucógeno es un carbohidrato que se sintetiza y almacena en el hígado y los músculos de los cuerpos animales para proporcionar una fuente de energía rápida. Aunque los seres humanos pueden acumular cientos de kilogramos de grasa, la mayoría puede almacenar menos de medio kilogramo de glucógeno. Durante ejercicio como correr, medio kilogramo de glucógeno puede impulsar casi 30 kilómetros de carrera.

Grasas y aceites son las fuentes de energía más concentradas

Grasas y aceites son las fuentes de energía más concentradas, y contienen más del doble de Calorías por unidad de peso que los carbohidratos o las proteínas (aproximadamente nueve Calorías por gramo para grasas, en comparación para casi cuatro Calorías por gramo para proteínas y carbohidratos). Cuando la dieta de un animal proporciona más energía de la que se gasta, la mayor parte de la energía en exceso se almacena como grasa corporal. Además de su alto contenido calórico, la grasa es hidrofóbica, de modo que ni atrae agua ni se disuelve en ella, como hacen los carbohidratos y proteínas. Por esta razón, los depósitos de grasa no hacen que se acumule agua adicional en el cuerpo, de modo que la grasa almacena más Calorías para una cantidad dada de peso que otras moléculas. Minimizar el peso permite a un animal moverse más rápido (importante para escapar de los depredadores y cazar presas) y para usar menos energía cuando se mueve (importante cuando las fuentes de alimento son limitadas).

Además de almacenar energía, los depósitos de grasa pueden proporcionar aislamiento. La grasa, que conduce calor a sólo un tercio la tasas de otros tejidos corporales, con frecuencia se almacena en una capa directamente abajo de la piel. Aves y mamíferos



▲ **FIGURA 35-2 La grasa proporciona aislamiento** Este cachorro de foca puede soportar las heladas aguas del océano ártico porque una gruesa capa de grasa lo aísla del frío. La leche de su madre contiene hasta 48% de grasa, lo que hace que el cachorro gane casi 2.5 kg diarios durante el periodo de lactancia de 12 días.

que viven en climas polares y en aguas oceánicas heladas (como pingüinos, focas, ballenas y morsas) son particularmente dependientes de esta capa de aislamiento, que reduce la cantidad de energía que deben gastar para mantenerse calientes (**FIG. 35-2**).

Una tendencia evolutiva a almacenar grasa puede conducir a obesidad cuando el alimento es abundante

Puesto que los seres humanos evolucionaron bajo condiciones en las cuales las fuentes de alimento eran impredecibles, heredaron una fuerte tendencia a comer cuando el alimento está disponible, con frecuencia comiendo más de lo que necesitan. Sin embargo, las personas en algunas sociedades modernas ahora casi tienen acceso ilimitado a alimento de altas calorías. En este ambiente, la tendencia natural a comer en exceso puede convertirse en una carga, y algunas personas necesitan ejercer considerable fuerza de voluntad para evitar almacenar cantidades excesivas de grasa. El **índice de masa corporal (IMC)** es una herramienta imprecisa pero común para estimar un peso sano. El IMC se basa en la altura y el peso, pero no distingue entre diferencias en la constitución o la masa muscular. Para las personas con cantidades promedio de músculo, un IMC entre 18.5 y 24.9 se considera saludable. Cerca de 34% de todos los adultos estadounidenses tienen sobrepeso (IMC entre 25 y 29.9) y 35% adicional son obesos (IMC de 30 o más). Para calcular tu IMC, divide tu peso (en kilogramos) entre tu estatura (en metros) al cuadrado, o usa una de las tantas calculadoras en línea.

Los nutrientes esenciales proporcionan los materiales brutos para la salud

Tus células pueden sintetizar la mayor parte de las moléculas que requiere tu cuerpo (incluidos carbohidratos), pero no pueden sintetizar ciertos materiales brutos, llamados **nutrientes esenciales**, que deben suministrarse en la dieta.

Los nutrientes esenciales difieren para diferentes animales. Por ejemplo, la vitamina C (ácido ascórbico) es un nutriente esencial para las personas, pero no para la mayoría de otros animales porque pueden sintetizarlo. Los nutrientes esenciales para los seres humanos incluyen ciertos ácidos grasos y aminoácidos, varios minerales y vitaminas, y agua.

¿TE HAS PREGUNTADO ...

Tal vez hayas visto artículos que advierten el peligro de tener forma de manzana. Es cierto

que dónde almacenas tu grasa corporal es al menos tan importante como cuánta grasa acumulas. Se dice que las “manzanas” almacenan grasa abdominal visceral, lo cual es mucho menos saludable que almacenar grasa justo bajo la piel como hacen las “peras” en sus caderas y glúteos. ¿Cuál es la diferencia? La grasa visceral rodea los órganos dentro de la cavidad abdominal y liberan varias proteínas señalizadoras de células que por lo general se equilibran mutuamente al promover un metabolismo saludable. Pero en los individuos obesos, demasiada grasa visceral conduce a cambios en su constitución celular, lo que produce desequilibrios en sus secreciones. Este desequilibrio produce cambios metabólicos que conducen a un riesgo creciente de trastornos cardiovasculares, diabetes tipo 2 y varios tipos de cáncer. La tendencia a almacenar grasa visceral está influida por genes y también aumenta con la edad. Un firme y redondo “vientre abultado” es una señal que delata grasa visceral, pero ésta puede esconderse con rollos de grasa subcutánea (“bajo la piel”), el tipo blando que agarras con el puño. La grasa subcutánea es menos activa metabólicamente y tiene un riesgo para la salud mucho menor.

si las peras son más saludables que las manzanas?

De vuelta a manzanas y peras: la razón de circunferencias de cintura a cadera con frecuencia se usa como un indicador de almacenamiento de grasa visceral. Una manzana tiene una razón mayor que 0.85 para mujeres y 0.90 para hombres; la razón para peras es menor. Pero si tienes caderas pequeñas y mucha grasa subcutánea alrededor de la cintura, tu razón podría clasificarte como una manzana no sana. O podrías tener mucha grasa visceral pero ser clasificado como una pera saludable si tienes caderas grandes. Así que olvida la fruta. En general, una cintura grande (> 89 cm para mujeres, > 102 cm para hombres) es un indicador bastante confiable de grasa visceral y se asocia con riesgos para la salud. Por fortuna, cuando pierdes peso, en particular a través de ejercicio aeróbico, la grasa visceral tiende a ser la primera en desaparecer.

Ciertos ácidos grasos son esenciales en la dieta humana

Grasas y aceites son más que sólo una fuente de energía: algunos proporcionan **ácidos grasos esenciales**. Los ácidos grasos esenciales sirven como materiales en bruto para sintetizar moléculas involucradas en una gran variedad de actividades fisiológicas: ayudan a absorber vitaminas solubles en grasa (que se describen más adelante) y son importantes en la división celular, el desarrollo fetal y la respuesta inmunológica. Fuentes importantes de ácidos grasos incluyen aceites de pescado, canola, soja, lino y nueces.

Los aminoácidos forman los bloques constructores de las proteínas

Las proteínas forman músculo, tejido conectivo, uñas y pelo. También actúan como enzimas, receptores en las membranas celulares y anticuerpos. El cuerpo humano no puede sintetizar nueve (adultos) o 10 (infantes) de los 20 diferentes aminoácidos que usan en las proteínas. Estos **aminoácidos esenciales** deben obtenerse de alimentos ricos en proteínas, como carne, leche, huevos, nueces, frijoles y soja. Puesto que muchas proteínas vegetales son deficientes en algunos de los aminoácidos esenciales, los vegetarianos deben consumir varias plantas (por ejemplo, legumbres, granos y maíz) cuyas proteínas colectivamente proporcionan todos ellos. La deficiencia de proteínas puede provocar una condición debilitante

TABLA 35-1 **Minerales importantes para los seres humanos**

Mineral	Fuentes en dieta	Papeles importantes en el cuerpo	Síntomas de deficiencia
Calcio	Leche, queso, vegetales con hojas	Ayuda en la formación y mantenimiento de huesos y dientes; ayuda en la coagulación sanguínea; contribuye a la transmisión de impulsos nerviosos y la contracción muscular	Retraso en el crecimiento, raquitismo, osteoporosis
Fósforo	Leche, queso, carne, pollo, granos	Ayuda a mantener el pH de los fluidos corporales; contribuye a la formación de huesos y dientes; componente del ATP y de los fosfolípidos en las membranas celulares	Debilidad muscular, debilitamiento de huesos
Potasio	Carnes, leche, frutos	Ayuda a mantener el pH y la intensidad osmótica de los fluidos corporales; importante en la actividad del sistema nervioso	Náusea, debilidad muscular, parálisis
Cloro	Sal de mesa	Ayuda a mantener el pH y la intensidad osmótica de los fluidos corporales; componente del HCl producido por las glándulas gástricas; importante en la actividad del sistema nervioso	Calambres musculares, apatía, apetito reducido
Sodio	Sal de mesa	Ayuda a mantener el pH y la intensidad osmótica de los fluidos corporales; importante en la actividad del sistema nervioso	Calambres musculares, náusea
Magnesio	Granos enteros, vegetales con hojas, productos lácteos, legumbres, nueces	Ayuda a activar muchas enzimas	Temblores, espasmos musculares, debilidad, latido cardíaco irregular, hipertensión
Hierro	Carnes, legumbres, nueces, granos enteros, vegetales con hojas	Componente de la hemoglobina y muchas enzimas	Anemia por deficiencia de hierro (debilidad, resistencia reducida ante infecciones)
Flúor	Agua fluorada, mariscos	Componente de dientes y huesos	Aumento de caries; puede aumentar el riesgo de osteoporosis
Cinc	Mariscos, carne, cereales, nueces, legumbres	Constituyente de varias enzimas; componente de las proteínas requeridas para el crecimiento, olor y gusto normales	Retraso en el crecimiento, deterioro en el aprendizaje, inmunidad deprimida
Yodo	Sal yodada, mariscos, productos lácteos, muchos vegetales	Componente de las hormonas tiroideas	Bocio (agrandamiento de la glándula tiroides)
Cromo	Carnes, granos enteros	Ayuda a mantener los niveles normales de glucosa sanguínea	Insulina elevada en sangre; aumento en el riesgo de diabetes tipo 2

y potencialmente mortal llamada kwashiorkor (**FIG. 35-3**), que ocurre con más frecuencia en países golpeados por la pobreza.

Los minerales son elementos requeridos por el cuerpo

Los **minerales** son elementos que tienen muchos papeles cruciales en la nutrición animal. Minerales como calcio, magnesio y fósforo son constituyentes principales de huesos y dientes. Sodio, calcio y

potasio son esenciales para la contracción muscular y la conducción de impulsos nerviosos. El hierro es un componente central de la hemoglobina sanguínea, y el yodo se encuentra en las hormonas tiroideas. Los seres humanos también requieren cantidades traza de muchos otros minerales que se mencionan en la **TABLA 35-1**. Puesto que ningún organismo puede fabricar elementos, todos los minerales esenciales deben obtenerse de los alimentos o del agua que beben.

Las vitaminas tienen muchos papeles en el metabolismo

“¡Toma tus vitaminas!” es un refrán familiar en muchos hogares con niños. Las **vitaminas** son un grupo diverso de moléculas orgánicas que los animales no pueden sintetizar, pero que son necesarias para el funcionamiento celular, el crecimiento y el desarrollo. Las vitaminas esenciales en la nutrición humana se mencionan en la **TABLA 35-2**. Las vitaminas humanas se agrupan en dos categorías: solubles en agua y solubles en grasa.

Vitaminas solubles en agua Las vitaminas solubles en agua incluyen vitamina C así como los ocho compuestos que constituyen el complejo de vitamina B. Puesto que estas sustancias se disuelven en el plasma sanguíneo acuoso y se filtran en los riñones, no se almacenan en la sangre en cantidades considerables.

La mayoría de las vitaminas solubles en agua actúan como *coenzimas*, esto es: funcionan en conjunto con enzimas para promover reacciones químicas que suministran energía o sintetizan moléculas biológicas. Puesto que cada vitamina participa en varios procesos metabólicos, una deficiencia de una sola vitamina puede tener efectos de amplio espectro (véase Tabla 35-2). Por ejemplo, la deficiencia de la vitamina B niacina produce la lengua inflamada y las lesiones de la piel de pelagra (**FIG. 35-4**), así como algunos



FIGURA 35-3 El kwashiorkor es causado por deficiencia de proteínas Los músculos de esta joven víctima están atrofiados por falta de proteínas. Su vientre abultado es causado por músculos abdominales distendidos y acumulación de fluido porque los bajos niveles de proteína en sangre reducen la intensidad osmótica de la sangre, lo que hace que más fluido salga de los capilares sanguíneos.

TABLA 35-2

Vitaminas importantes para los seres humanos

Vitamina	Fuentes	Funciones en el cuerpo	Síntomas de su deficiencia
Soluble en agua			
Vitamina C (ácido ascórbico)	Cítricos y otros frutos, jitomates, vegetales con hojas	Ayuda a mantener cartílago, hueso y dentina (tejido duro de los dientes); ayuda en la síntesis de colágeno	Escorbuto (degeneración de la piel, dientes, encías y vasos sanguíneos, y hemorragias epiteliales)
Complejo B			
Vitamina B ₁ (tiamina)	Carne, cereales, guisantes y soja, pescado	Coenzima en el metabolismo de glucosa	Beriberi (debilidad muscular, cambios en los nervios periféricos, insuficiencia cardíaca)
Vitamina B ₂ (riboflavina)	Mariscos, productos lácteos, huevos	Componente de coenzimas involucradas en el metabolismo de energía	Labios enrojecidos, cuarteaduras en las comisuras de la boca, sensibilidad a la luz, visión borrosa
Vitamina B ₃ (niacina)	Carnes, pescado, vegetales con hojas	Componente de coenzimas involucradas en el metabolismo de energía	Pelagra (lesiones de la piel y gastrointestinales, y trastornos nerviosos y mentales)
Vitamina B ₅ (ácido pantoténico)	Carnes, granos enteros, legumbres, huevos; producto de bacterias intestinales	Componente de coenzima A, con un papel en la respiración celular	Fatiga, trastornos del sueño, coordinación deteriorada
Vitamina B ₆ (piridoxina)	Carnes, granos enteros, jitomates, patatas	Coenzima en el metabolismo de aminoácidos	Irritabilidad, convulsiones, trastornos de la piel, dolor muscular
Biotina	Legumbres, vegetales, carnes; producto de bacterias intestinales	Coenzima en el metabolismo de aminoácidos y en la respiración celular	Fatiga, depresión, náusea, trastornos de la piel, dolor muscular
Ácido fólico (folato)	Carnes, vegetales verdes y con hojas, granos enteros, huevos; producto de bacterias intestinales	Coenzima en el metabolismo de ácidos nucleicos y aminoácidos	Anemia, trastornos gastrointestinales, diarrea, defectos en el sistema nervioso en el feto y bajo peso al nacer
Vitamina B ₁₂	Carnes, huevos, productos lácteos	Coenzima en el metabolismo de ácidos nucleicos y otras rutas metabólicas	Anemia, trastornos neurológicos
Soluble en grasa			
Vitamina A	Vegetales verdes, amarillos, anaranjados y rojos; hígado; productos lácteos fortificados	Componente del pigmento visual; ayuda a mantener la piel y otras células epiteliales; promueve el desarrollo normal de dientes y huesos	Ceguera nocturna, ceguera permanente, aumento en la susceptibilidad ante infecciones
Vitamina D	Atún, salmón, huevos, productos lácteos fortificados y cereales; sintetizada por la piel en la luz solar	Promueve el crecimiento y mineralización de huesos; aumenta la absorción de calcio; puede mejorar la función inmunológica	Raquitismo (deformaciones óseas), deterioro esquelético
Vitamina E (tocoferol)	Nueces, granos enteros, vegetales con hojas, aceites vegetales	Antioxidante, puede reducir el daño celular de los radicales libres	Daño neurológico
Vitamina K	Vegetales con hojas; producto de bacterias intestinales	Importante en la coagulación sanguínea	Sangrado, hemorragias internas



trastornos del sistema nervioso. El ácido fólico, otra vitamina B, se requiere para sintetizar timina, un componente del ADN; la deficiencia de ácido fólico deteriora la división celular en todo el cuerpo. Es en particular importante que las mujeres embarazadas obtengan suficiente ácido fólico para suministrar al feto en rápido crecimiento. Las personas sólo obtienen vitamina B₁₂ al comer carne y productos lácteos o alimentos complementados con vitamina B₁₂. Aunque las deficiencias son más comunes que

◀ **FIGURA 35-4** La pelagra es causada por deficiencia de niacina. Los síntomas de la pelagra incluyen lesiones escamosas visibles en las piernas de este individuo.

las sobredosis, pueden ocurrir varios efectos colaterales si se consumen como complementos grandes excesos de vitaminas B.

Vitaminas solubles en grasa Las vitaminas solubles en grasa A, D, E y K tienen varias funciones (véase la Tabla 35-2). La vitamina A se usa para sintetizar las moléculas que capturan luz en la retina del ojo. La vitamina D se requiere para formación de hueso normal; una deficiencia puede conducir a raquitismo (**FIG. 35-5**). También contribuye al adecuado funcionamiento del sistema inmunológico. La luz solar estimula la síntesis de vitamina D en la piel; sin embargo, las personas que tienen poca exposición a luz solar no pueden sintetizar suficiente. Investigadores han descubierto que muchas mujeres adultas en Estados Unidos, en particular quienes tienen piel oscura (la cual reduce la penetración de luz solar), tienen niveles inadecuados de vitamina D. Los niños amamantados nacidos de madres deficientes en vitamina D están en particular riesgo de raquitismo. La vitamina E es un antioxidante que neutraliza los radicales libres que se forman en el cuerpo (véase el Capítulo 2). La vitamina K ayuda a regular la coagulación sanguínea. Las vitaminas solubles en grasa con el tiempo pueden acumularse en la grasa



▲ **FIGURA 35-5** El raquitismo es causado por deficiencia de vitamina D. Los huesos de este niño no absorbieron calcio adecuado, lo que los hizo blandos e incapaces de soportar el peso sin doblarse. Las piernas arqueadas resultantes pueden ser permanentes.

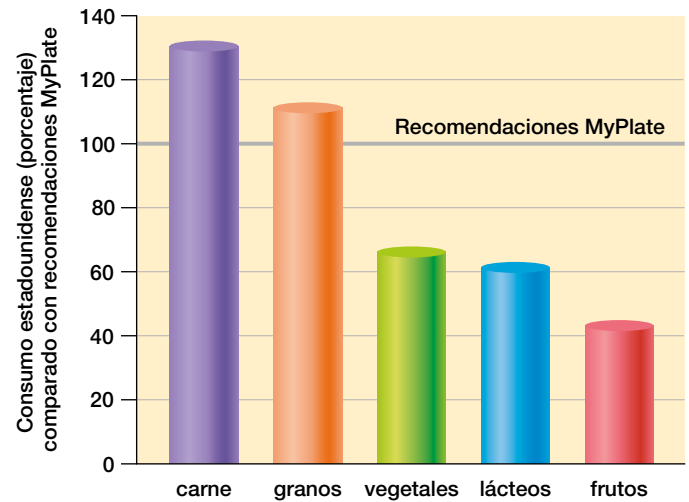
corporal; como resultado, algunas pueden alcanzar niveles tóxicos si se toman en megadosis como complementos.

El cuerpo humano es aproximadamente sesenta por ciento agua

Una persona puede sobrevivir mucho más tiempo sin alimentos que sin agua, que constituye alrededor de 60% del peso corporal total. Todas las reacciones metabólicas ocurren en una solución acuosa, y el agua participa de manera directa en reacciones de hidrólisis (véase el Capítulo 3) que descomponen proteínas, carbohidratos y grasas en moléculas más simples. El agua es el principal componente de saliva, sangre, linfa, fluido intersticial y el citosol dentro de cada célula. Al sudar, las personas usan la evaporación del agua para evitar sobrecalentamiento. La orina, que es sobre todo agua, es necesaria para eliminar productos de desecho celulares del cuerpo (véase el Capítulo 36).

Muchas personas eligen una dieta no balanceada

La abrumadora variedad de tentadores y convenientes alimentos procesados en un supermercado estadounidense típico o tienda de conveniencia facilitan tomar pobres elecciones nutricionales. El Departamento de Agricultura de Estados Unidos (USDA, por sus siglas en inglés) estableció lineamientos nutricionales en un sitio web interactivo llamado “ChooseMyPlate” (elige mi plato). El USDA también reporta que la dieta estadounidense promedio difiere mucho de estos lineamientos (FIG. 35-6). Para ayudar a las personas a realizar elecciones alimentarias informadas, se requiere que los alimentos empacados comercialmente ofrezcan información completa acerca del contenido de Calorías, fibra, grasas, azúcares y vitaminas (FIG. 35-7). A todo lo largo de Estados Unidos, cadenas de restaurantes y máquinas expendedoras ahora requieren proporcionar a los consumidores el contenido calórico de sus productos. Muchas cadenas de comida rápida ahora incluyen opciones sanas en sus menús.



▲ **FIGURA 35-6** Dietas estadounidenses promedio comparadas con recomendaciones MyPlate. El grupo “granos” incluye todos los alimentos elaborados a partir de granos (incluidos panes, pasta, tortillas, nachos, cereales para desayuno y galletas). Carne incluye pollo, res, puerco y pescado.

Fuente: Calculada por Economic Research Services RS/USDA con base en datos de varias fuentes. Nota: el arroz no se incluye en granos.

PENSAMIENTO CRÍTICO Si las recomendaciones de MyPlate para vegetales se duplicaran, ¿cómo cambiaría la altura de la barra de vegetales?

Información nutricional	
8 porciones por envase	
Tamaño de porción 2/3 taza (55 g)	
Cantidad por 2/3 taza	
Calorías	230
% VD*	
12%	Grasa total 8g
5%	Grasa saturada 1g
	Grasa trans 0g
0%	Colesterol 0mg
7%	Sodio 160mg
12%	Carbohidratos totales 37g
14%	Fibra dietética 4g
	Azúcares 1g
	Azúcares añadidos 0g
	Proteína 3g
10%	Vitamina D 2mcg
20%	Calcio 260mg
45%	Hierro 8mg
5%	Potasio 235mg
*Aquí se inserta pie de nota acerca de Valores Diarios (VD) y referencia a calorías.	

▲ **FIGURA 35-7** Etiqueta alimentaria revisada. La FDA estadounidense pronto requerirá etiquetas actualizadas como ésta en casi todos los alimentos y bebidas empacados. Las etiquetas reflejarán lineamientos dietéticos actualizados y tamaños de porción común reales, y será más fácil de leer e interpretar.

Fuente: <http://www.fda.gov/downloads/Food/GuidanceRegulation/GuidanceDocumentsRegulatoryInformation/LabelingNutrition/UCM387451.pdf>

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- mencionar los seis tipos principales de nutrimentos y el papel de cada uno en el cuerpo?
- explicar cómo se mide la energía de los alimentos y cómo el cuerpo obtiene, usa y almacena la energía?
- definir *nutrimentos esenciales* y describir cinco categorías diferentes de ellos?

ESTUDIO DE CASO / CONTINUACIÓN

Morir por ser delgado

Las personas con anorexia literalmente se matan de hambre, en ocasiones hasta morir. Entre 5 y 20% de las víctimas de anorexia con el tiempo mueren debido a este trastorno. La malnutrición puede dañar cada órgano en el cuerpo, incluidos hígado, riñones y corazón. Conforme se eliminan los depósitos de grasa, el cuerpo se alimenta a sí mismo con proteína del tejido muscular, incluido el músculo cardíaco, lo que provoca que el corazón se debilite. Los huesos pueden volverse débiles y quebradizos debido a deficiencias en calcio y fósforo y por desequilibrios hormonales que reducen la formación de hueso. Quienes padecen anorexia están en riesgo de muerte súbita debido a un desequilibrio de electrolitos. Estos minerales (incluidos potasio, cloro, sodio y calcio) forman iones en la sangre cuyas concentraciones deben regularse con precisión. Cuando se perturba la homeostasis de electrolitos pueden producirse arritmias mortales (latidos irregulares que no circulan sangre de manera adecuada).

Puesto que las personas con anorexia consumen muy poco alimento, la actividad muscular dentro del tracto digestivo se lentifica, y el estómago se encoge. ¿Cómo avanza la digestión en los individuos sanos?

35.2 ¿CÓMO OCURRE LA DIGESTIÓN?

La **digestión** es el proceso que físicamente muele el alimento y luego lo descompone químicamente. El **sistema digestivo** animal consta de una serie de compartimentos donde el alimento se procesa, así como órganos que producen secreciones que ayudan en la digestión. Los tractos digestivos de los animales son diversos y evolucionaron para satisfacer los retos planteados por la diversidad de dietas. Sin embargo, todos los sistemas digestivos deben lograr cinco tareas:

- 1. Ingestión** El alimento se lleva al tracto digestivo a través de una abertura, por lo general llamada **boca**.
- 2. Digestión mecánica** El alimento se rompe físicamente en piezas más pequeñas con un área superficial mayor para que las ataquen enzimas digestivas.
- 3. Digestión química** Partículas de alimento se exponen a enzimas y otras secreciones digestivas que descomponen las moléculas grandes en subunidades más pequeñas.
- 4. Absorción** Las subunidades pequeñas se transportan fuera del tracto digestivo y hacia el cuerpo a través de células que recubren el tracto digestivo. Aunque el tracto digestivo rodea y actúa sobre el alimento, los nutrimentos en realidad no entran al cuerpo hasta que son absorbidos.
- 5. Eliminación** Los materiales no digeribles se expulsan del cuerpo.

En las siguientes secciones explorarás algunos de los diversos mecanismos mediante los cuales los sistemas digestivos animales logran estas funciones.

En las esponjas, la digestión ocurre dentro de células individuales

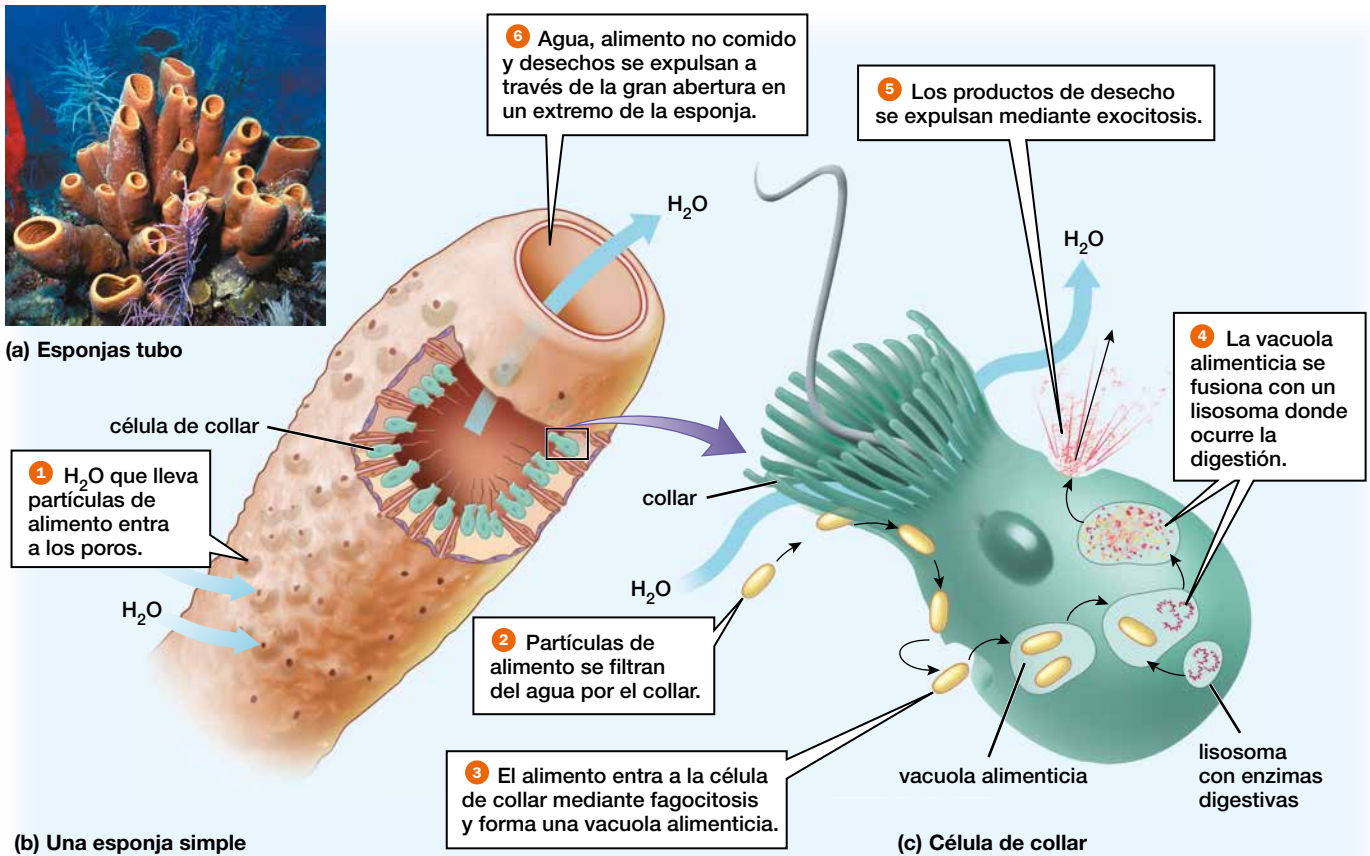
Las esponjas son los únicos animales que carecen de un sistema digestivo y dependen exclusivamente de **digestión intracelular**, en la cual toda la digestión ocurre dentro de células individuales (**FIG. 35-8**). Como puedes suponer, las esponjas sólo consumen partículas microscópicas, sobre todo bacterias. Las esponjas circulan agua de mar a través de poros en sus cuerpos **1**. Células de collar especializadas dentro de la esponja filtran el alimento del agua **2** y lo ingieren usando el proceso de fagocitosis (“comer células”; véase el Capítulo 5). Una vez ingerido por una célula, el alimento se encierra en un saco temporal llamado **vacuola alimenticia** **3**. La vacuola se fusiona con un **lisosoma**, un paquete de enzimas digestivas encerradas en membrana dentro de la célula **4**. El alimento se descompone dentro de la vacuola en moléculas más pequeñas que pueden absorberse en el citoplasma celular. Los restos no digeridos se expulsan mediante exocitosis **5** y salen de la esponja a través de una abertura en su pared corporal **6**.

El sistema digestivo más simple es una cámara con una abertura

Todos los animales, excepto las esponjas, evolucionaron una cámara dentro del cuerpo donde los trozos de alimento se descomponen mediante enzimas que actúan fuera de las células, un proceso llamado **digestión extracelular**. Una de las más simples de estas cámaras se encuentra en los cnidarios, como las anémonas de mar, hidras y medusas. La cámara digestiva cnidaria se llama **cavidad gastrovascular** y tiene una sola abertura a través de la cual el alimento se ingiere y los desechos se expulsan (**FIG. 35-9**). Los tentáculos urticantes capturan animales más pequeños y los llevan a través de la boca hacia la cavidad gastrovascular **1**. Células glandulares que recubren la cavidad secretan enzimas que comienzan a digerir la presa **2**. Células nutritivas que recubren la cavidad absorben entonces los nutrimentos y también engullen partículas de alimento mediante fagocitosis. Mayor digestión es intracelular, dentro de vacuolas alimenticias en las células nutritivas **3**. Puesto que los desechos no digeridos se expulsan de vuelta a través de la boca, sólo puede procesarse una comida a la vez.

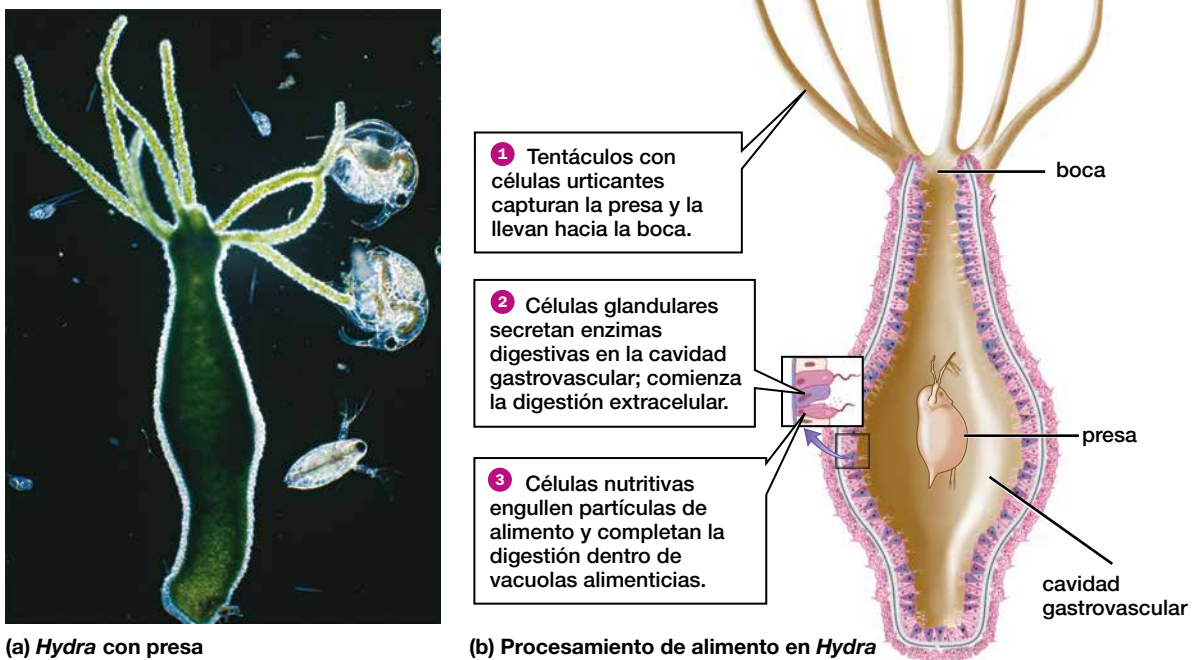
La mayoría de los animales tienen sistemas digestivos tubulares con compartimentos especializados

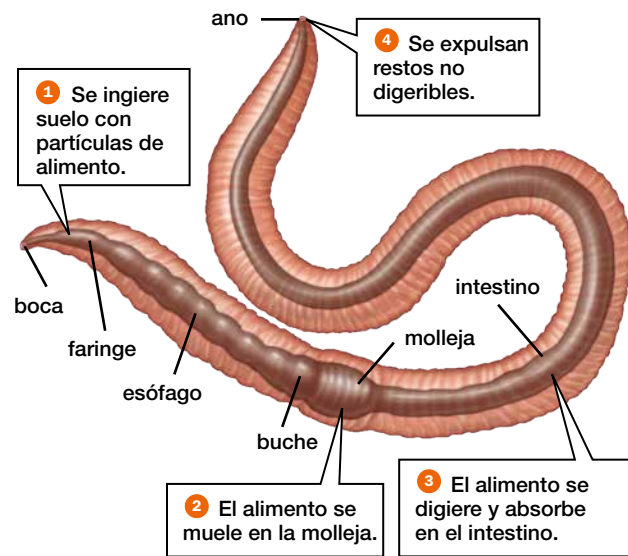
Un sistema digestivo con forma de saco no es adecuado para los animales que deben comer con frecuencia. La mayoría de los animales, incluidos invertebrados como moluscos, artrópodos, equinodermos y lombrices de tierra, así como todos los vertebrados, tienen sistemas digestivos que básicamente son tubos de una vía que comienzan con una boca y terminan con un ano. Regiones especializadas dentro del tubo procesan el alimento en una secuencia ordenada, lo llevan a la boca, físicamente lo muelen, enzimáticamente lo descomponen, absorben los nutrimentos y, por último, expulsan los desechos a través del ano.



▲ **FIGURA 35-8 Digestión intracelular en una esponja** (a) Esponjas tubo. (b) La anatomía de una esponja simple, que muestra la dirección del flujo de agua y la ubicación de las células de collar. (c) Una célula de collar ampliada para mostrar la digestión intracelular de bacterias.

▼ **FIGURA 35-9 Digestión en un saco** (a) Una *Hydra* captura pulgas marinas (*Daphnia*, pequeños crustáceos) en su cavidad gastrovascular. (b) Después de absorber los nutrientes, los desechos no digeridos se expulsan a través de la boca.





▲ **FIGURA 35-10** Un sistema digestivo tubular

La lombriz de tierra ofrece un buen ejemplo (**FIG. 35-10**). Conforme excava, la lombriz ingiere suelo y trozos de material vegetal que pasan a través del **esófago**, un tubo muscular que va desde la boca hacia el *buche*, un saco expandible donde se almacena el alimento **1**. Después el material se libera de forma gradual en la *molleja*, donde granos de arena ingeridos y contracciones musculares lo muelen en partículas más pequeñas **2**. En el intestino, enzimas atacan las partículas de alimento, y las pequeñas moléculas resultantes se absorben en el cuerpo de la lombriz **3**. El suelo restante que contiene material orgánico no digerido se expulsa a través del ano **4**.

Los sistemas digestivos vertebrados están especializados de acuerdo con sus dietas

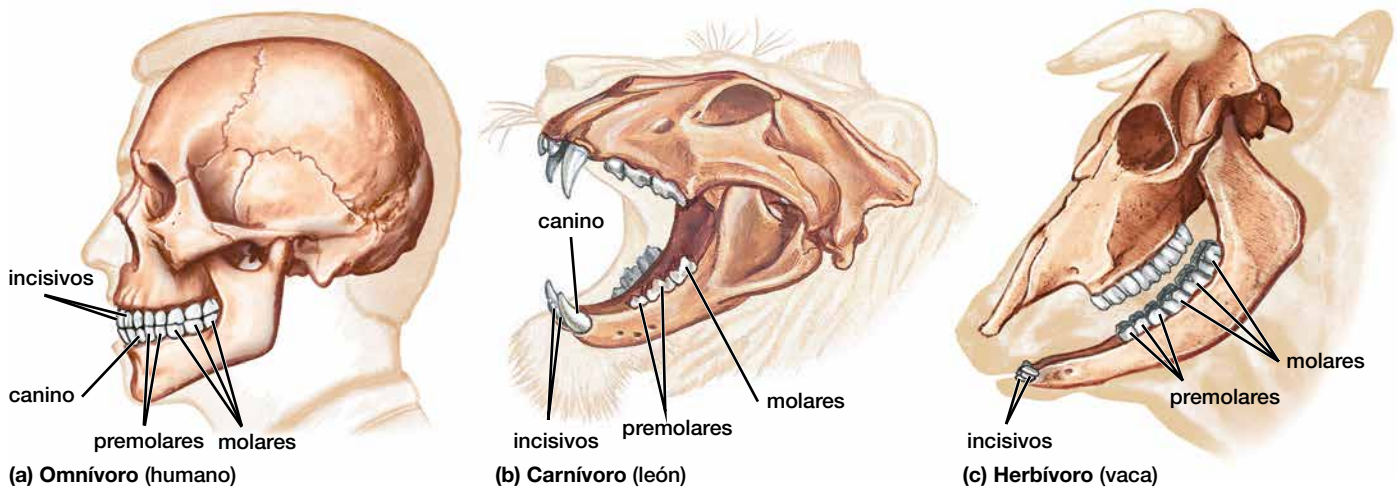
Diferentes tipos de animales tienen dietas radicalmente distintas. Los **carnívoros** (comedores de carne), como lobos, gatos, focas y aves depredadoras, comen otros animales. Los **herbívoros**, que sólo comen plantas, incluyen aves granívoras (comen granos); animales que pacen, como ciervos, camellos y vacas; y muchos roedores, como los ratones. Los **omnívoros** (que comen de todo), como los seres humanos, osos y mapaches, consumen y están adaptados para digerir fuentes de alimento tanto animal como vegetal. Los sistemas digestivos especializados permiten a los animales con diferentes dietas extraer la máxima cantidad de nutrientes de sus alimentos. Los principales órganos del sistema digestivo vertebrado son boca, esófago, estómago, intestino delgado e intestino grueso, pero algunos vertebrados tienen cámaras especializadas adicionales.

Los dientes se adaptan a diferentes dietas

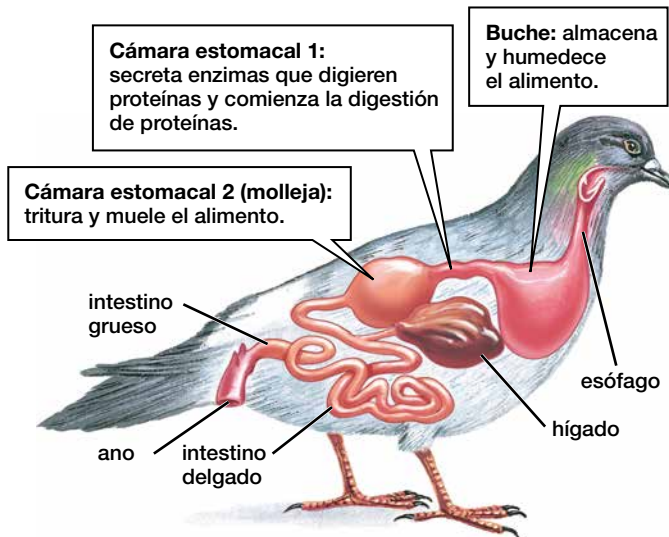
Los dientes están adaptados a la dieta (**FIG. 35-11**). La variada dieta omnívora de los humanos seleccionó el conjunto distintivo de dientes. Se tienen delgados incisivos planos para cortar el alimento. Puesto que los humanos no capturan presas con la boca, sus caninos son pequeños y no siempre afilados. Los premolares y molares tienen superficies relativamente grandes e irregulares para triturar y moler.

Si tienes un perro (un gato quizás no cumpla con esto), observa con detalle su boca. Los carnívoros tienen incisivos muy pequeños, pero caninos muy grandes para pinchar y desgarrar carne. Sus molares y premolares tienen bordes afilados para cortar a través de tendones y huesos. Ninguno de sus dientes está adaptado para moler o mascar; tienden a tragar su alimento en trozos.

Los herbívoros, como caballos, conejos, ciervos y vacas, por lo general carecen de caninos. Caballos y conejos tienen incisivos superiores e inferiores bien desarrollados para cortar plantas. En



▲ **FIGURA 35-11** Los dientes evolucionaron para adecuarse a diferentes dietas (a) Los humanos tienen incisivos cortantes, caninos reducidos, y premolares y molares aplanados para moler alimento vegetal y animal. (b) Los carnívoros tienen grandes caninos para asir y matar presas, incisivos reducidos, y premolares y molares adaptados para cortar en lugar de para moler. (c) Los herbívoros por lo general carecen de caninos y tienen premolares y molares aplanados para moler fibras vegetales duras.



▲ **FIGURA 35-12** Adaptaciones digestivas en las aves

los herbívoros **rumiantes** como las vacas, quienes regurgitan y vuelven a masticar su alimento parcialmente digerido, los incisivos superiores están sustituidos por una gruesa *almohadilla dental* coriácea. Los herbívoros rumiantes halan la vegetación hacia sus bocas con grandes lenguas flexibles y la muerden entre sus incisivos inferiores y sus almohadillas dentales. Los premolares y molares de todos los herbívoros tienen grandes superficies planas para moler material vegetal duro.

Los estómagos de las aves muelen alimento

Las aves carecen de dientes y tragan su alimento completo. En muchas aves, el alimento se almacena en una molleja expandible (**FIG. 35-12**). Después el alimento pasa de manera gradual hacia dos cámaras estomacales. La primera cámara parecida a tubo secreta enzimas que digieren proteínas que comienzan la descomposición de las proteínas, mientras la segunda, la molleja, es una cámara muscular de pared gruesa para moler recubierta con bordes o placas hechas de la proteína queratina (que también forma el pico del ave). La molleja tritura y muele el alimento usando contracciones musculares. Muchas aves tragan arena o piedras pequeñas que alojan en la molleja y les ayudan en el proceso de moler. Desde la molleja, partículas de alimento pulverizadas se liberan en el intestino delgado, donde se digieren aún más y sus nutrientes se absorben.

Cámaras estomacales especializadas permiten a los rumiantes digerir celulosa

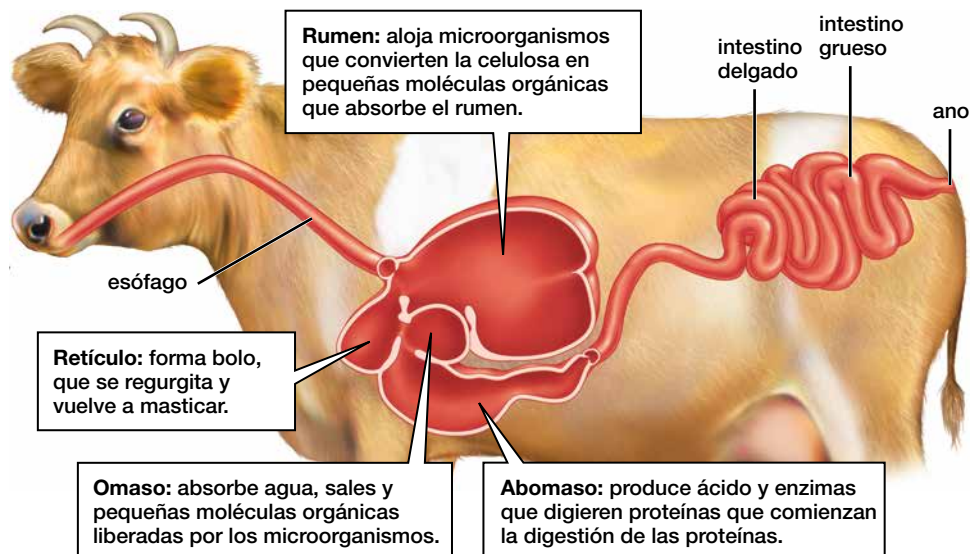
La celulosa que rodea cada célula vegetal es potencialmente una de las fuentes de energía alimenticia más abundante sobre la Tierra; no obstante, si los seres humanos estuviesen restringidos a una dieta de césped como las vacas, pronto morirían de hambre. Aunque la celulosa, como el almidón, consta de largas cadenas de moléculas de glucosa, resiste el ataque de las enzimas digestivas vertebradas debido a la forma en que los enlaces ligan sus moléculas de glucosa (véase el Capítulo 3). Sólo ciertos microorganismos y algunos invertebrados tienen enzimas que descomponen la celulosa.

La mayoría de los vertebrados herbívoros, incluidos conejos y caballos, y rumiantes como vacas, ovejas, cabras, ciervos, alces y camellos, obtienen energía de la celulosa sólo debido a sus **microbiomas**. Estas colonias especializadas de microorganismos en cámaras dentro de sus tractos digestivos les ayudan a digerir material vegetal, donde las bacterias tienen los papeles más importantes en la descomposición de la celulosa.

Los rumiantes tienen cámaras estomacales múltiples (**FIG. 35-13**). La digestión comienza en el *rumen*. El rumen de una vaca puede contener casi 150 litros y aloja la mayor parte de los microorganismos que descomponen la celulosa y otros carbohidratos. Los microorganismos fermentan los azúcares resultantes para obtener energía. En el proceso, liberan pequeñas moléculas orgánicas que suministran al menos la mitad de las necesidades de energía de la vaca; la vaca absorbe la mayoría de estas moléculas a través de la pared del rumen.

Después de digestión parcial en el rumen, el material vegetal semidigerido entra al retículo, donde forma masas llamadas bolo. El bolo se regurgita, mastica y luego se traga de vuelta hacia el rumen. (Los animales rumiantes con frecuencia se ven rumiando plácidamente, o masticando su bolo.) La masticación adicional expone más de la celulosa y los contenidos celulares a los microorganismos del rumen, que los digiere aún más.

De manera gradual, el material vegetal parcialmente digerido y muchos microorganismos se liberan en el *omaso*, donde se absorben agua, sales y las restantes moléculas orgánicas pequeñas liberadas por los microorganismos. Después el alimento entra al *abomaso*, donde se secretan ácido y enzimas que digieren proteínas para comenzar la digestión de proteínas. Aquí, la vaca



► **FIGURA 35-13** Los rumiantes tienen un estómago de múltiples cámaras

digiere no sólo proteínas vegetales, sino también los microorganismos que acompañan al alimento parcialmente digerido desde el rumen. Después la vaca absorbe la mayoría de los nutrimentos a través de las paredes de su intestino delgado.

La longitud del intestino delgado se correlaciona con la dieta

La mayor parte de la digestión química y la absorción de nutrimentos en los vertebrados ocurre en el intestino delgado. Los herbívoros tienen largos intestinos delgados, que ofrecen más oportunidad de extraer nutrimentos de su dieta de plantas algo difíciles de digerir. Los carnívoros tienen intestinos delgados más cortos que los herbívoros porque las proteínas son relativamente fáciles de digerir, y la digestión de proteínas comienza en el estómago.

El vínculo entre dieta y longitud del intestino delgado es evidente durante el desarrollo de la rana. Un renacuajo juvenil es un herbívoro comedor de algas con un intestino delgado alargado. Conforme se metamorfosea en una rana adulta carnívora (por lo general insectívora), su intestino delgado se acorta en casi dos tercios.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- mencionar y describir las cinco tareas básicas de todos los sistemas digestivos?
- comparar las diversas formas en cómo los invertebrados digieren alimento?
- explicar cómo los sistemas digestivos vertebrados se especializan para diferentes dietas?

35.3 ¿CÓMO DIGIEREN LOS ALIMENTOS LOS SERES HUMANOS?

El sistema digestivo humano (**FIG. 35-14**) está adaptado para procesar la gran variedad de alimentos de su dieta omnívora. Cada compartimento tiene secreciones digestivas particulares asociadas consigo, como se resume en la **TABLA 35-3**.

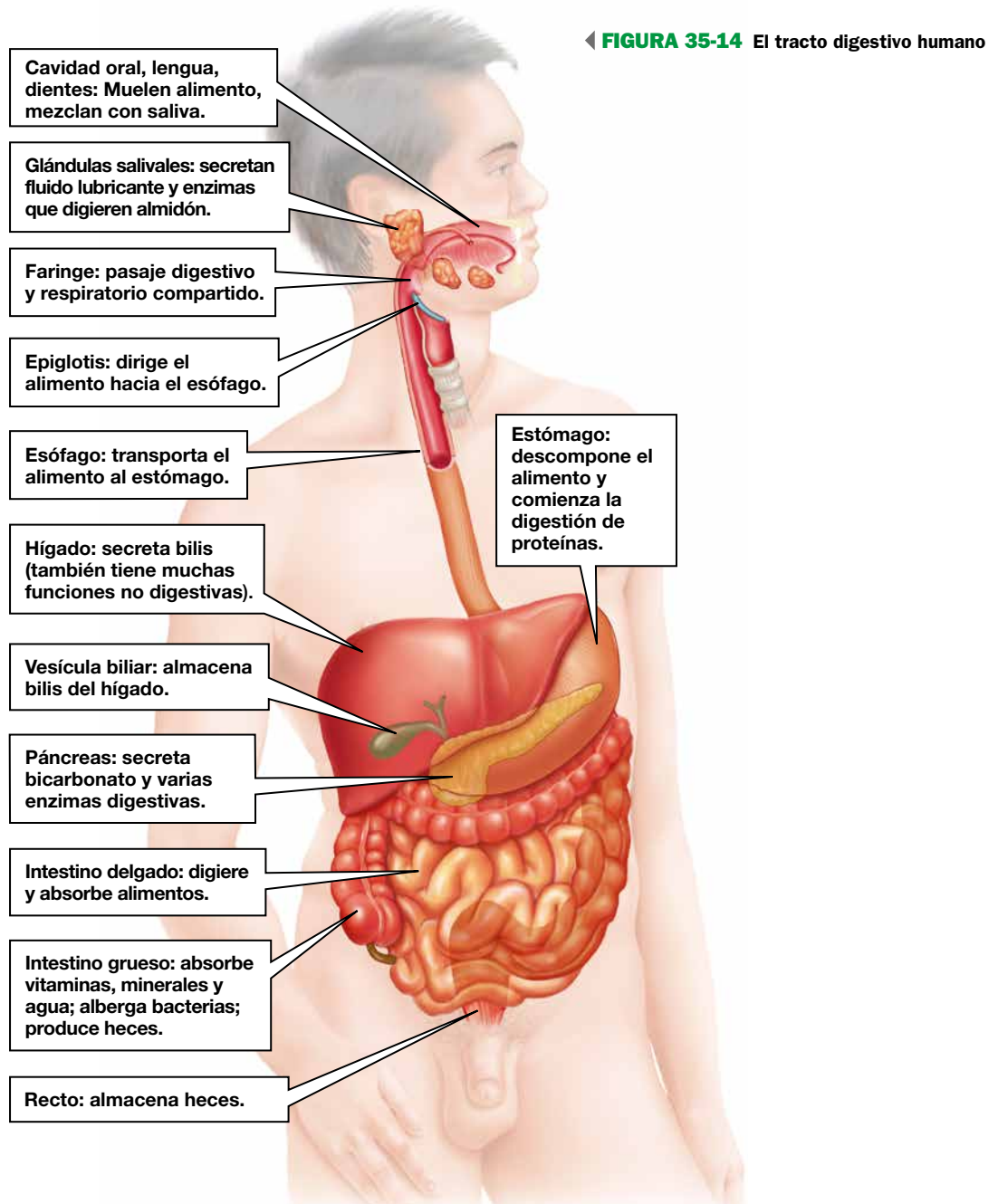


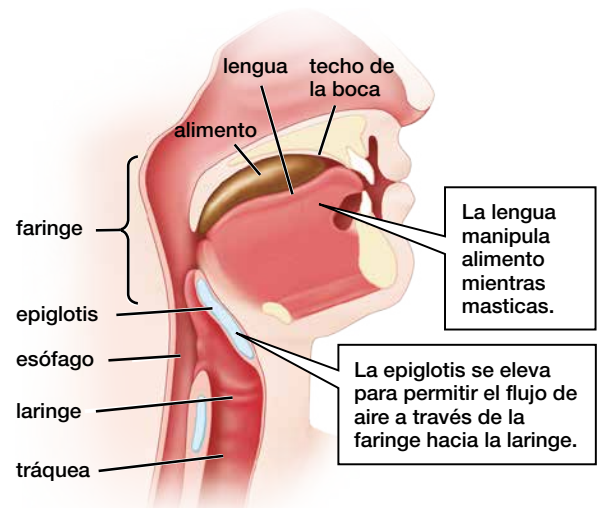
TABLA 35-3 Secreciones digestivas en seres humanos

Sitio de acción	Sustancia secretada	Fuente de secreción	Papel en digestión
Boca	Amilasa salival	Glándulas salivales	Descompone almidón en azúcares disacáridos
	Moco, agua	Glándulas salivales	Lubrica y disuelve alimento
Estómago	Pepsina	Glándulas gástricas en estómago	Descompone proteínas en péptidos
	Ácido clorhídrico	Glándulas gástricas en estómago	Permite el funcionamiento de pepsina; mata algunas bacterias; ayuda en la absorción de minerales
	Moco	Células que recubren el estómago	Protege el estómago de digerirse a sí mismo
Intestino delgado	Bilis	Hígado	Emulsifica lípidos
	Proteasas	Páncreas	Descompone péptidos en péptidos y aminoácidos más cortos
	Lipasa	Páncreas	Rompe lípidos en ácidos grasos y glicerol
	Bicarbonato de sodio	Páncreas	Neutraliza el quimo ácido del estómago
	Amilasa pancreática	Páncreas	Rompe el almidón en disacáridos
	Peptidasa	Células epiteliales de intestino delgado	Rompe pequeños péptidos en aminoácidos
	Disacaridasas		Divide disacáridos en monosacáridos
	Moco		Protege el intestino de las secreciones digestivas

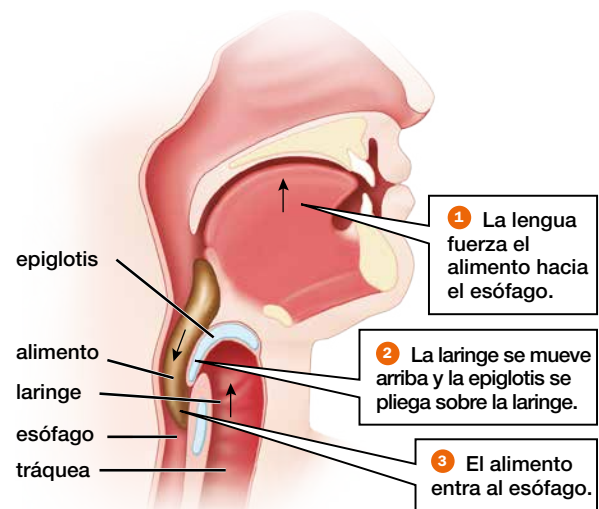
La digestión comienza en la boca

Conforme tomas un pedazo de alimento, tu boca hace agua y comienzas a masticar; estas actividades comienzan la descomposición mecánica y química del alimento. Mientras los dientes comienzan la digestión mecánica al pulverizar el alimento, la primera fase de la digestión química ocurre conforme tres pares de glándulas salivales vierten saliva, que es más de 99% agua. Las glándulas salivales humanas producen hasta casi 1.5 litros de saliva durante las horas de vigilia (casi nada por la noche); mientras comes, la tasa de secreción promedio aumenta por un factor de cinco. La saliva tiene muchas funciones. Agua y moco en la saliva lubrican el alimento para facilitar el trágado. Agentes antibacterianos en la saliva ayudan a proteger contra infecciones. La saliva también contiene la enzima digestiva **amilasa**, que comienza a descomponer almidones en disacáridos (azúcares con dos subunidades glucosa; véase Capítulo 3). El agua en la saliva disuelve algunas moléculas, como ácidos y azúcares, y los expone a células receptoras de gusto, ubicadas en grupos llamados *papilas gustativas*, en la lengua. Las papilas gustativas ayudan a identificar el tipo y la calidad del alimento.

La lengua musculosa manipula el alimento masticado en una masa suave llamada *bolo* y lo presiona de vuelta en la **faringe**, una cavidad que conecta la boca con el esófago (FIG. 35-15a). La faringe es compartida con el sistema respiratorio, que conduce aire desde nariz y boca hacia laringe y tráquea. Este arreglo en ocasiones causa problemas, como bien sabe quienquiera que se haya atragantado con un trozo de alimento (véase la Fig. 34-8). Sin embargo, por lo general, la **epiglotis**, una solapa de tejido que conecta cartilago flexible, bloquea el paso respiratorio durante el trágado y dirige el alimento hacia el esófago (FIG. 35-15b).

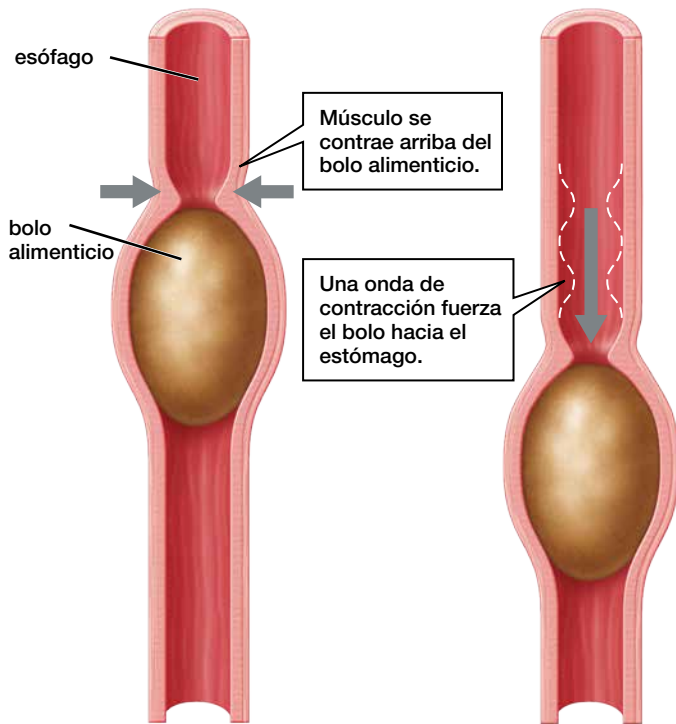


(a) Antes de tragar



(b) Durante el proceso de tragar

► **FIGURA 35-15 El reto del tragar (a)** Tanto el esófago como la laringe surgen de la faringe. **(b)** Durante el trágado, la laringe se mueve hacia arriba y la epiglotis se pliega hacia abajo sobre ella, lo que dirige el alimento hacia el esófago.



▲ FIGURA 35-16 Peristalsis en el esófago

El esófago conduce el alimento hacia el estómago, donde continúa la digestión

El proceso de tragar fuerza el alimento hacia el esófago, un tubo muscular que impulsa el alimento desde la boca hacia el estómago. El moco secretado por las células que recubren el esófago lo protegen de la abrasión y también lubrica el alimento durante su paso. Los músculos que rodean el esófago producen ondas de contracción llamada **peristalsis** que comienzan justo arriba del bolo y avanzan a lo largo del esófago hacia el estómago (FIG. 35-16). La peristalsis ocurre a lo largo del tracto digestivo, empuja el material alimenticio a través del esófago, estómago, intestinos y, por último, hacia afuera a través del ano. La peristalsis es tan efectiva que una persona en realidad puede tragar líquidos cuando está de cabeza.

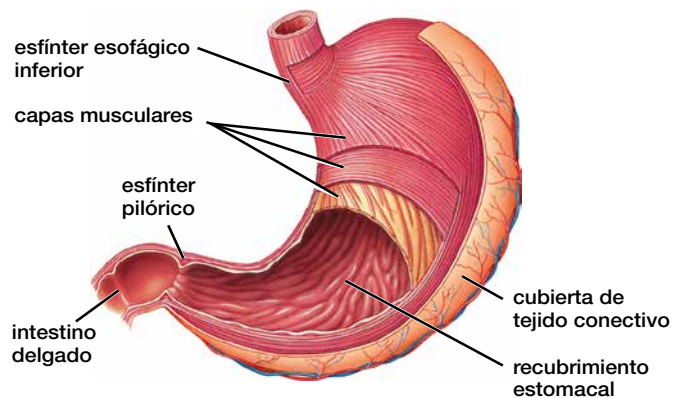
El **estómago** en los seres humanos y otros vertebrados es un saco muscular con un recubrimiento interior plegado que le permite expandirse de modo que uno puede comer comidas más bien grandes y poco frecuentes (FIG. 35-17). Algunos carnívoros llevan esta capacidad al extremo. Un león, por ejemplo, puede consumir 18 kilogramos de carne en una comida y luego pasar los siguientes días digiriéndola. En los seres humanos adultos, el estómago puede alojar cómodamente casi un kilogramo, o un litro, aunque esto varía con el tamaño corporal. El alimento se retiene en el estómago mediante dos anillos de músculos circulares, llamados **esfínteres**. El esfínter en la parte superior, llamado *esfínter esofágico inferior*, evita que el alimento y el ácido estomacal se derramen hacia el esófago mientras el estómago se agita. Un segundo esfínter, el *esfínter pilórico*, separa la porción inferior del estómago del intestino delgado superior. Este músculo regula el paso de alimento hacia el intestino delgado.

El estómago tiene cuatro funciones principales. Primera, las paredes estomacales musculares producen contracciones de

agitación que rompen los trozos de alimento en pedazos más pequeños que atacan con más facilidad las enzimas digestivas. Segunda, el estómago comienza la descomposición de proteínas usando secreciones de las glándulas gástricas (véase la Tabla 35-3). Tercera, las glándulas gástricas secretan hormonas que regulan la actividad digestiva. Cuarta, el estómago almacena y de forma gradual libera alimento parcialmente digerido en el intestino delgado a una tasa adecuada para permitir al intestino delgado digerir por completo el alimento y absorber sus nutrientes.

Las **glándulas gástricas** son cúmulos de células epiteliales especializadas que recubren millones de surcos microscópicos en el recubrimiento estomacal. Las secreciones de las glándulas gástricas incluyen moco, ácido clorhídrico (HCl) y la proteína pepsinógeno. El ácido clorhídrico da al fluido estomacal un pH muy ácido, de 1 a 3, aproximadamente el mismo que el jugo de limón. Esto destruye muchos microbios, como bacterias y virus, que de manera inevitable se tragan junto con los alimentos. El pepsinógeno es la forma inactiva de la *pepsina*, un tipo de **proteasa**, una enzima que digiere proteínas al romperlas en cadenas más cortas de aminoácidos llamadas péptidos. La acidez del estómago convierte el pepsinógeno en pepsina (que funciona mejor en este ambiente ácido). ¿Por qué no secretar pepsina en primer lugar? Las glándulas gástricas secretan pepsinógeno inactivo porque la pepsina digeriría las mismas células que la sintetizan. Moco, secretado por las células de las glándulas gástricas y por células epiteliales a lo largo del estómago, cubren el recubrimiento estomacal y funciona como una barrera para la autodigestión. Sin embargo, la protección no es perfecta, de modo que las células del epitelio estomacal se sustituyen cada pocos días. Las sustancias digestivas producidas por el estómago pueden hacer que este órgano se autodigiera si las barreras de su moco protector se rompen. De hecho, esto es lo que ocurre cuando una persona desarrolla úlceras, como se describe en el “¿Cómo sabes eso? Las bacterias causan úlceras”.

El alimento en el estómago se va convirtiendo en un grueso líquido ácido llamado **quimo**, que consta de secreciones digestivas y alimento parcialmente digerido. Ondas peristálticas (alrededor de tres por minuto) impulsan al quimo hacia el intestino delgado, lo que fuerza alrededor de una cucharadita de quimo a pasar a través del esfínter pilórico con cada onda. Pequeños trozos de alimento no pueden pasar a través del esfínter y



▲ FIGURA 35-17 El estómago humano

¿CÓMO SABES ESO?

Las bacterias causan úlceras

Las úlceras se forman como resultado de la erosión en el recubrimiento de tejido del estómago o el duodeno adyacente del intestino delgado (**FIG. E35-1**). Las víctimas de úlcera pueden experimentar dolor ardiente, náusea y, en casos severos, sangrado. Antes de la década de 1990, los médicos creían que la mayoría de las úlceras eran provocadas sobre todo por la sobreproducción de ácido estomacal y trataban a sus pacientes con antiácidos, una dieta blanda y programas de reducción de estrés. Por desgracia, en general las úlceras recurrían cuando el tratamiento se detenía. Ahora los médicos saben que la mayoría de las úlceras son causadas por bacterias, y los antibióticos se han convertido en el tratamiento estándar. ¿Cómo los investigadores hicieron el vínculo entre bacterias y úlceras?

En la década de 1980, J. Robin Warren, patólogo del Royal Perth Hospital en Australia, observó que muestras de tejido estomacal inflamado por lo común estaban infectadas con una bacteria en forma de espiral. Él discutió su trabajo con Barry Marshall, entonces aprendiz de medicina interna en el mismo hospital, y ambos colaboraron para poner a prueba la hipótesis de que la bacteria, que más tarde se llamó *Helicobacter pylori*, provocaba inflamación estomacal y úlceras.

La comunidad médica estaba escéptica porque estas bacterias también se encuentran en los estómagos de muchas personas sin úlceras. Para demostrar de manera concluyente que *Helicobacter* produce úlceras, Warren y Marshall siguieron un protocolo que los investigadores usan con frecuencia para descubrir microbios patógenos: primero, confirman la presencia de la bacteria en todos los animales

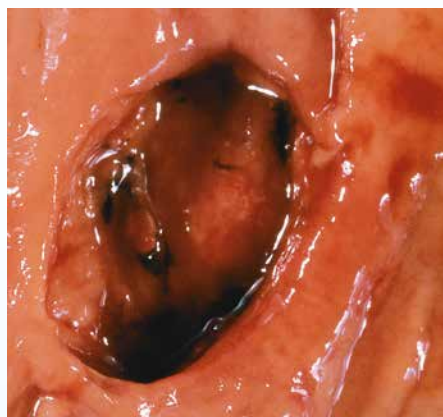
infectados con la enfermedad; segundo, reproducen la bacteria en un cultivo; tercero, infectan animales experimentales con la bacteria cultivada y demuestran que desarrollan la enfermedad, y cuarto, aíslan y cultivan el tipo idéntico de bacteria de los animales enfermos.

Marshall y Warren intentaron reproducir *H. pylori* de los estómagos de pacientes con úlceras incubando la bacteria a temperatura corporal en platos de cultivo con un medio nutritivo, sin éxito. Sin embargo, como es común en la investigación, el azar ofreció una oportunidad para la comprensión científica. Los técnicos de laboratorio descartaban cultivos después de dos días sin que el crecimiento fuese visible, pero cuando un técnico por accidente dejó platos descartados en una incubadora durante un día feriado, los resultantes cultivos de cinco días de antigüedad mostraron colonias de bacterias que crecían lentamente.

A continuación, después de intentar sin éxito infectar cerditos, un Marshall frustrado recurrió por último a un enfoque peligroso: experimentó sobre sí mismo. Después de someterse a un examen con un endoscopio (una pequeña cámara canalizada a través de su esófago) que mostró su estómago libre de inflamación, Marshall tragó un cultivo de alrededor de mil millones de *H. pylori*. Durante la siguiente semana comenzó a sentirse enfermo, y muestras de su recubrimiento estomacal mostraron que estaba dañado, adelgazado y enormemente infectado con la bacteria. Esto condujo a la hipótesis de que tomar antibióticos para matar la bacteria aliviaría sus síntomas, que es justo lo que ocurrió. Este experimento fue peligroso, tuvo un tamaño muestral de uno y no lo repitieron otros. No obstante, reforzó la hipótesis de Marshall y montó el escenario para mayor investigación, que con el tiempo confirmó la hipótesis.

Ahora los científicos saben que *H. pylori* coloniza el moco protector que cubre el recubrimiento de estómago y duodeno. En las personas que desarrollan úlceras por *H. pylori*, ésta debilita el tejido y aumenta la producción de ácido, lo que vuelve al recubrimiento de estómago y duodeno más susceptible al ataque del ácido estomacal y de enzimas que digieren proteínas. La respuesta inmunológica del cuerpo ante la infección contribuye aún más a la destrucción del tejido. En Estados Unidos, *H. pylori* causa alrededor de 90% de úlceras; la mayoría se cura con un tratamiento de dos semanas sin antibióticos. Por sus descubrimientos, con base en observaciones cuidadosas, azar y el método científico, Warren y Marshall recibieron el Premio Nobel de Fisiología o Medicina en 2005.

PENSAMIENTO CRÍTICO Explica por qué los antiácidos pueden aliviar las úlceras, y diseña un experimento para poner a prueba la hipótesis de que los antibióticos son una cura más efectiva para las úlceras que los antiácidos.



▲ **FIGURA E35-1** Úlcera vista a través de un endoscopio

permanecen en el estómago para mayor descomposición. Dependiendo de la cantidad y el tipo de alimento comido, tarda entre cuatro y seis horas en vaciar el estómago después de una comida. Los movimientos de agitación de un estómago vacío producen ruidos y retortijones de hambre.

Sólo algunas sustancias, incluidos alcohol y ciertas drogas, pueden entrar al torrente sanguíneo a través de la pared estomacal. El alimento en el estómago reduce la absorción de alcohol, de modo que seguir el consejo de “nunca beber con el estómago vacío” ayudará a reducir los efectos de intoxicación del alcohol.

La mayor parte de la digestión y la absorción de nutrimentos ocurre en el intestino delgado

El **intestino delgado** es un largo tubo muscular que recibe quimo desde el estómago, completa la digestión química de las moléculas de alimento en el quimo, y absorbe en el cuerpo las moléculas de nutrimento resultantes. El intestino delgado consta de tres segmentos: el duodeno, el yeyuno y el íleon. El *duodeno* corto recibe quimo desde el estómago, recibe secreciones digestivas desde la vesícula biliar y el páncreas, secreta hormonas

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Morir por ser delgado

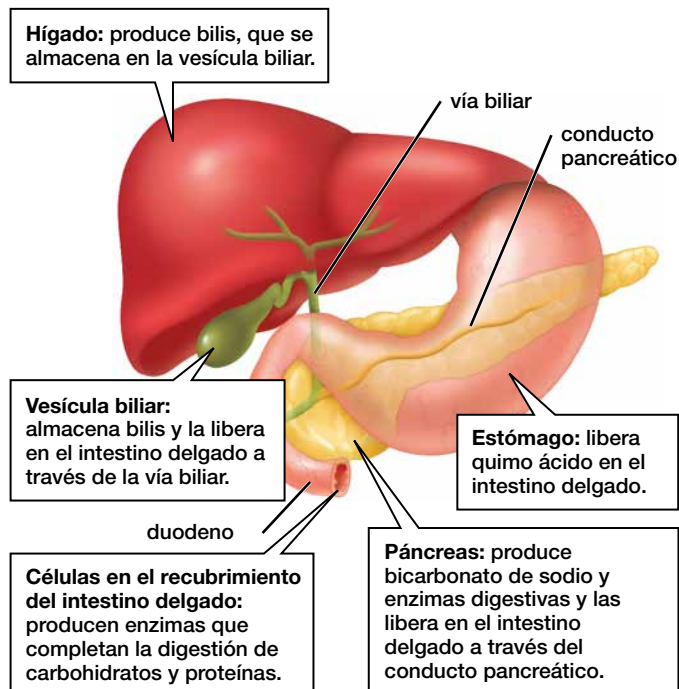
El ácido estomacal puede ser muy destructivo para los tractos digestivos de las personas con bulimia, muchas de las cuales vomitan varias veces al día. El fuerte ácido en los contenidos estomacales disuelven el barniz protector de los dientes, lo que los vuelve extremadamente proclives a caries. El ácido estomacal también daña tejidos de las encías, la garganta y el esófago. En casos extremos, la presión explosiva del vómito repetitivo puede desgarrar o romper el esófago, una verdadera emergencia médica. El vómito frecuente debilita el recubrimiento estomacal, lo que permite que el ácido ataque la pared estomacal, lo cual puede producir úlceras, e incluso puede hacer que el estómago se rompa, una situación que puede ser mortal.

Durante digestión normal, el alimento se mueve desde el estómago hacia el intestino delgado, ¿cómo se procesa ahí?

que ayudan a controlar la digestión, y comienza la absorción de nutrientes. En el *yeyuno* y el *íleon* (que vacía en el intestino grueso) se completan la digestión y casi toda la absorción de nutrientes. Como el estómago, el intestino delgado está protegido de digerirse a sí mismo por moco secretado por células epiteliales.

En el intestino delgado se encuentran varias sustancias digestivas

Después de que el estómago libera quimo en el intestino delgado, la digestión química se logra con la ayuda de otras secreciones digestivas del hígado, el páncreas y células que recubren el mismo intestino delgado (FIG. 35-18).



▲ **FIGURA 35-18** Fuentes de secreciones digestivas en el intestino delgado

El hígado produce bilis El **hígado** es quizás el órgano más versátil del cuerpo. Este maestro de la multitarea almacena grasas y carbohidratos para energía, regula los niveles de glucosa sanguínea, sintetiza proteínas sanguíneas, almacena hierro y ciertas vitaminas, convierte amoníaco tóxico (liberado cuando se descomponen los aminoácidos) en urea y desintoxica sustancias dañinas como nicotina y alcohol.

El hígado también elabora **bilis**, un líquido verdoso que consta sobre todo de agua y sales biliares, que descomponen nódulos de grasa. Las **sales biliares**, sintetizadas a partir de colesterol, tienen un extremo hidrofílico que es atraído hacia el agua y un extremo hidrofóbico que interactúa con las grasas. Dispersan lípidos en partículas microscópicas en el quimo acuoso, muy parecido a como el detergente para trastes dispersa la grasa de una sartén. Las partículas exponen un área superficial grande a la que atacan las **lipasas**, enzimas que digieren lípidos.

La bilis sintetizada en el hígado se almacena y concentra en la **vesícula biliar**. Señales hormonales del duodeno en respuesta a la entrada de quimo hacen que la vesícula biliar se contraiga y expulse bilis a través de las **vías biliares**, que vacían en el duodeno (véase la Fig. 35-18).

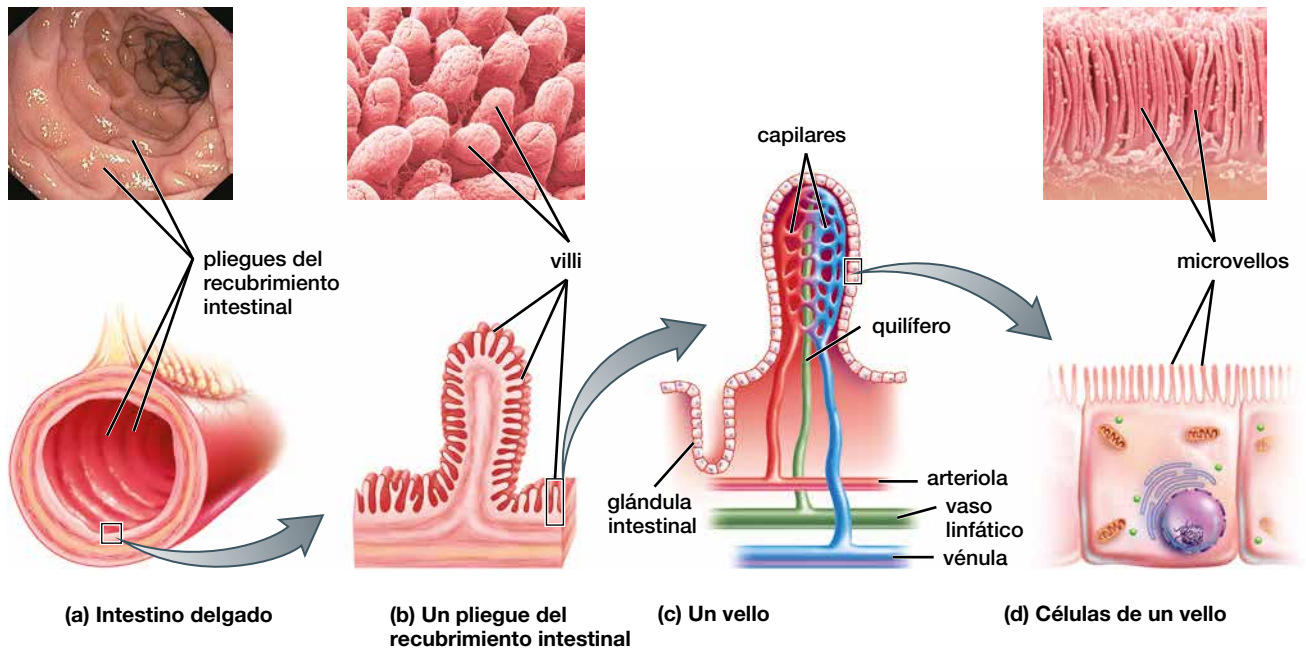
El páncreas suministra jugo pancreático El **páncreas** yace en el arco entre el estómago y el intestino delgado (véase Fig. 35-18). Además de liberar hormonas que ayudan a regular el azúcar sanguíneo (véase el Capítulo 38), el páncreas produce una secreción digestiva llamada **jugo pancreático**. En respuesta a hormonas secretadas por el duodeno conforme el quimo entra en él, el páncreas envía jugo pancreático en el duodeno a través del **conducto pancreático**. El jugo pancreático es una mezcla de agua, bicarbonato de sodio (que neutraliza el quimo ácido) y varias enzimas digestivas, incluida amilasa pancreática, lipasa y proteasas (véase Tabla 35-3). Las enzimas digestivas pancreáticas funcionan mejor en el ambiente ligeramente alcalino (básico) creado por el bicarbonato de sodio en el jugo pancreático. La amilasa pancreática descompone carbohidratos, la lipasa ataca lípidos, y las proteasas dividen proteínas y péptidos, cuya descomposición comienza en el estómago.

Enzimas en la pared intestinal completan la digestión Las células epiteliales del intestino delgado contienen enzimas como **peptidasas**, que descomponen péptidos en aminoácidos. También contienen **disacáridos** que dividen los azúcares disacáridos en monosacáridos. Por ejemplo, la lactasa descompone lactosa (azúcar de la leche) en glucosa y galactosa (véase Capítulo 6). Conforme se forman, estas subunidades se absorben en las células epiteliales.

La mayor parte de la absorción ocurre en el intestino delgado

Además de ser el principal sitio de la digestión, el intestino delgado también es el principal sitio de absorción de nutrientes en el cuerpo.

El recubrimiento intestinal ofrece una enorme área superficial para la absorción En un adulto humano vivo, el intestino delgado tiene aproximadamente 2.5 centímetros de diámetro y promedia 3 metros de longitud; en un cadáver, la longitud puede duplicarse debido a la pérdida de tono muscular. Además de ser bastante largo, el intestino delgado tiene numerosos pliegues y proyecciones, dándole un área superficial interna que es alrededor de 600 veces la de un tubo liso de la misma longitud (FIG. 35-19). Pequeñas pro-



▲ **FIGURA 35-19 La estructura del intestino delgado** (a) Pliegues visibles en el recubrimiento intestinal están tapizadas con (b) pequeñas proyecciones llamadas vellos. (c) Cada vello contiene una red de capilares y un capilar linfático central llamado quilífero. La mayoría de los nutrientes digeridos entran a los capilares, pero las grasas entran al quilífero. (d) Las células epiteliales intestinales tienen microvellos.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cómo sería la anatomía del sistema digestivo si los pliegues internos, vellos y microvellos del intestino delgado no hubieran evolucionado?

yecciones llamadas **vellos** cubren toda la superficie plegada de la pared intestinal. Los vellos, que miden alrededor de un milímetro de largo, hacen que el recubrimiento intestinal parezca aterciopelado a simple vista. Por último, las membranas plasmáticas de las células epiteliales están plegadas en **microvellos** que se tachonan con enzimas digestivas. Tomadas en conjunto, las especializaciones del recubrimiento del intestino delgado adulto le dan un área superficial de alrededor de 250 metros cuadrados, casi el tamaño de una cancha de tenis de dobles.

Contracciones no sincronizadas de los músculos circulares del intestino delgado, llamados *movimientos de segmentación*, agitan el quimo de ida y vuelta, con lo que homogenizan la mezcla de alimento y jugos digestivos y ponen los nutrientes en contacto con la enorme superficie absorbente del intestino delgado. Cuando la absorción es completa, ondas peristálticas coordinadas conducen los restos hacia el intestino delgado.

Los nutrientes se absorben a través de varias rutas Los nutrientes absorbidos por el intestino delgado incluyen agua, monosacáridos, aminoácidos y péptidos cortos, ácidos grasos, vitaminas y minerales. Algunos nutrientes entran a las células que recubren el intestino delgado mediante difusión y otros mediante transporte activo. El agua sigue por ósmosis. El agua y la mayoría de los otros nutrientes entran entonces a la red de capilares sanguíneos ubicados dentro de cada uno de los vellos.

Los ácidos grasos liberados por la digestión de grasas y aceites toman una ruta distintiva. Agrupados con colesterol, se difunden directo a través de membranas celulares epiteliales intestinales. Dentro de las células epiteliales, estas sustancias

se ensamblan y recubren con proteínas para formar partículas llamadas **quilomicrones**, que entonces se liberan en el fluido intersticial. Los quilomicrones son muy grandes como para entrar a los capilares sanguíneos y en vez de ello se difunden a través de las paredes porosas de los **quilíferos**, un capilar linfático que termina ciegamente dentro de cada vello (véase la Fig. 35-19c). Los quilomicrones entonces se transportan en linfa mediante el sistema linfático, que con el tiempo se vacía en una gran vena cerca del corazón (véase Fig. 33-18). El exceso de grasa puede acumularse hasta niveles que amenacen la salud, y algunas personas obesas eligen cirugía para perder peso, como se describe en el “Guardián de la salud: Superar la obesidad: un desafío complejo” en la página 672.

En el intestino grueso se absorbe agua y se forman las heces

El **intestino grueso** en un humano adulto vivo mide más o menos 6.5 centímetros de diámetro y alrededor de 1.5 metros de largo, más ancho pero más corto que el intestino delgado (véase la figura 35-14). La mayor parte del intestino grueso se llama **colon**; su cámara final de unos 15 centímetros es el **recto**. Los restos de la digestión y la absorción en el intestino delgado (fibra indigerible, pequeñas cantidades de nutrientes no absorbidos y agua) fluyen hacia el intestino delgado. El intestino grueso es hogar de una población floreciente de bacterias, algunas de las cuales adquieren su sustento al sintetizar las vitaminas B, B₁, B₂, B₁₂ y ácido fólico, así como la vitamina K (una dieta humana típica sería deficiente en vitamina K sin ellas).

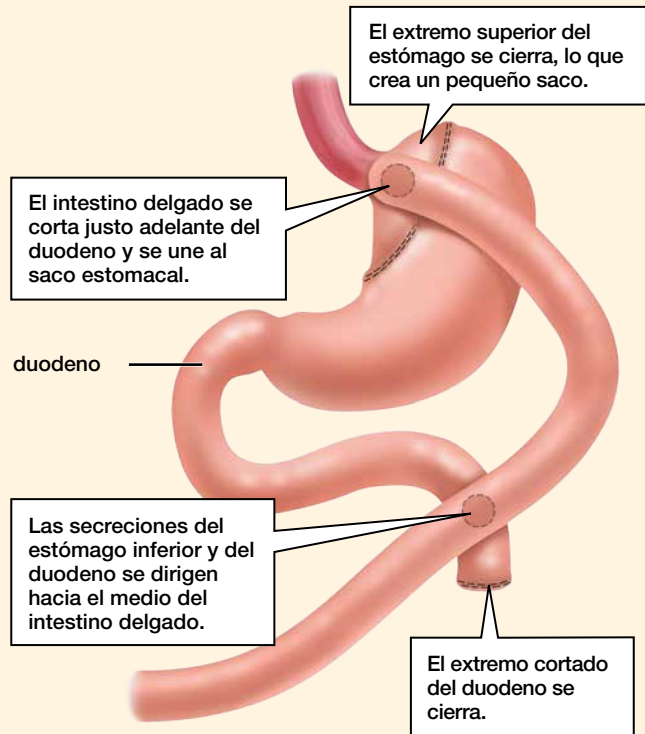
Guardián DE LA SALUD

Superar la obesidad: Un desafío complejo

El médico de Patrick Deuel le dio un ultimátum: perder peso o morir. Con 486 kg fue necesario quitar una pared para poder sacar a Deuel de su recámara. Aunque el caso de Deuel es extremo, la obesidad es una epidemia en expansión. Los individuos obesos tienen mayor riesgo de enfermedades hepáticas, piedras en la vesícula, apnea del sueño (interrupciones de la respiración durante el sueño), diabetes tipo 2 (véase el Capítulo 38), algunos cánceres, artritis y enfermedad cardiovascular (véase el Capítulo 33). Incluso reconociendo los peligros, muchas personas fracasan repetidamente en sus intentos por perder peso. ¿Por qué la pérdida de peso es tan difícil y por qué las personas difieren tanto en su capacidad para controlar su peso?

El mantenimiento del peso corporal es un proceso homeostático muy complejo que involucra múltiples hormonas y moléculas señaladoras. Los individuos difieren tanto en su producción de estas moléculas como en sus respuestas a las mismas. Incluso un año después de que los sujetos obesos completan un régimen de pérdida de peso, dichos individuos se sienten más hambrientos y tienen mayores niveles de varias hormonas que estimulan el apetito, incluida ghrelina, que los individuos con peso normal. Muchos genes se han implicado en la regulación del peso, y complejas interacciones entre estos genes y sus alelos contribuyen a enormes diferencias en la propensión de los individuos a ganar peso. Un gen que regula el peso es *FTO*. Una de cada seis personas es homocigota para un alelo particular del gen *FTO*. Estos individuos (AA) comen más que el promedio y tienen mucha más probabilidad de ser obesos. Inmediatamente después de una comida, cuando deben estar saciados, los individuos AA mantienen niveles más altos de la ghrelina estimulante del hambre y también responden de manera más positiva a imágenes de alimentos altos en calorías que los individuos homocigotos para un alelo *FTO* diferente. En resumen, los individuos AA tienden a estar crónicamente más hambrientos que el promedio. Hallazgos como éstos ayudan a explicar por qué muchas personas fracasan para perder peso o fallan en mantener su pérdida de peso duramente ganada.

Esto ha estimulado el desarrollo de procesos quirúrgicos que actúan directo sobre el tracto digestivo. A pesar de los riesgos involucrados, los médicos pueden recomendar cirugía en aquellos casos donde la obesidad plantea incluso mayores riesgos para la salud. Patrick Deuel experimentó *cirugía de bypass gástrico*, la cirugía de pérdida de peso de práctica más común en Estados Unidos. Este procedimiento engrapa la mayor parte del estómago y sólo deja un pequeño saco que está conectado directo al intestino delgado bajo el duodeno (**FIG. E35-2**). Como resultado, sólo cantidades muy pequeñas de alimento sólido pueden consumirse de una sentada, y el área absorbente del intestino delgado se reduce. La cirugía puede reducir los niveles de ghrelina y producir mejoras considerables en la diabetes tipo 2.



▲ **FIGURA E35-2** Cirugía de *bypass gástrico*

Muchos se han beneficiado de esta cirugía; aunque Deuel sigue siendo un obeso mórbido, ha reducido su peso corporal casi a la mitad.

La FDA estadounidense aprobó en 2014 un enfoque totalmente nuevo para la pérdida de peso, llamado terapia VBLOC. Un dispositivo implantado, parecido a un marcapasos, usa señales eléctricas para interrumpir la comunicación entre el cerebro y el estómago a lo largo del nervio vago, lo que reduce las sensaciones de hambre.

EVALÚA LO SIGUIENTE Un examen físico revela que un hombre de 45 años de edad y 161 kg tiene diabetes tipo 2, hipertensión y rodillas artríticas. El paciente tiene un gran abdomen distendido así como rollos de grasa. ¿Qué le recomendarías y por qué?

El intestino grueso produce heces

Células epiteliales del intestino grueso secretan moco lubricante y absorben las vitaminas recientemente sintetizadas, sales restantes y mucha del agua, y compactan el material restante en **heces** semi-sólidas. Las heces están formadas sobre todo de agua residual, fibra indigerible, moco, algunos nutrimentos no absorbidos y un cúmulo de bacterias, que constituyen casi un tercio del peso seco fecal. Las heces se transportan mediante movimientos peristálticos hasta que llegan al recto, la cámara final del intestino grueso. La expansión de esta cámara estimula urgencia por defecar. La abertura anal está

controlada mediante dos esfínteres: uno interior que está bajo control involuntario y uno exterior que puede controlarse de manera consciente. Por tanto, aunque la defecación es un reflejo, entra bajo control voluntario en la niñez temprana, para delicia de los padres.

El intestino grueso aloja un extenso ecosistema bacteriano

Las células que constituyen tu cuerpo son superadas 10:1 por las células bacterianas sobre y dentro de tu cuerpo, siendo la mayor población bacteriana la que reside en tu intestino grueso. Estos

agrupamientos de microorganismos, llamados microbioma, difieren con base en tu sexo, genes, ambiente y dieta. Los diversos microbiomas intestinales ayudan a controlar respuestas inmunitarias, evitan el establecimiento de algunas bacterias patógenas, y liberan de la comida sustancias que tanto combaten el cáncer como lo promueven. Además, estas bacterias convierten alguna fibra alimenticia indigerible en pequeños ácidos grasos que contribuyen del 4 al 10% de tus calorías dietéticas.

Un área de rápida expansión en la investigación busca revelar la influencia de los residentes intestinales microbianos sobre la obesidad. En general, las personas obesas alojan una menor diversidad de bacterias intestinales de las que se encuentran en los sujetos delgados, ¿pero esto es causa o efecto de la obesidad? Es posible que diferentes proporciones de tipos bacterianos en los individuos pueda afectar cuánta energía extraen diferentes personas de la misma dieta. Existe alguna evidencia de que ratones experimentales que carecen de microbiomas ganarán grasa si son colonizados con microbiomas intestinales de ratones obesos, mas no de delgados. Aunque algunas noticias tentadoras sugieren que modificar la fauna intestinal puede ser una solución mágica para perder peso, el tema todavía está en sus primeras etapas, y la compleja individualidad de las personas hace improbable que esto alguna vez se convierta en una cura milagrosa, aunque es posible que algún día ayudará con el control de peso.

La digestión es controlada por el sistema nervioso y las hormonas

Conforme comienzas a ingerir una comida, tu cuerpo coordina una compleja serie de eventos que convertirán la comida en nutrientes que circulan en tu sangre. Las secreciones y actividad muscular del tracto digestivo están coordinados tanto por señales nerviosas como por hormonas.

El alimento dispara respuestas del sistema nervioso

En especial si estás hambriento, la visión, olor, sabor e incluso el pensamiento del alimento estimula al hipotálamo, que controla muchas respuestas del sistema nervioso que ayudan a mantener la homeostasis (véase Capítulo 32). El hipotálamo estimula rutas nerviosas que preparan al sistema digestivo para procesar alimentos. Por ejemplo, la salivación aumenta, y el estómago produce más ácido y moco protector. Conforme el alimento se mueve a través del tracto digestivo, su bulto activa receptores de estiramiento. Los receptores de estiramiento estimulan reflejos de nervios locales que producen peristalsis y movimientos de segmentación.

Algunas hormonas ayudan a regular la actividad digestiva

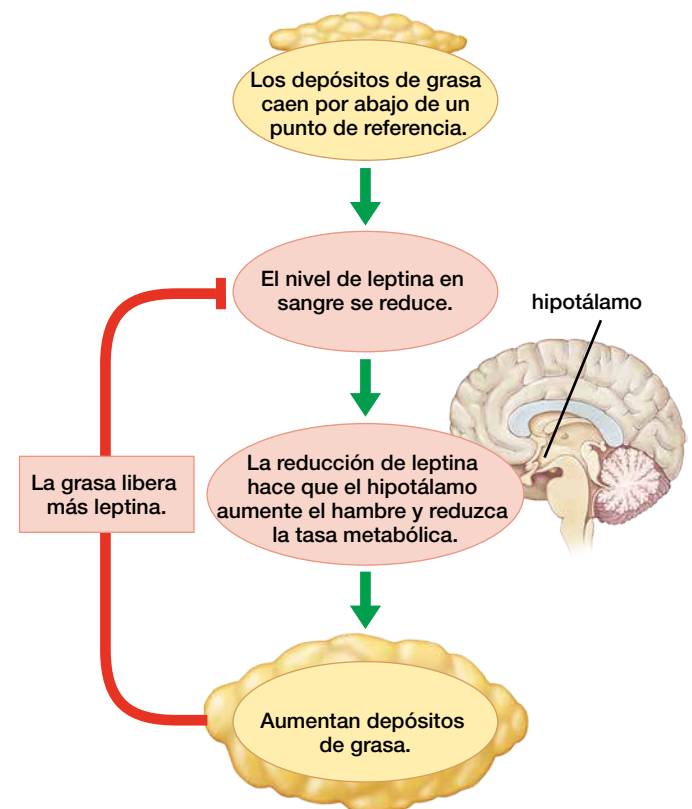
Las hormonas secretadas por el sistema digestivo entran al torrente sanguíneo y circulan a través del cuerpo, actuando sobre receptores específicos dentro del tracto digestivo o el cerebro. Como la mayoría de las hormonas, las digestivas son reguladas por realimentación negativa. Por ejemplo, los nutrientes en el quimo, en particular aminoácidos y péptidos de la digestión de proteínas, estimulan las glándulas gástricas en el recubrimiento estomacal para liberar la hormona **gastrina** en el torrente sanguíneo. La gastrina viaja de vuelta hacia el estómago y estimula aún más secreción ácida, la cual promueve la digestión de proteínas. Cuando el quimo se vuelve ácido, esto inhibe la secreción de gastrina, lo que reduce la producción ácida.

La **secretina** y la **colecistoquinina** son hormonas digestivas liberadas en el torrente sanguíneo por las células del duodeno en respuesta a la acidez del quimo y los nutrientes, en particular péptidos y grasas, en el quimo. Estas dos hormonas ayudan a regular el ambiente químico dentro del intestino delgado y la tasa a la que el quimo entra al intestino delgado, lo que promueve digestión óptima y absorción de nutrientes. En conjunto, secretina y colecistoquinina reducen la producción de ácido estomacal, lo que evita el exceso de acidez. También lentifican las contracciones estomacales peristálticas, lo que reduce la tasa a la cual se fuerza al quimo en el intestino delgado; esto permite más tiempo para que ocurran la digestión y la absorción. Ellas aumentan la producción de bilis por parte del hígado y la liberación de bilis por parte de la vesícula biliar. Por último, secretina y colecistoquinina aumentan la producción y liberación de jugo pancreático en el intestino delgado.

Hormonas regulan el hambre

Los científicos están descubriendo una creciente variedad de hormonas relacionadas con el almacenamiento de grasa y el hambre; algunas de éstas actúan sobre el cerebro, y muchas contribuyen en formas complejas al peso de una persona. Dos importantes hormonas reguladoras del apetito son leptina y ghrelina.

La **leptina**, un péptido secretado por células grasas, ayuda a regular el almacenamiento de grasas en mamíferos (**FIG. 35-20**). La secreción de leptina aumenta cuando se incrementan los depósitos de grasa y disminuye cuando los depósitos de grasa caen por abajo de un nivel óptimo. Al actuar sobre el hipotálamo del cerebro, el aumento de leptina disminuye el hambre y aumenta la tasa metabólica (que causaría pérdida de grasa almacenada), y la reducción de leptina aumenta el hambre y reduce la tasa metabólica.



▲ **FIGURA 35-20** La leptina ayuda a mantener los depósitos de grasa

(que produciría aumento en el almacenamiento de grasa). Por desgracia, para una persona moderna que hace dieta, los efectos de pérdida de peso del aumento de leptina son menores, mientras que los efectos de ganancia de peso de la reducción de leptina son mucho mayores, lo que tiene sentido evolutivo. Pocas personas prehistóricas tenían fácil acceso a exceso de alimento, de modo que almacenar grasa cuando el alimento estaba disponible era enormemente ventajoso, mientras que pequeñas cantidades de pérdida de peso podrían producir aumento en la susceptibilidad al frío, pérdida de resistencia y (en las mujeres) incapacidad para nutrir de manera adecuada un feto en desarrollo o un infante amamantado.

La **ghrelina** es un péptido secretado por células de glándulas gástricas en el recubrimiento estomacal cuando el estómago está vacío. Un aumento en la ghrelina circulante ocurre antes de la hora de comer, lo que dispara la liberación de sustancias que actúan sobre el hipotálamo para estimular el hambre. La liberación de ghrelina disminuye después de una comida, lo que reduce el hambre. De esta forma, la ghrelina ejerce control a corto

plazo sobre la ingesta de alimento. Como casi todas las hormonas, la ghrelina tiene múltiples papeles en el cuerpo. No es de sorprender que los investigadores farmacéuticos busquen formas seguras de bloquear la capacidad de la ghrelina para estimular el hambre mientras conservan sus papeles benéficos.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- trazar la ruta del alimento a través del tracto digestivo humano, y describir las estructuras y funciones de cada compartimento digestivo?
- explicar cómo el intestino delgado absorbe nutrientes y cómo su estructura facilita la absorción de nutrientes?
- describir las heces y cómo se producen y eliminan?
- explicar cómo el sistema nervioso y las hormonas regulan la digestión y la ingesta de alimentos?

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Morir por ser delgado

Las causas de los trastornos de la alimentación son complejas y poco comprendidas. Al parecer los genes tienen un papel; las personas con un pariente cercano que tiene un trastorno de la alimentación tienen casi cinco veces más posibilidades de desarrollar dicho trastorno ellas mismas. Los problemas mentales (como ansiedad y depresión) y rasgos de personalidad (como perfeccionismo, baja autoestima y una alta necesidad de aceptación y logro) parecen predisponer a las personas a los trastornos de la alimentación. Con frecuencia los casos comienzan en la adolescencia, cuando cuerpos y cerebros experimentan cambios rápidos. Anuncios publicitarios en revistas, televisión e Internet bombardean a los jóvenes susceptibles con el mensaje de que ser esbelto es una ruta a la aceptación, la belleza y la riqueza.

Isabelle Caro estaba entre quienes cayeron víctimas de un trastorno de la alimentación (**FIG. 35-21**). Caro, una modelo francesa quien murió a los 28 años de edad, sufrió de anorexia desde que tenía 13 años. Ella es mejor conocida por sus esfuerzos para ayudar a crear conciencia y ayudar a otras víctimas de este trastorno al posar desnuda para carteleros en Italia que incluían las palabras “No-Anorexia”. El año previo a que Caro saliera al público con su batalla, el peso de su cuerpo de 162 cm había caído a 25 kg. Determinada a combatir su trastorno, luchó para hacerse comer. Tristemente, sus esfuerzos llegaron demasiado tarde para su cuerpo devastado, y murió dos años después.

Anorexia y bulimia son difíciles de superar. A las víctimas se les proporciona terapia nutricional para ayudarlas a recuperarse de la malnutrición. Por lo general es necesaria psicoterapia, y los antidepresivos pueden ser útiles. Puesto que muchas víctimas esconden o niegan su problema, y porque el tratamiento es costoso, la mayoría de estas personas son tratadas de manera inadecuada; menos de la mitad experimentan recuperación completa.

CONSIDERA ESTO Se ha culpado a los medios de comunicación y a las casas de moda que realzan la esbeltez por la prevalencia de los trastornos de la alimentación. ¿Por qué crees que la delgadez extrema se hace tan atractiva? ¿Existen medidas adecuadas que pueda tomar una sociedad libre para revertir o limitar estos mensajes? ¿Apoyas la idea de un IMC mínimo para las modelos?



▲ **FIGURA 35-21 Anorexia** Isabelle Caro dos años antes de su muerte.

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

35.1 ¿Qué nutrientes necesitan los animales?

Todos los animales requieren nutrientes que proporcionen energía; para los seres humanos, éstos son principalmente carbohidratos y lípidos, con un pequeño porcentaje derivado de proteínas. La energía de los alimentos se mide en Calorías. La energía en exceso de los alimentos se almacena en grasa corporal, la fuente de energía más concentrada. Cada tipo de animal tiene requisitos específicos de nutrientes esenciales que no puede sintetizar, pero que se requieren para el funcionamiento celular. Para los seres humanos, éstos incluyen ácidos grasos esenciales, aminoácidos esenciales, minerales, vitaminas y agua.

35.2 ¿Cómo ocurre la digestión?

La digestión es la descomposición mecánica y química del alimento que convierte moléculas complejas en moléculas más simples que puede absorber y usar el organismo. En las esponjas, la digestión es por completo intracelular. Los sistemas digestivos deben lograr cinco tareas: ingestión de alimento, digestión mecánica, digestión química, absorción de nutrientes y eliminación de desechos. El sistema digestivo más simple es la cavidad gastrovascular parecida a saco en organismos como la *Hydra*. La mayoría de los sistemas digestivos consta de un tubo de una vía a lo largo del cual compartimentos especializados procesan alimento en una secuencia ordenada. Los sistemas digestivos especializados permiten a diferentes animales utilizar una gran variedad de alimentos.

35.3 ¿Cómo digieren los alimentos los seres humanos?

En los seres humanos, la digestión comienza en la boca, que inicia tanto el rompimiento físico del alimento (masticación) como su descomposición química (saliva). Tragar seguido por peristalsis en el esófago dirige el alimento hacia el estómago, que continúa la descomposición mecánica y comienza la digestión de proteínas. El quimo resultante se libera en el intestino delgado, donde secreciones del páncreas y el hígado, y células del epitelio intestinal, completan la descomposición química de proteínas, grasas y carbohidratos. Las moléculas de nutrientes simples entran a las células epiteliales y se liberan en la sangre o (para los lípidos) capilares linfáticos de los cuales entran al torrente sanguíneo. El colon del intestino grueso absorbe agua, sales y vitaminas elaborados por bacterias intestinales. Las heces restantes se conducen hacia el recto; la distensión del recto dispara la urgencia por defecar. Las secreciones digestivas se resumen en la Tabla 35-3.

La digestión está regulada por la interacción del sistema nervioso y hormonas. El hipotálamo del cerebro ayuda a mantener homeostasis en parte mediante la regulación de la ingesta de alimentos, mientras responde a las hormonas reguladoras de hambre ghrelina (producida por las células estomacales) y leptina (secretada por tejido adiposo).

Términos clave

absorción 662	bilis 670
ácido graso esencial 658	boca 662
amilasa 667	caloría 657
aminoácido esencial 658	Caloría 657

carnívoro 664	jugo pancreático 670
cavidad gastrovascular 662	leptina 673
colecistoquinina 673	lipasa 670
colon 671	lisosoma 662
digestión 662	microbioma 665
digestión extracelular 662	microvello 671
digestión intracelular 662	mineral 659
digestión mecánica 662	nutrimento 657
digestión química 662	nutrimento esencial 658
eliminación 662	omnívoro 664
epiglotis 667	páncreas 670
esfínter 668	peristalsis 668
esófago 664	proteasa 668
estómago 668	quilífero 671
faringe 667	quilomacrón 671
gastrina 673	quimo 668
ghrelina 674	recto 671
glándula gástrica 668	rumiante 665
heces 672	secretina 673
herbívoro 664	sistema digestivo 662
hígado 670	tasa metabólica 657
índice de masa corporal (IMC) 658	vacuola alimenticia 662
ingestión 662	vello 671
intestino delgado 669	vesícula biliar 670
intestino grueso 671	vitamina 659

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- ¿Cuál de los siguientes enunciados es falso?
 - Los carbohidratos son la principal molécula de almacenamiento de energía de las plantas.
 - Los carbohidratos son la principal fuente de almacenamiento de energía rápidamente disponible para las personas.
 - Los carbohidratos incluyen celulosa.
 - Los carbohidratos son hidrofóbicos y no retienen agua en el cuerpo.
- ¿Cuál de los siguientes enunciados es verdadero?
 - La mayoría de las vitaminas solubles en agua sirven como coenzimas.
 - La vitamina C y las vitaminas del complejo B son vitaminas solubles en agua.
 - Las vitaminas solubles en agua se acumulan en el tejido adiposo.
 - La mayoría de las vitaminas pueden sintetizarse en el cuerpo.
- ¿Qué de lo siguiente ocurre en el intestino delgado?
 - la primera etapa de la descomposición de almidón
 - la descomposición inicial de las proteínas en péptidos
 - la absorción de grasas
 - la producción de vitaminas por las bacterias
- ¿Cuál de los siguientes enunciados es verdadero?
 - El estómago humano mantiene un pH muy alto.
 - Las glándulas gástricas en la pared estomacal secretan pepsinógeno.

- c. La bilis se libera en el estómago desde el hígado.
 - d. Muchos nutrientes diferentes se absorben a través del estómago.
5. ¿Cuál de los siguientes enunciados es falso?
- a. Movimientos de segmentación conducen alimento a lo largo del tracto digestivo.
 - b. La vitamina K la producen bacterias en el intestino grueso.
 - c. La expansión del recto ayuda a estimular la defecación.
 - d. Las bacterias aportan más o menos un tercio del peso seco de las heces.

Llena los espacios

1. Dos papeles generales de los nutrientes son proporcionar _____ y _____. Los nutrientes requeridos en cantidades pequeñas que usualmente auxilian en el funcionamiento enzimático se llaman _____. Los nutrientes que son elementos se llaman _____. Los nutrientes que no pueden sintetizarse en el cuerpo se llaman nutrientes _____.
2. Las esponjas dependen de la digestión _____. Los cnidarios como Hydra digieren alimento en _____. Las lombrices de tierra tienen un sistema digestivo _____. Los rumiantes pueden descomponer _____ sólo porque tienen microorganismos en sus estómagos.
3. La enzima llamada _____ está presente en la saliva y comienza la descomposición _____. La digestión de _____ comienza en el estómago. El ácido estomacal convierte la sustancia inactiva _____ en la enzima activa _____. Casi toda la digestión grasa ocurre en _____.
4. Los cinco procesos principales realizados por los sistemas digestivos son _____, _____, _____, _____ y _____.
5. En los seres humanos, una cavidad llamada _____ es compartida por los sistemas _____ y _____. Una solapa llamada _____ evita que el alimento entre a la tráquea durante el acto de _____. El alimento es empujado a través del sistema digestivo mediante contracciones musculares llamadas _____. Los músculos circulares que controlan el movimiento hacia y desde órganos como el estómago se llaman _____.
6. Las grasas se dispersan mediante una secreción llamada _____. Esta secreción la produce _____ y se almacena en _____. Los productos de la digestión de grasas se forman en quilomicrones dentro de las células _____ intestinales. Los quilomicrones se liberan dentro de los vellos y se difunden a través de la pared de _____, que es parte del sistema _____.
7. Escribe en nombre de las hormonas que correspondan. La liberación es estimulada por aminoácidos y péptidos en el estómago: _____; el aumento de secreción produce hambre: _____; liberada por células grasas: _____; reduce la producción de ácido estomacal: _____ y _____; producida por células en las glándulas gástricas estomacales: _____ y _____; estimula la secreción de jugo pancreático: _____ y _____.

Preguntas de repaso

1. Menciona los seis tipos generales de nutrientes. ¿Cuáles son los dos que proporcionan más energía para los seres humanos? ¿Cuál de estos almacena más energía en el cuerpo y por qué?
2. Proporciona un ejemplo de un vertebrado y un invertebrado que usen mollejas. Describe la estructura general y la función de la molleja y cómo funciona.
3. Los vertebrados pueden agruparse en tres categorías con base en sus dietas; menciona y define brevemente estas categorías y proporciona un ejemplo de cada una. ¿Cuál grupo tiene el intestino delgado más corto y por qué?
4. ¿Por qué el estómago es tanto muscular como expandible?
5. Menciona y describe las funciones de las secreciones de las glándulas gástricas.
6. Menciona las sustancias digestivas secretadas en el intestino delgado y describe el origen y función de cada una.
7. Menciona y describe los movimientos musculares del sistema digestivo humano, dónde ocurren y sus funciones.
8. La vitamina C es una vitamina esencial para los seres humanos mas no para los perros. Ciertos aminoácidos son esenciales para los seres humanos mas no para las plantas. Explica.
9. Menciona cuatro adaptaciones estructurales o funcionales del intestino delgado humano que contribuyan a la digestión y absorción efectivas.
10. Describe el procesamiento de un trozo de filete, comenzando en la boca y terminando con la absorción de aminoácidos individuales.
11. Explica la composición de las heces y cómo las forma y expulsa el intestino grueso.
12. Describe cómo y dónde coordinan la digestión las tres hormonas importantes del sistema digestivo descritas en este capítulo.

Aplicación de conceptos

1. Jason quiere perder peso y decide usar edulcorante artificial en las galletas que él prepara. Dado que el edulcorante es cientos de veces más dulce que el azúcar, la cantidad que usa para sustituir las 2 cucharadas de azúcar en su receta de galletas sólo es 1 cucharadita. Su amigo sonríe con suficiencia y usa azúcar para elaborar la misma receta. Los otros ingredientes son los mismos: 1.5 tazas de mantequilla y 3 tazas de harina. Si las galletas de Jason y su amigo tienen cada una el mismo tamaño, ¿cómo se comparan en calorías las galletas de Jason? Explica.
2. Cuando se descubrió la leptina, los investigadores estaban desilusionados por descubrir que el exceso de leptina en la sangre no reduce el hambre o la ingesta de alimento. Sugiere qué provocó esta esperanza inicial y da una explicación evolutiva para el papel de la leptina en la regulación de grasas.
3. Discute cómo los modernos alimentos procesados contribuyen a una epidemia de obesidad. En un día típico, ¿qué estímulos encuentras que tiendan a hacerte (o a tus amigos) comer en exceso?



Barbara Asofsky abraza al buen samaritano Anthony DeGiulio, cuyo riñón restauró su salud y con el cual comenzó una cadena de donaciones de riñón.

Cadena de favores

ANTHONY DeGIULIO TENÍA UN SUEÑO: quería salvar la vida de alguien más. Al principio, era una ambición nebulosa, pero comenzó a tomar forma cuando miró un segmento de un programa de televisión que destacaba la donación de riñón en vida. DeGiulio, quien no sabía que una persona viva podía donar un riñón, de inmediato vio esto como una forma de lograr su ambición. Llamó al hospital presbiteriano de Nueva York y comenzó una serie de eventos que dieron nueva vida no sólo a una persona, sino a cuatro. El “efecto dominó” de eventos fue posible porque tres personas en el área necesita-

36

EL SISTEMA URINARIO

ESTUDIO DE CASO

ban riñones, y cada una tenía un miembro de la familia que estaba ansioso por donar, pero que no podía hacerlo debido a tipos de tejido incompatibles.

Barbara Asofsky, una profesora de escuela de enfermería, sabía desde hace cinco años que necesitaría un trasplante de riñón. Cuando se supo que el tipo de tejido de DeGiulio era compatible para Asofsky, el esposo de Bárbara, Douglas, estuvo feliz de donar a alguien más el riñón que había esperado dar a su esposa, pero que no podía debido a incompatibilidad de tejidos. El afortunado extraño fue Alina Binder, una estudiante de Brooklyn College. El padre de Alina, Michael, fue una buena coincidencia para Andrew Novak, un técnico en telecomunicaciones. Por último, la hermana de Andrew, Laura Nicholson, donó su riñón a Luther Johnson, un mozo de cocina en un hotel.

¿Los receptores de trasplante de riñón llevan una vida por completo normal? ¿Cómo difieren los sistemas excretores invertebrado y vertebrado? ¿Por qué los riñones vertebrados son tan importantes y cómo funcionan?

DE UN VISTAZO

- 36.1** ¿Cuáles son las principales funciones del sistema urinario?

36.2 ¿Cuáles son algunos ejemplos de sistemas urinarios en invertebrados?
- 36.3** ¿Cuáles son las estructuras del sistema urinario de los mamíferos?
- 36.4** ¿Cómo se forma la orina?

36.5 ¿Cómo ayudan los sistemas urinarios de los vertebrados a mantener la homeostasis?

36.1 ¿CUÁLES SON LAS PRINCIPALES FUNCIONES DEL SISTEMA URINARIO?

Los **sistemas urinarios** son sistemas orgánicos que producen y eliminan orina. La **orina** es un fluido acuoso que contiene varias sustancias que se removieron de la sangre o (en muchos invertebrados) del fluido intersticial que baña todas las células. La orina contiene productos de desecho de las proteínas, varios iones y otros nutrimentos solubles en agua en exceso de las necesidades del cuerpo, y ciertas sustancias extrañas (como medicamentos o sus subproductos metabólicos). Al producir y eliminar orina, los sistemas urinarios tienen dos papeles principales en la mayoría de los animales: excretan desechos celulares y ayudan a mantener la homeostasis.

Los sistemas urinarios excretan desechos celulares

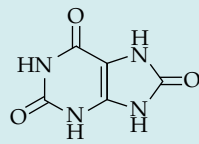
La **excreción** es un término general que abarca la eliminación de cualquier forma de desecho del cuerpo. Los sistemas urinarios excretan desechos celulares, sobre todo los desechos nitrogenados amoníaco, urea y ácido úrico. En gran medida, el estilo de vida de un animal determina el tipo de desecho nitrogenado que excreta (**TABLA 36-1**). Los desechos nitrogenados se forman principalmente por la degradación de aminoácidos en exceso que se liberaron mediante digestión de proteína (los ácidos nucleicos también tienen una pequeña aportación). La degradación de aminoácidos comienza con la remoción del grupo amino ($-NH_2$), lo que produce el desecho nitrogenado más simple, pero más tóxico:

amoníaco (NH_3). El amoníaco es el principal desecho nitrogenado de los organismos acuáticos, incluidos muchos invertebrados, casi todos peces óseos, y renacuajos anfibios. Estos animales son capaces de liberar amoníaco de manera continua en sus ambientes acuosos, con frecuencia a través de su piel o branquias.

Los vertebrados terrestres recolectan y almacenan su orina. La mayoría de ellos generan amoníaco en sus hígados, donde de inmediato lo convierten en **urea** mucho menos tóxica. Los tiburones y las rayas (peces cartilagosos) producen urea, que excretan y almacenan en altas concentraciones en sus tejidos, como se describe más adelante.

En el hígado de las aves, el amoníaco se transforma a través de una serie compleja de reacciones en el **ácido úrico**, una sustancia insoluble en agua que forma cristales inocuos. Las aves vacían ácido úrico junto con heces a través de una abertura común. Sin duda tú has visto esta pasta blanca (acompañada por heces oscuras) decorando las cabezas de las estatuas en los parques o los parabrisas de los automóviles. Puesto que la producción y el almacenamiento de ácido úrico casi no requieren agua, esta adaptación ayuda a las aves a mantenerse ligeras, lo cual facilita el vuelo. Las aves embrionarias digieren proteína albúmina del huevo, y forman ácido úrico, que permanece confinado dentro de una membrana dentro del huevo. Esto los protege de cocerse en urea o amoníaco tóxicos mientras se desarrollan. Los insectos y caracoles terrestres conservan agua al excretar ácido úrico en un estado casi seco.

Algunos reptiles no aves, como cocodrilos y caimanes, excretan amoníaco; otros, urea o ácido úrico dependiendo de su hábitat y en ocasiones de su etapa de desarrollo. Algunos animales ocupan diferentes ambientes en distintas etapas en sus ciclos de

TABLA 36-1 Desechos nitrogenados					
Desecho nitrogenado	Fórmula química	Ventajas	Desventajas	Condiciones que favorecen excretar esta forma de desecho	Grupos generales de organismos que excretan este producto de desecho
Amoníaco 	$H-N-H$ $ $ H	Casi no requiere energía para producirse	Enormemente tóxico	Acuático	Peces óseos; cocodrilos y caimanes; anfibios totalmente acuáticos; mayoría de invertebrados acuáticos
Urea 	$NH_2-C(=O)-NH_2$	Menos tóxico y requiere menos agua para excretar que el amoníaco	Un poco tóxico; requiere más energía que el amoníaco para producirse	Terrestre, con humedad adecuada; ambientes marinos	Todos los mamíferos; anfibios semiacuáticos y terrestres; peces cartilagosos; algunos reptiles
Ácido úrico 		No tóxico e insoluble en agua; casi no requiere agua para excretarse	Requiere más energía que el amoníaco y la urea para producirse	Ambientes terrestres secos; dentro de huevos con cascarón	Aves, serpientes y muchos otros reptiles terrestres; insectos; caracoles terrestres

vida, y pueden cambiar sus desechos nitrogenados predominantes en concordancia. Por ejemplo, los renacuajos de rana (que son acuáticos) principalmente excretan amoníaco, pero las ranas adultas más terrestres excretan más desechos nitrogenados como urea.

Los sistemas urinarios ayudan a mantener la homeostasis

La segunda función del sistema urinario es ayudar a mantener la **homeostasis**, el ambiente interno relativamente constante que necesitan las células para funcionar de manera adecuada (véase el Capítulo 32). Los sistemas urinarios tienen un papel crucial en la homeostasis al ajustar el contenido de agua, el pH y las concentraciones de varios iones y pequeñas moléculas orgánicas en los fluidos corporales.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir las dos funciones principales de los sistemas urinarios?
- definir *homeostasis* y describir cómo ayudan los sistemas urinarios a mantenerla?
- describir cómo diferentes desechos nitrogenados sostienen diferentes estilos de vida?

36.2 ¿CUÁLES SON ALGUNOS EJEMPLOS DE SISTEMAS URINARIOS EN INVERTEBRADOS?

Las esponjas (véase la Fig. 35-8) y los cnidarios (como la *Hydra*; véase la Fig. 35-9) carecen de sistemas urinarios. Para estos animales simples, la difusión y el transporte activo a través de las membranas celulares hacia el agua circundante son adecuadas para excretar desechos celulares y mantener la homeostasis. Los sistemas

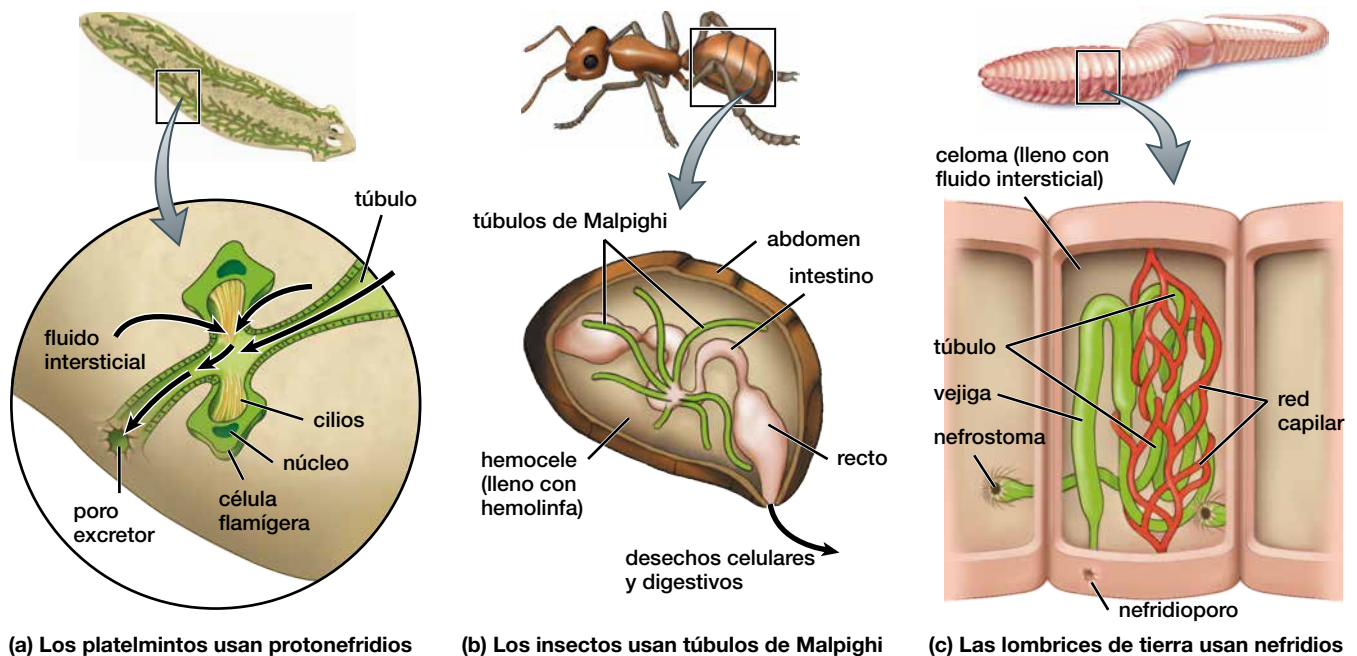
urinarios de los invertebrados más complejos remueven desechos y mantienen la homeostasis al regular el equilibrio de agua y la composición de los fluidos corporales.

Los protonefridios filtran fluido intersticial en los platelmintos

Los sistemas urinarios más simples son los **protonefridios** de los platelmintos, que constan de túbulos que se ramifican a lo largo del cuerpo dentro del fluido intersticial que rodea las células y los tejidos del platelminto (FIG. 36-1a). Cada una de las muchas ramas está cubierta con una “célula flamígera” ciliada empacada con cilios batientes que parecen una flama titilante. Las células flamígeras producen una corriente que lleva fluido intersticial hacia los túbulos a través de aberturas parecidas a rendija. La mayoría de las sustancias disueltas se reabsorben conforme el fluido fluye a través del túbulo, y la orina acuosa se excreta a través de los poros excretores. Los protonefridios están más desarrollados en los platelmintos planarios de agua dulce. En estos residentes de ríos y lagos, los protonefridios mantienen la homeostasis osmótica al remover el exceso de agua que se difunde en forma continua hacia sus cuerpos. La gran superficie corporal de los platelmintos permite que la mayoría de los desechos celulares se difunda directo hacia el ambiente sin pasar a través del sistema urinario.

Los túbulos de Malpighi producen orina de la hemolinfa de los insectos

Los insectos tienen sistemas circulatorios abiertos, en los cuales la **hemolinfa** (un fluido que sirve como sangre y fluido intersticial) llena el **hemocele** (la cavidad corporal) y baña de manera directa los tejidos y órganos internos. Los sistemas urinarios de los insectos constan de **túbulos de Malpighi**, pequeños tubos que se extienden hacia afuera desde el intestino y terminan hasta caer dentro de la hemolinfa (FIG. 36-1b). Los desechos y nutrientes



▲ **FIGURA 36-1** Algunos sistemas urinarios de invertebrados (a) Los túbulos de los protonefridios de los platelmintos de agua dulce contienen células flamígeras ciliadas que impulsan la orina hacia los poros excretores. (b) Los túbulos de Malpighi de los insectos producen orina concentrada (sobre todo ácido úrico), que se excreta con las heces. (c) La mayoría de los segmentos de la lombriz de tierra tienen nefridios pareados que producen orina a partir del fluido intersticial.

disueltos se mueven desde la hemolinfa hacia los túbulos de Malpighi tanto por difusión como mediante transporte activo, y el agua sigue por ósmosis. La orina fluye a través de los túbulos de Malpighi en el intestino, donde transporte activo regresa importantes sustancias disueltas a la hemolinfa del insecto, y el agua sigue por ósmosis. La orina restante, sobre todo ácido úrico, se excreta del intestino junto con las heces.

Los nefridios producen orina del fluido intersticial en anélidos y moluscos

En algunos invertebrados, como las lombrices de tierra (y otros anélidos) y moluscos, el sistema urinario consta de estructuras tubulares llamadas **nefridios**. En una lombriz de tierra, la mayoría de los segmentos contienen un par de nefridios. Los nefridios se encuentran dentro del **celoma**, la cavidad corporal que encierra los órganos internos y está lleno con fluido intersticial en el cual se difunden los desechos y nutrientes de la sangre. Cada nefridio comienza con una abertura con forma de embudo, la *nefrostoma*, anillada con cilios que conducen fluido intersticial hacia un estrecho tubo enrollado rodeado por una red de capilares (FIG. 36-1c). Conforme el fluido atraviesa el túbulo, sales y otros nutrientes se reabsorben de vuelta en la sangre capilar, lo que deja detrás los desechos y el exceso de agua. La orina resultante se recolecta en una vejiga y luego se excreta a través de una abertura llamada *nefridioporo* en la pared corporal del segmento adyacente. Conforme estudies las nefronas de los vertebrados, observarás sus semejanzas con los nefridios.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

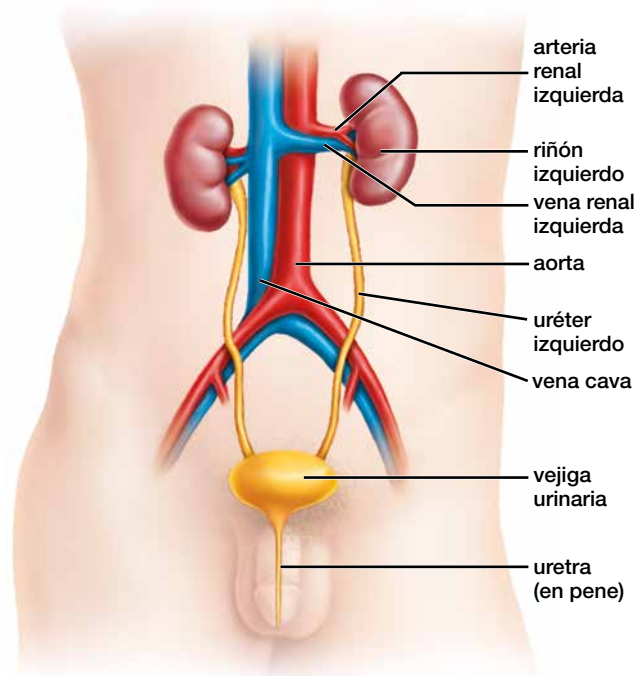
- describir y comparar los sistemas urinarios de los platelmintos de agua dulce, insectos y lombrices de tierra?

36.3 ¿CUÁLES SON LAS ESTRUCTURAS DEL SISTEMA URINARIO DE LOS MAMÍFEROS?

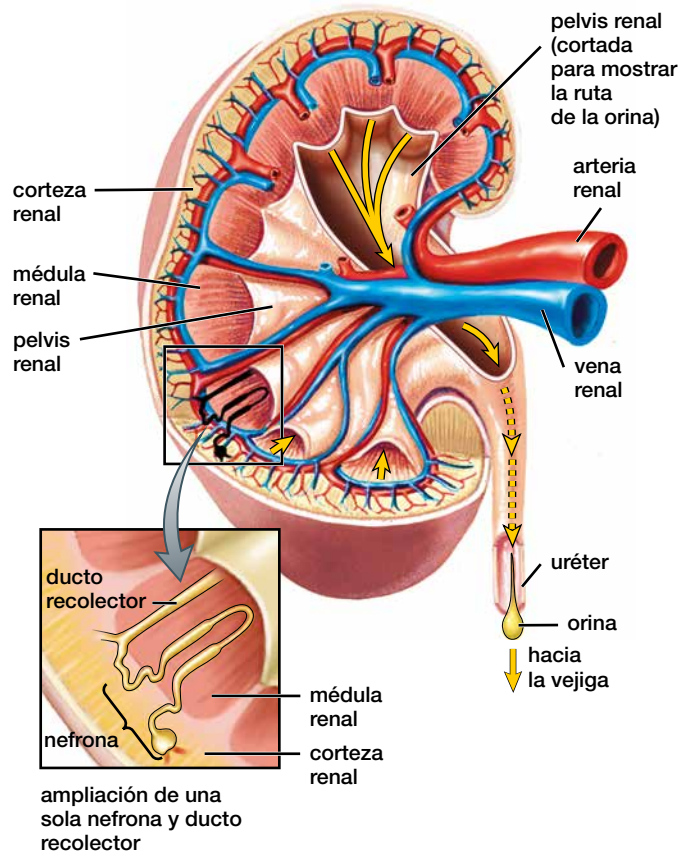
El sistema urinario mamífero consta de los riñones y uréteres pareados y una sola vejiga y uretra. Estos órganos filtran pequeñas moléculas de nutrientes y desechos e iones fuera de la sangre y luego ayudan a mantener la homeostasis al regresar iones esenciales y nutrientes a la sangre, mientras recolectan y excretan las sustancias en exceso y los desechos celulares. En las secciones que siguen el enfoque estará sobre el sistema urinario humano.

Las estructuras del sistema urinario humano producen, almacenan y excretan orina

Los **riñones** humanos son órganos del tamaño de un puño ubicados aproximadamente a nivel de la cintura en cualquier lado de la columna vertebral (FIG. 36-2). La capa más externa de cada riñón es la **corteza renal**. Bajo la corteza renal se encuentra la **médula renal** ("médula del riñón"), que permite al riñón producir orina concentrada, lo que en consecuencia conserva agua. La médula renal rodea una cámara ramificada con forma de embudo llamada **pelvis renal** ("cubeta del riñón") que recolecta orina y la conduce hacia el uréter (FIG. 36-3). El **uréter** es un estrecho tubo muscular que se contrae rítmicamente para impulsar



▲ FIGURA 36-2 El sistema urinario humano y su suministro de sangre



▲ FIGURA 36-3 La estructura y suministro de sangre del riñón humano las flechas amarillas muestran la ruta del flujo de orina.

la orina desde el riñón hacia la **vejiga**, una cámara muscular hueca que recolecta y almacena orina.

La vejiga del adulto promedio puede contener alrededor de 500 mL de orina, pero el deseo de orinar se dispara por cantidades más pequeñas. Conforme la orina que se acumula expande la pared de la vejiga, la presión activa receptores alargados que disparan contracciones reflejas. La orina se retiene en la vejiga mediante dos esfínteres circulares. El esfínter interno, ubicado en la unión de la vejiga y la uretra, se abre de manera automática durante estas contracciones. El esfínter externo, un poco por abajo del esfínter interno, está bajo control voluntario, lo que permite al cerebro suprimir el orinar a menos que la vejiga esté bastante llena. La orina sale del cuerpo a través de la **uretra**, un tubo individual estrecho de casi 4 cm de largo en las mujeres y más o menos 20 cm en los hombres (porque se extiende a través de la próstata y el pene).

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

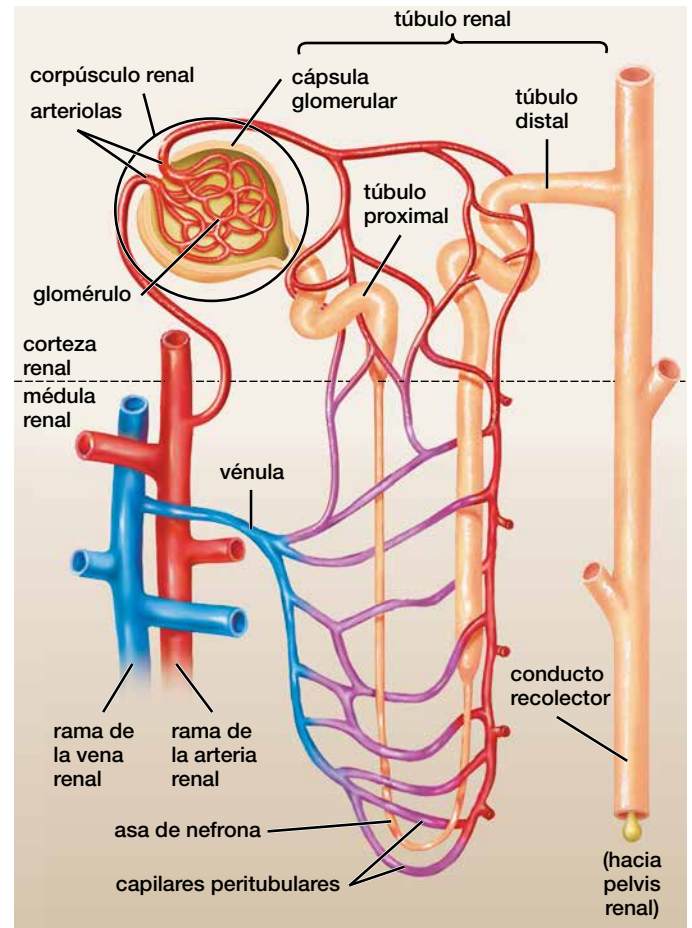
Cadena de favores

En Estados Unidos cada año se trasplantan alrededor de 6 mil riñones de donadores vivos como Anthony DeGiulio en cadenas dominó de donación. ¿Cómo los donadores de riñón y sus receptores pueden sobrevivir cada uno con un solo riñón? La inmensa capacidad de filtrado de los riñones es la clave; la mitad de su capacidad usual es totalmente adecuada. ¿Cómo los riñones mantienen la homeostasis al filtrar la sangre y regular su composición?

Las nefronas en los riñones filtran la sangre y producen orina

Todo tu volumen sanguíneo pasa a través de tus riñones unas 60 veces al día, lo que les permite afinar su composición. Cada riñón contiene alrededor de un millón de microscópicas unidades formadoras de orina llamadas **nefronas** (FIG. 36-4). Las nefronas están empacadas juntas en la corteza renal, con una delgada extensión de cada nefrona que se dirige hacia la médula renal (véase la Fig. 36-3, inserto).

Cada nefrona tiene dos partes principales: el **corpúsculo renal** y el **túbulo renal**. El papel del **corpúsculo renal** es filtrar por presión la sangre y recolectar el fluido resultante, llamado **filtrado**. El corpúsculo renal consta de dos partes: el **glomérulo** y la **cápsula glomerular**. El **glomérulo** es un nudo de capilares excepcionalmente porosos que permiten que el agua y pequeñas moléculas disueltas en el plasma sanguíneo rezumen conforme la sangre fluye a través de ellos. La **cápsula glomerular** circundante, con forma de taza, captura esta sangre filtrada (véase la Fig. 36-4). Después el filtrado entra al **túbulo renal**, que conduce el filtrado conforme se convierte en orina. El túbulo renal consta de tres partes. La primera porción es el **túbulo proximal**, que regresa agua y la mayoría de las moléculas esenciales e iones hacia la sangre. Después el filtrado entra a la segunda porción del túbulo, el **asa de nefrona** (también llamada **asa de Henle**). En la mayoría de las nefronas, el asa de Henle se extiende desde la corteza renal hacia la porción superior de la médula renal, pero parte se extiende mucho más profundo, como se describe más adelante. La principal función del asa de Henle es producir y mantener una alta concentración de iones



▲ FIGURA 36-4 Una nefrona individual y su suministro de sangre

La línea discontinua marca el límite entre la corteza renal y la médula renal.

de sal (Na^+ y Cl^-) en el fluido intersticial de la médula renal. Esta alta concentración intersticial de solutos ayuda al riñón a producir orina concentrada y mantener el agua en la sangre, como se describe más adelante. El filtrado finalmente se convierte en orina en el **túbulo distal**, donde más sustancias se remueven desde y se secretan en la sangre.

El túbulo distal vacía orina en un **conducto recolector**, un tubo más grande adyacente a la nefrona. Existen miles de conductos recolectores dentro del riñón; cada uno recibe orina desde muchas nefronas. Los conductos recolectores dirigen la orina desde la corteza renal, a través de la médula renal, y hacia la pelvis renal (véase la Fig. 36-4). Conforme la orina dentro de los conductos recolectores fluye a través de la médula renal, puede reclamarse agua adicional hacia la sangre para mantener la homeostasis, como se describe más adelante.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- mencionar y describir las estructuras del sistema urinario humano?
- diagramar y describir las estructuras dentro del riñón?
- describir el suministro de sangre a cada riñón?
- dibujar y etiquetar una nefrona?

36.4 ¿CÓMO SE FORMA LA ORINA?

La orina se produce en las nefronas de los riñones mediante tres procesos: filtración, reabsorción y secreción. Conforme la orina se forma, sustancias disueltas se mueven entre las partes de la nefrona y el fluido intersticial que rodea estas estructuras. El fluido intersticial a su vez intercambia sustancias con una red cercana de capilares microscópicos.

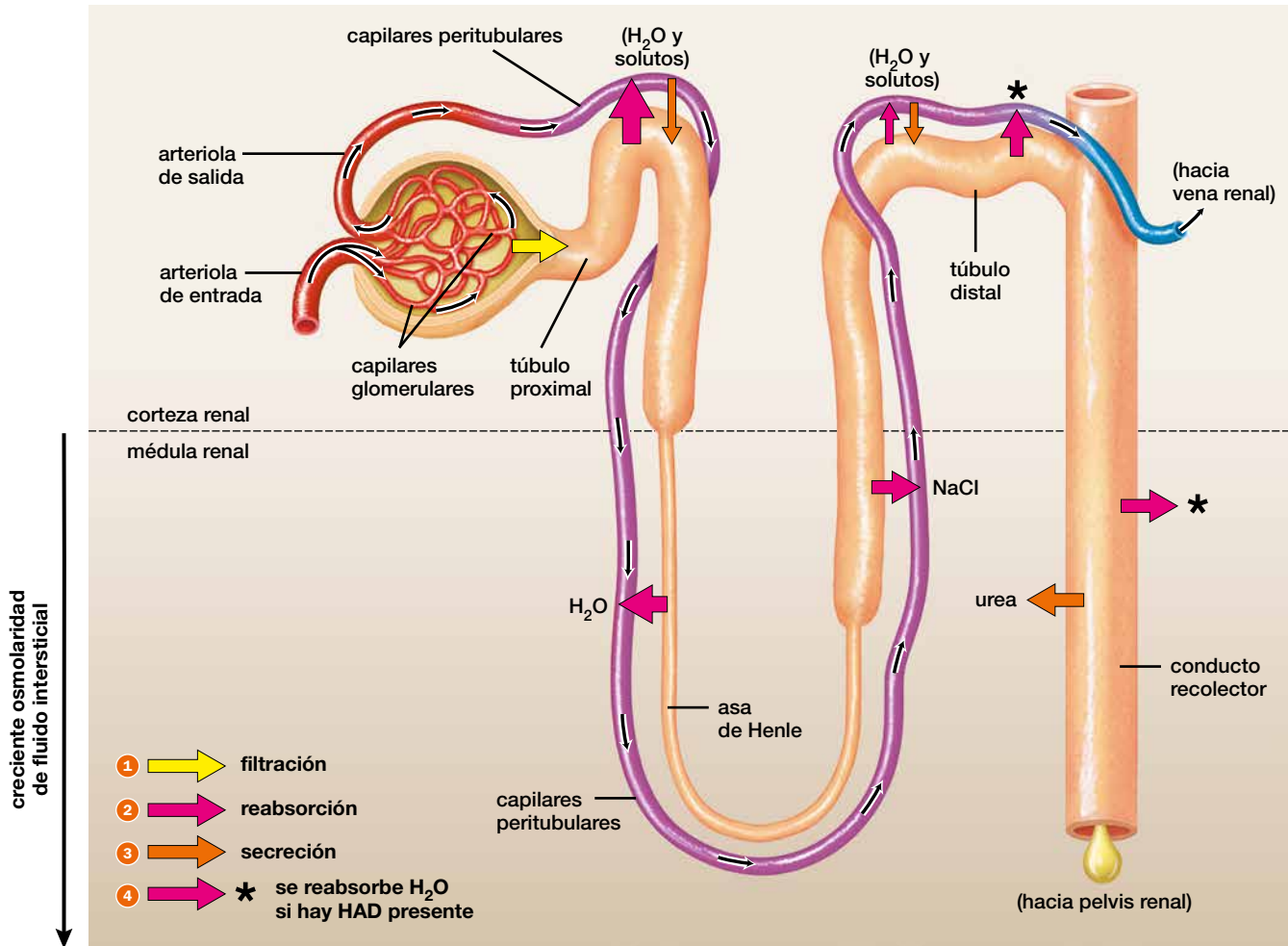
Los vasos sanguíneos apoyan el papel de las nefronas en el filtrado de la sangre

Como se muestra en la Figura 36-4, la sangre se transporta hacia el riñón mediante la **arteria renal**, que da lugar a miles de arteriolas microscópicamente estrechas. Cada arteriola suministra sangre hacia una nefrona. Dentro del corpúsculo renal, la arteriola se ramifica para formar los capilares de los glomérulos. Éstos se vacían en una arteriola que sale (en contraste con la mayoría de los capilares, que se vacían en las vénulas; véase el Capítulo 33). La arteriola de salida da origen a **capilares peritubulares** (*peritubular*, alrededor del túbulo) que forman una red que rodea

el túbulo renal. Los capilares peritubulares conducen la sangre hacia la vénula que se une a la **vena renal** (véase la Fig. 36-4).

La filtración remueve moléculas pequeñas e iones de la sangre

La **filtración**, el segundo paso en la formación de orina, ocurre cuando el fluido es forzado por la presión arterial a través de las paredes de los capilares glomerulares de la nefrona (**FIG. 36-5 1**). Dos factores facilitan la filtración glomerular. Primero, los capilares glomerulares son mucho más porosos que la mayoría de los otros capilares, y segundo, las arteriolas que recolectan sangre de los capilares son más estrechas que las arteriolas que los suministran, lo que crea una presión inusualmente alta dentro de los capilares glomerulares. Como resultado, alrededor de 20% del fluido de la sangre, junto con sus pequeñas moléculas disueltas, se fuerza a salir a través de las paredes capilares glomerulares. Células sanguíneas y proteínas de plasma, que son muy grandes para penetrar las paredes capilares, permanecen en la sangre. El filtrado (en esencia plasma menos sus proteínas grandes) se



▲ **FIGURA 36-5 Formación y concentración de orina** En este diagrama simplificado se muestran las principales funciones de cada parte de la nefrona y el conducto recolector. Los pasos numerados corresponden a las flechas coloreadas en el diagrama. La línea punteada marca la frontera entre la corteza renal y la médula renal.

recolecta mediante la cápsula glomerular circundante, que lo conduce hacia el túbulo proximal. La urea constituye aproximadamente 40% de los solutos en el filtrado glomerular.

La reabsorción regresa sustancias importantes hacia la sangre

La **reabsorción** regresa a la sangre casi toda el agua, iones (Na^+ , Cl^- , K^+ , Ca^{2+} , HCO_3^-), y nutrientes orgánicos como vitaminas, glucosa y aminoácidos que antes se removieron durante la filtración ②. Los iones Na^+ , Cl^- , K^+ y Ca^{2+} son cruciales para la función nerviosa y muscular, y los niveles de Na^+ en la sangre ejercen una gran influencia sobre el volumen y la presión sanguíneos. El ión de bicarbonato (HCO_3^-) es crucial para mantener el pH constante requerido para las reacciones metabólicas.

Las moléculas reabsorbidas se mueven mediante difusión o transporte activo a través de las paredes del túbulo renal y hacia los capilares peritubulares, que los regresan al torrente sanguíneo. La mayor parte de la reabsorción tiene lugar en el túbulo proximal, pero también ocurre en el asa de Henle y el túbulo distal. En el túbulo proximal, la reabsorción por lo general no está bajo control hormonal, pero en el túbulo distal es bajo el control de hormonas que ayuda a mantener la homeostasis. Por ende, el túbulo distal afina la composición de la sangre al regular la reabsorción del agua e iones para mantener la homeostasis con base en las necesidades cambiantes del cuerpo. El fluido que viajó a través de la nefrona se convierte en orina conforme deja el túbulo distal.

La secreción transporta activamente sustancias en el túbulo renal para su excreción

La **secreción**, que ocurre sobre todo a través de transporte activo, mueve desechos y exceso de iones de la sangre hacia el túbulo renal ③. Las sustancias secretadas incluyen exceso de K^+ y H^+ , pequeñas cantidades de amoníaco, algunas drogas medicinales y recreativas o sus productos de descomposición (incluidos penicilina, aspirina, morfina, nicotina y cocaína), así como ciertos aditivos alimenticios y pesticidas. La secreción ocurre principalmente en el túbulo proximal, pero también en el túbulo distal durante las etapas finales de la formación de orina. Como con la reabsorción, la secreción mediante el túbulo distal está regulada por las hormonas circulantes para mantener homeostasis. Para información más detallada acerca de la formación de orina, consulta el “Con más detalle: Cómo la nefrona forma orina”, en la página 686.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir el suministro de sangre de la nefrona y cómo apoya el funcionamiento de la nefrona?
- explicar las tres etapas de la formación de orina, incluidos los nutrientes y desechos que están involucrados en cada proceso?
- describir en qué parte de la nefrona ocurre cada proceso?

36.5 ¿CÓMO AYUDAN LOS SISTEMAS URINARIOS DE LOS VERTEBRADOS A MANTENER LA HOMEOSTASIS?

Para lograr sus funciones de excretar desechos celulares y mantener la homeostasis, los riñones filtran enormes cantidades de sangre. Casi un cuarto del volumen de sangre bombeado por cada latido cardíaco viaja a través de los riñones. Esto permite a los riñones mantener la composición de la sangre dentro de límites estrechos críticos. Si los riñones fallaran, la muerte ocurriría muy pronto sin los tratamientos descritos en el “Guardián de la salud: Cuando los riñones colapsan”.

Los sistemas urinarios vertebrados ayudan a mantener la homeostasis en varias formas, incluyendo:

- Regulación de pequeños nutrientes orgánicos e iones dentro de la sangre y el fluido intersticial (descritos antes).
- Regulación del contenido de agua e iones de la sangre para mantener la osmolaridad adecuada de la sangre.
- Mantenimiento del pH adecuado de la sangre al regular las concentraciones de H^+ y HCO_3^- .
- Secreción de sustancias que ayudan a regular la presión arterial y el contenido de oxígeno en la sangre.

Los riñones regulan el agua y el contenido iónico de la sangre

Los riñones reciben alrededor de cinco tazas (o 1 200 mL) de sangre cada minuto, y desde ahí remueven más o menos una taza (casi 125 mL) de agua y solutos de la sangre. Si los riñones no pudieran regresar fluido alguno a la sangre, se producirían aproximadamente 170 litros de orina al día, y necesitarías beber casi constantemente para sustituir la pérdida de agua. En vez de ello, el sistema urinario restaura casi toda el agua filtrada a través de los glomérulos, y por lo general sólo se excretan alrededor de 1 500 mL de orina al día.

El equilibrio de agua es esencial para la homeostasis... y la vida

Una función importante del riñón es la osmorregulación. La **osmorregulación** es el proceso de mantener la **osmolaridad** de la sangre, la concentración de iones y otros solutos en el plasma sanguíneo, dentro de límites muy estrictos. Si una persona consume agua en exceso más rápido de lo que los riñones pueden excretarla, el agua en exceso en la sangre se removerá por ósmosis hacia el fluido intersticial y luego hacia las células, lo que provocará que se hinchen. La inflamación de las células cerebrales produce dolores de cabeza, náusea y vómito, convulsiones, coma y en ocasiones la muerte. En contraste, si una persona se deshidrata (si no hay agua disponible o si una enfermedad produce diarrea y vómito prolongados), la osmolaridad de la sangre aumenta y el volumen sanguíneo disminuye. Si los riñones no pueden conservar suficiente agua, la deshidratación puede provocar baja presión arterial, mareos y confusión. En casos extremos, la pérdida de agua en las células cerebrales puede conducir a coma y muerte.



Cuando los riñones colapsan

Cuando los riñones de una persona fallan, los desechos se acumulan en la sangre, y ocurren desequilibrios en las concentraciones iónicas. En Estados Unidos, cada año mueren alrededor de 90 mil personas por falla renal, también llamada enfermedad renal terminal (ERT). Las causas más comunes de ERT son diabetes y presión arterial alta, que dañan los capilares glomerulares, pero los riñones también pueden estar en riesgo por infecciones o sobredosis de algunos analgésicos.

Por desgracia, aunque más de 100 mil personas esperan trasplantes de riñón en Estados Unidos, sólo unos 17 mil riñones están disponibles al año. Las personas que esperan trasplantes de riñón se mantienen vivas usando *hemodiálisis*, un tratamiento en el cual los desechos y el agua en exceso se filtran de la sangre mediante una máquina compleja (**FIG. E36-1**). Durante la hemodiálisis, la sangre del paciente se bombea a través de una máquina que contiene tubos hechos de una membrana suspendida en fluido dializante. Al igual que los capilares glomerulares, la membrana tiene poros que son muy pequeños para permitir el paso de células sanguíneas y proteínas grandes, pero suficientemente grandes como para que pasen moléculas más pequeñas. Por ende, sólo las moléculas o iones cuyas concentraciones son más altas que lo normal en la sangre del paciente (como urea y H^+) se difunden en el fluido dializante.

Aunque las personas pueden permanecer en hemodiálisis durante muchos años, el tratamiento está lejos de ser ideal. Mientras que los riñones sanos trabajan sin detenerse, los tratamientos de hemodiálisis son intermitentes. Los pacientes deben vigilar sus dietas de manera cuidadosa entre sesiones para evitar desequilibrios iónicos peligrosos y limitar su ingesta de líquidos para minimizar la acumulación de agua en su sangre. Una sesión típica de hemodiálisis tarda al menos cuatro horas y por lo general se realiza tres veces a la semana. Las 400 mil personas en Estados Unidos que dependen de la hemodiálisis (algunas tienen condiciones que las hacen no elegibles para trasplantes) pueden sobrevivir durante muchos años, pero sus vidas son interrumpidas, la composición sanguínea fluctúa y las sustancias tóxicas se acumulan entre sesiones. Lo que es alentador es la disponibilidad actual de pequeñas máquinas caseras de diálisis (**Fig. E36-1, derecha**). Después de una amplia capacitación, los pacientes calificados pueden usarlas durante algunas horas cinco o siete veces a la semana, lo que imita más de cerca un riñón funcional. Estas unidades son portátiles y ofrecen a los pacientes mucha más libertad y control sobre su condición.

Un riñón bioartificial, que sería un gran avance sobre la hemodiálisis y la donación humana de riñones, está bajo desarrollo. El dispositivo, más o menos del tamaño de una taza de café, usa un cartucho lleno con pequeños tubos huecos recubiertos con células



▲ **FIGURA E36-1** Un paciente en hemodiálisis (**derecha**) Martin McRae con su máquina portátil de diálisis, que lo acompaña en su viaje en canoa de 96 km y 6 días.

tubulares renales. La sangre entra al cartucho, donde se filtra a través de una membrana que (como los glomérulos) remueve gran parte del agua y las sustancias disueltas, lo que deja detrás células sanguíneas y proteínas. Entonces el filtrado pasa a través de compartimentos recubiertos con células renales, las cuales procesan el filtrado en forma muy parecida a cómo los túbulos renales procesan el filtrado sanguíneo. Ensayos preliminares en animales han sido alentadores.

Mientras tanto, otros grupos de investigación tienen la esperanza de hacer crecer riñones funcionales en el laboratorio, usando un andamiaje que consta de un riñón al que le quitaron todas sus células, para dejar sólo la matriz extracelular. Para remover células, se inyecta una solución detergente en la arteria renal y se remueve a través de la vena renal. En los primeros ensayos usando ratas, los andamiajes renales tuvieron éxito para repoblarse después de que células madre de vaso sanguíneo y células renales de ratas recién nacidas se inyectaron en el andamiaje. Estimuladas por factores de crecimiento dentro de la matriz extracelular, estas células se desarrollaron en capilares renales y nefronas. El riñón producido en el laboratorio incluso produjo algo de orina cuando se implantó en una rata, aunque de manera no tan eficiente como un riñón real. El futuro conserva la esperanza para las personas con ERT.

EVALÚA LO SIGUIENTE Un paciente en diálisis se queja de que siente falta de aire, se siente cansada y en ocasiones mareada. Después de leer más en este capítulo, explica la probable causa y su tratamiento.

La concentración de orina ocurre en el túbulo distal y el conducto recolector

Cuando el filtrado entra al túbulo distal, alrededor de 80% de su agua ya se reabsorbió en el túbulo proximal y el asa de Henle, pero el filtrado todavía está considerablemente más diluido que el fluido intersticial circundante en la corteza renal. A partir de este punto, la reabsorción adicional de agua se regula con precisión para mantener la osmolaridad de la sangre dentro de límites estrechos. Si la ingesta de fluido ha sido alta, más agua quedará

detrás en el filtrado, y la orina acuosa se producirá hasta que se restaure el volumen sanguíneo normal. Si la ingesta de fluido ha sido baja, se producirá orina concentrada. Esto ocurre porque el túbulo distal y el conducto recolector se volverán más permeables al agua, la cual dejará la orina por ósmosis y regresará a la sangre (**FIG. 36-5** 4).

La principal función del conducto recolector es regresar agua a la sangre para evitar deshidratación. La clave para producir orina concentrada se encuentra en la elevada concentración de

soluta del fluido circundante. El fluido intersticial dentro de la médula renal contiene altas concentraciones de sal y urea (porque la sal entra al fluido desde el asa de Henle y parte de la urea se difunde hacia el fluido intersticial desde el conducto recolector; véase la Fig. 36-5). El conducto recolector transporta orina a través de fluido intersticial cada vez más concentrado dentro de la médula renal. Cuando el conducto recolector es permeable al agua, la diferencia en osmolaridad entre la orina y el fluido intersticial hace que el agua salga de la orina y entre al fluido intersticial por ósmosis.

La hormona antidiurética controla la permeabilidad al agua del túbulo distal y el conducto recolector

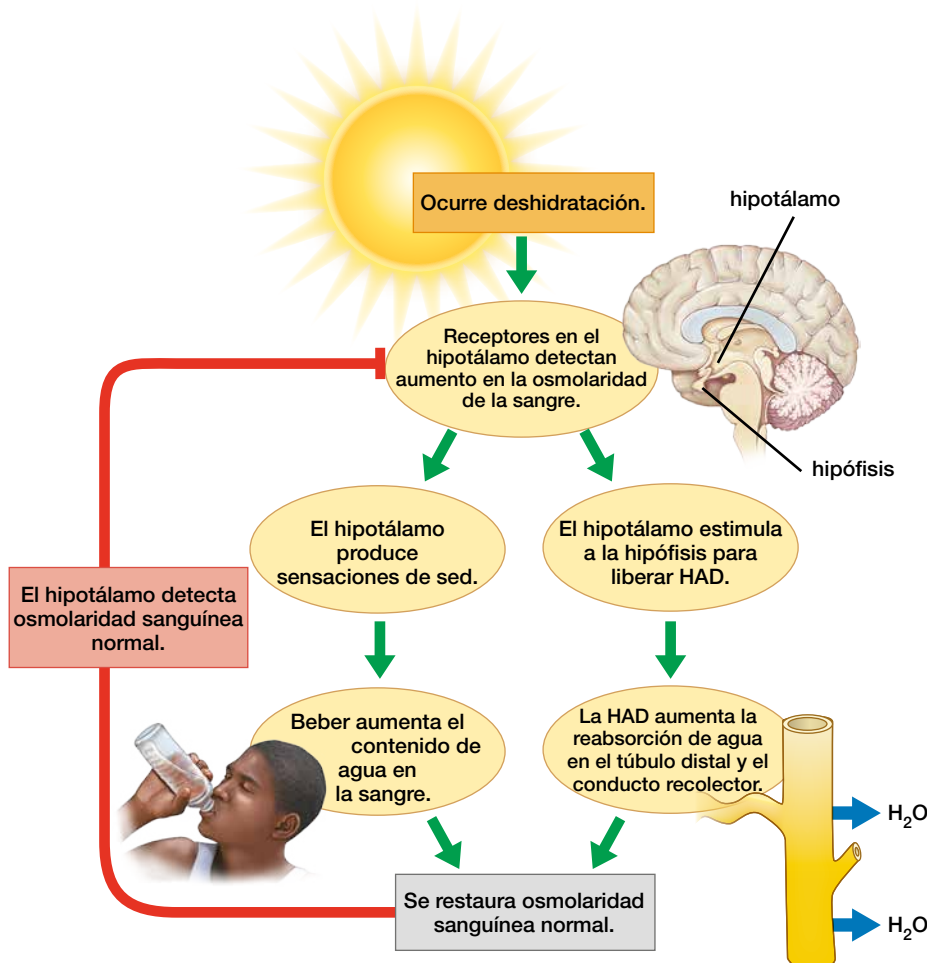
La cantidad de agua reabsorbida en la sangre desde el túbulo distal y el conducto recolector depende del número de proteínas de canal de agua llamadas **acuaporinas** en las membranas celulares de dichas estructuras. Las membranas del túbulo proximal y la porción descendiente del asa de Henle tienen gran cantidad de acuaporinas en todo momento, de modo que estas membranas permanecen enormemente permeables al agua. En contraste, las acuaporinas en el túbulo distal y las membranas del conducto recolector se ajustan conforme cambian las necesidades del cuerpo. La cantidad de acuaporina está controlada por la **hormona antidiurética (HAD; “diurético” significa “aumento en la producción de orina”, de modo que un “antidiurético” reduce la producción de orina).**

La HAD se secreta en la hipófisis posterior y se transporta en el torrente sanguíneo, y hace que las células del túbulo distal y del conducto recolector inserten proteínas acuaporinas en sus membranas. En ausencia de HAD, estas membranas casi son impermeables al agua. Conforme se elevan los niveles de HAD, más acuaporinas se insertan y aumenta la permeabilidad de las membranas al agua. De esta forma, los niveles de HAD controlan la osmolaridad de la sangre al controlar la cantidad de agua en la orina.

¿Cómo se controlan los niveles de HAD? Receptores en el hipotálamo monitorizan la osmolaridad de la sangre (FIG. 36-6). Por ejemplo, cuando tu cuerpo se deshidrata (como puede ocurrir si sudas mucho mientras te ejercitas en un día caluroso), aumenta la osmolaridad de tu sangre. Cuando la osmolaridad de la sangre supera un nivel óptimo, el hipotálamo estimula la hipófisis para liberar HAD. En respuesta a HAD, las células del túbulo distal y del conducto recolector insertan acuaporinas adicionales en sus membranas. Conforme la orina fluye a través del túbulo distal y del conducto recolector, el fluido intersticial más concentrado extrae agua por ósmosis. El agua entra a los capilares peritubulares y se restaura al torrente sanguíneo. La orina en el conducto recolector puede concentrarse tanto como el fluido intersticial circundante; en los seres humanos, su osmolaridad puede alcanzar cuatro veces la de la sangre.

Pero reducir la pérdida de agua, por sí sola, no restaurará la sangre a su osmolaridad normal. Para sustituir el agua perdida, receptores en el hipotálamo simultáneamente activan un centro de sed (también en el hipotálamo) que estimulan el deseo de beber y restaurar agua a la sangre.

Como la mayoría de las condiciones homeostáticas, la osmolaridad de la sangre está controlada por realimentación negativa. Cuando la osmolaridad regresa a lo normal, receptores en el hipotálamo señalan a la hipófisis reducir la liberación de HAD hasta un nivel de referencia. Si bebes demasiada agua, la secreción de HAD se bloqueará temporalmente, lo que hará que excretes grandes cantidades de orina muy diluida (casi un tercio la osmolaridad de la sangre). Cuando se restaura la osmolaridad sanguínea normal, la secreción de HAD aumenta hasta los niveles de referencia.



◀ **FIGURA 36-6** La deshidratación estimula la liberación de HAD y la retención de agua

PENSAMIENTO CRÍTICO Describe el proceso de realimentación que ocurriría si bebieras mucha más agua de la que tu cuerpo necesita.

CON MÁS DETALLE | Cómo forma orina la nefrona

La compleja estructura de la nefrona está finamente adaptada para su función de mantener la homeostasis. La **FIGURA E36-2** ilustra los procesos que ocurren en cada porción. Estos procesos producen filtrado de la sangre y lo convierten en orina. La osmolaridad del fluido intersticial (medida en miliosmoles) se muestra a lo largo del eje vertical izquierdo. La osmolaridad de la sangre y del fluido intersticial en el resto del cuerpo se regula en aproximadamente 300 miliosmoles. Sin embargo, dentro de la médula renal, la osmolaridad del fluido intersticial alcanza más o menos 1200 miliosmoles. Si se consumió agua en exceso, las nefronas producen orina con una osmolaridad más baja que la de la sangre normal y del fluido intersticial, tan bajo como 100 miliosmoles. Si se consumió muy poca agua para las necesidades del cuerpo, la nefrona y el conducto recolector pueden formar orina concentrada con una osmolaridad de hasta 1200 miliosmoles, cuatro veces la de la sangre y el fluido intersticial normales.

La siguiente descripción de cómo se forma la orina y cómo se regula su concentración se refiere a los números en círculos de la figura.

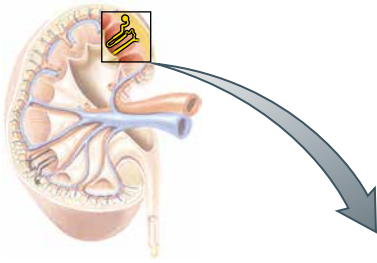
- 1 Corpúsculo renal** La filtración fuerza agua, nutrientes y desechos disueltos fuera de los glomérulos y hacia la cápsula glomerular. Esto produce filtrado que parece plasma sanguíneo sin sus proteínas grandes, con la misma osmolaridad que la sangre y el fluido intersticial. El filtrado entra al túbulo proximal.
- 2 Túbulo proximal** Aquí ocurre la mayor parte de la reabsorción y la secreción. La reabsorción mueve agua y la mayoría de los nutrientes disueltos del filtrado de vuelta a través de las paredes del túbulo y hacia el fluido intersticial, donde se reabsorben en los capilares peritubulares. Los nutrientes disueltos incluyen aminoácidos, glucosa y varios iones, como sodio (Na^+), cloro (Cl^-), potasio (K^+), calcio

(Ca^{2+}) y bicarbonato (HCO_3^-). Algunos se transportan de manera activa; otros se difunden fuera del filtrado. El agua (H_2O) sigue a estos solutos por ósmosis. Puesto que tanto H_2O como sus solutos se reabsorbieron, la osmolaridad del filtrado en el túbulo proximal permanece más o menos igual que la sangre. Iones de hidrógeno en exceso (H^+) y algunas sustancias extrañas (como ciertas drogas) se transportan de manera activa por secreción desde la sangre capilar hacia el túbulo proximal.

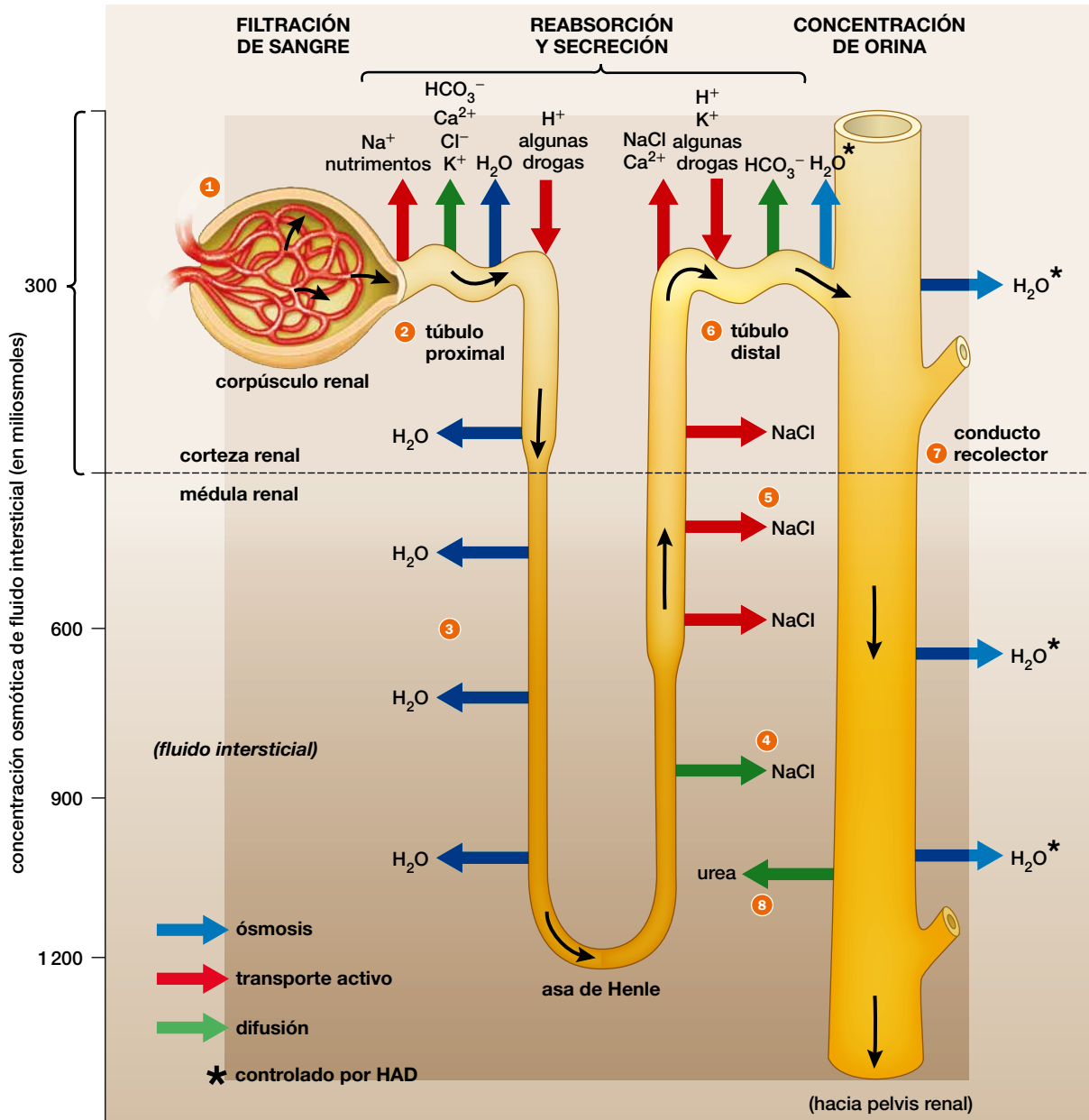
- 3 Porción descendente del asa de Henle** Aquí sale el agua por ósmosis. En el fluido intersticial circundante existe un gradiente de concentración de sal. La porción descendente del asa es permeable a H_2O , mas no a NaCl . El agua sale del filtrado por ósmosis conforme aumenta la osmolaridad del fluido intersticial que lo rodea. La pérdida de H_2O aumenta la concentración del filtrado dentro del túbulo. En el fondo del asa de Henle, el filtrado alcanza la misma osmolaridad que el fluido intersticial circundante (aproximadamente 1200 miliosmoles).
- 4 Segmento delgado de la porción ascendente del asa de Henle** Aquí se difunde sal. Este segmento es permeable sólo a NaCl (no a H_2O). Conforme el filtrado fluya hacia arriba a través de la concentración decreciente de sal en el fluido intersticial, NaCl se difunde a lo largo de su gradiente de concentración, lo que contribuye a la alta concentración de sal del fluido intersticial. Puesto que H_2O no puede seguir al NaCl , el filtrado se vuelve menos concentrado que el fluido intersticial circundante conforme fluye hacia arriba.
- 5 Segmento grueso de la porción ascendente del asa de Henle** Aquí el segmento grueso es impermeable al movimiento pasivo tanto de NaCl como de H_2O . Conforme NaCl se

bombea activamente fuera del filtrado, contribuye a la alta osmolaridad del fluido intersticial circundante y reduce la osmolaridad del filtrado hasta casi 100 miliosmoles, más o menos un tercio la osmolaridad de la sangre y el fluido intersticial dentro de la corteza renal.

- 6 Túbulo distal** El filtrado relativamente diluido del asa de Henle entra al túbulo distal, donde ocurre algo de reabsorción y de secreción, lo que afina la composición de la sangre en respuesta a hormonas (como HAD) liberadas en respuesta a cambios en la composición del plasma sanguíneo. El túbulo distal secreta por excreción exceso de H^+ , K^+ y algunas drogas de la sangre hacia el filtrado. El túbulo distal también reabsorbe NaCl y Ca^{2+} en la sangre. Una vez que el filtrado sale del túbulo distal, se llama orina.
- 7 Conducto recolector** El conducto recolector lleva la orina desde la corteza renal y a través de creciente concentración de soluto del fluido intersticial dentro de la médula renal. Los altos niveles de soluto del fluido intersticial se generan en el asa de Henle (descrito antes) y por conducto recolector inferior (descrito a continuación). La pérdida de agua por ósmosis está controlada por HAD. En los niveles más altos de HAD, el conducto recolector se vuelve tan permeable al agua que la osmolaridad de la orina se equilibra con la osmolaridad del fluido intersticial circundante, que alcanza alrededor de 1200 miliosmoles en los seres humanos.
- 8 Conducto recolector inferior** La urea se difunde hacia el fluido intersticial conforme el conducto pasa a través de la médula renal. Urea y NaCl contribuyen casi de manera equitativa a la osmolaridad total en la médula renal, lo que los hace casi igualmente importantes para producir orina concentrada. Considerable urea también permanece como un producto de desecho en la orina, donde la urea puede estar 50 veces más concentrada que en el plasma sanguíneo.



▼ **FIGURA E36-2 Detalles de formación de orina en la nefrona** La concentración de sustancias disueltas en el filtrado se indica mediante la intensidad del color amarillo; las flechas negras indican la dirección del flujo del filtrado. Afuera de la nefrona, sombras más oscuras de beige representan mayores concentraciones de sal y urea en el fluido intersticial circundante.



¿TE HAS PREGUNTADO...

permanece muy diluida y acuosa. Como resultado, después de beber mucho, puedes excretar más agua de la que ingieres. Así que, irónicamente, tener mucho para beber en realidad puede deshidratarte. La deshidratación contribuye a la miseria de las resacas que puedes experimentar la mañana siguiente.

Uno de los principales efectos del alcohol es inhibir la liberación de HAD. Sin HAD, la orina

por qué el alcohol hace que orines mucho?

Las nefronas de los mamíferos están adaptadas para la disponibilidad de agua

En el riñón humano, casi 20% de las nefronas tienen asas largas (de cerca de 3 cm) que se extienden profundo en la médula renal (véase la Fig. 36-3, inserto). Estas largas asas de Henle tienen un gran papel en el mantenimiento de la alta concentración de sal en el fluido intersticial de la médula.

Los mamíferos adaptados a climas secos (**FIG. 36-7**) por lo general tienen riñones que contienen un porcentaje mucho mayor de nefronas con largas asas de Henle. Estas asas largas producen una mayor concentración de sal en el fluido intersticial de la médula, lo que permite que más agua se reclame de la orina mientras viaja a través de los conductos recolectores. Los maestros de la concentración de orina son los roedores del desierto como las ratas canguro (véase la Fig. 30-13a), que pueden producir orina con 14 veces la osmolaridad de su sangre. No es de sorprender que todas las nefronas en las ratas canguro tengan nefronas con asas muy largas. Con su extraordinaria capacidad para conservar agua, las ratas canguro no necesitan beber; dependen por completo del agua contenida en su alimento y en las reacciones metabólicas que producen agua.

En contraste, los mamíferos adaptados a hábitats con abundante agua dulce por lo general tienen asas de Henle más cortas. Por ejemplo, los castores, que viven junto a ríos, sólo tienen nefronas con asa corta y sólo pueden concentrar su orina en casi el doble de la osmolaridad de su sangre.

Los riñones ayudan a mantener el pH sanguíneo

El pH de la sangre se mantiene dentro del rango en extremo estrecho de 7.38 a 7.42. Este pH ligeramente básico es crucial para una gran cantidad de procesos metabólicos celulares, incluidos el funcionamiento de enzimas y neuronas. Sin embargo, muchas actividades metabólicas celulares normales (como la descomposición de proteínas y grasas, la fermentación de ácido láctico en los músculos, y la síntesis de ATP) genera un exceso de H^+ , lo que produce soluciones ácidas. La defensa más importante contra el cambio de pH la ofrecen los tampones en la sangre, en particular HCO_3^- , que puede combinarse con H^+ para formar H_2CO_3 por la reacción $H^+ + HCO_3^- \rightarrow H_2CO_3$.

Los riñones ayudan a mantener el pH sanguíneo al reabsorber HCO_3^- en la sangre y al secretar H^+ en exceso en el túbulo renal. Si la sangre se vuelve muy ácida, las nefronas aumentarán la secreción de H^+ y la reabsorción de HCO_3^- . Si la sangre se vuelve muy básica, las nefronas reducirán la secreción de H^+ y la reabsorción de HCO_3^- . Estos procesos ocurren en los túbulos proximal y distal de las nefronas.

Los riñones ayudan a regular la presión arterial y los niveles de oxígeno

Los riñones liberan sustancias que ayudan a regular la presión arterial y mantener los niveles de oxígeno en la sangre. Cuando la presión arterial cae, como puede ocurrir con pérdida excesiva de sangre, los riñones liberan la enzima **renina** en el torrente sanguíneo. La renina cataliza la formación de la hormona **angiotensina** de una proteína que circula en la sangre. Esto ayuda a combatir la presión arterial baja en tres formas principales:

- (1) la angiotensina estimula la liberación de la hormona **aldosterona** (a partir de la corteza suprarrenal; véase Capítulo 38), que hace que los túbulos proximales de las nefronas reabsorban más Na^+ en la sangre. Más agua sigue por ósmosis, lo que aumenta el volumen sanguíneo.
- (2) La angiotensina estimula la liberación de HAD, lo que hace que más agua se reclame de la orina conforme pasa a través del túbulo distal y el conducto recolector.
- (3) La angiotensina hace que las arteriolas a lo largo del cuerpo se constriñan, lo que aumenta la presión arterial.

Los riñones también ayudan a mantener el oxígeno sanguíneo en niveles que sostienen las necesidades del cuerpo. Los riñones liberan la hormona **eritropoyetina** en respuesta a la reducción de oxígeno, lo cual puede ocurrir si se pierde sangre, si enfermedad pulmonar reduce la ingesta de oxígeno, o a grandes altitudes, donde cada bocanada de aire



◀ **FIGURA 36-7** Un habitante del desierto bien adaptado

Los camellos, que son nativos de los desiertos, tienen asas de Henle extremadamente largas y pueden producir orina con una osmolaridad más de nueve veces la de la sangre.

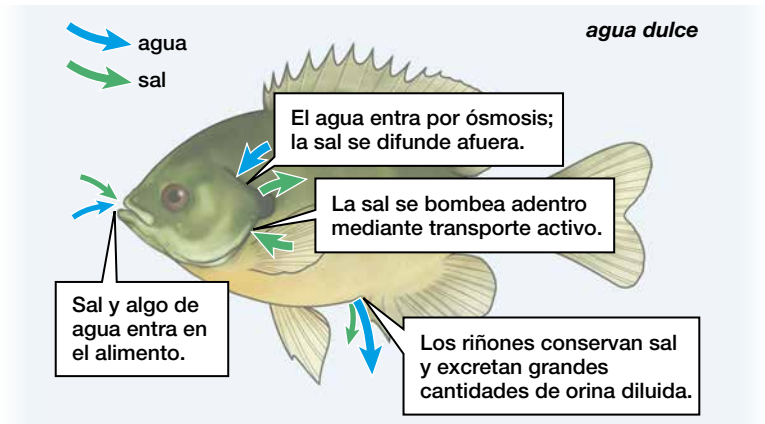
proporciona menos oxígeno (véase el Capítulo 34). La eritropoyetina estimula a la médula ósea para producir más eritrocitos que transportan oxígeno.

Los peces enfrentan retos homeostáticos en sus ambientes acuáticos

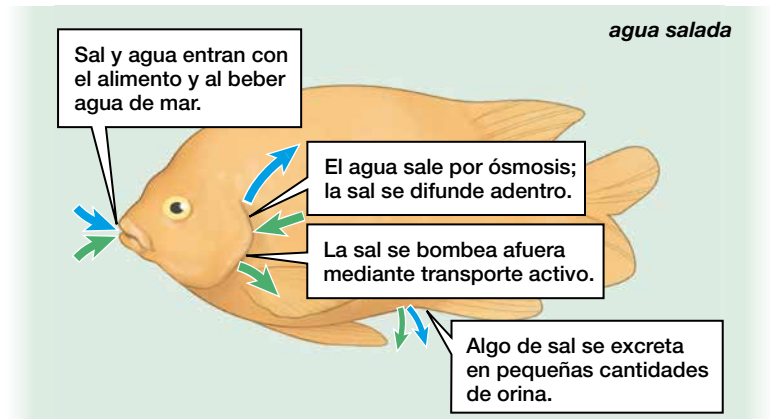
La osmorregulación es en especial desafiante para los animales que están constantemente sumergidos en una solución que tiene o menor (hipotónica) o mayor (hipertónica) osmolaridad que sus fluidos corporales. Dichos animales evolucionaron mecanismos que mantienen un equilibrio homeostático de agua y sal dentro de sus cuerpos.

Los peces de agua dulce, que viven en un ambiente hipotónico, mantienen una osmolaridad plasmática muy por arriba de la de sus entornos de agua dulce. Conforme estos peces circulan agua sobre sus branquias para intercambiar gases, parte del agua fuga constantemente hacia sus cuerpos mediante ósmosis, y las sales se difunden afuera (FIG. 36-8a). Los peces de agua dulce adquieren sal de su alimento, y también a través de sus branquias, que usan transporte activo para bombear sal hacia sus cuerpos desde el agua circundante. Los peces de agua dulce nunca beben (aunque tomen algo de agua cuando se alimentan). Sus riñones retienen sal y excretan grandes cantidades de orina extremadamente diluida.

Los peces de agua salada viven en un ambiente hipertónico; el agua de mar tiene una concentración de soluto de dos a tres veces la de sus fluidos corporales. Como resultado, el agua sale de manera continua de sus tejidos por ósmosis, y la sal se difunde sin interrupción hacia dentro. La mayoría de los peces de agua salada beben para restaurar su pérdida de agua y excretan el exceso de sal mediante transporte activo a través de sus branquias (FIG. 36-8b). Las nefronas de los peces carecen por completo de asas de Henle, de modo que los peces no pueden producir orina que esté más concentrada que su sangre. En vez de ello, para conservar agua, los riñones de la mayoría de los peces de agua salada sólo excretan cantidades muy pequeñas de orina, que contiene algunas sales que sus branquias no eliminaron.



(a) Pez de agua dulce



(b) Pez de agua salada

▲ **FIGURA 36-8 Osmorregulación en peces** (a) Un pez de agua dulce debe competir con grandes cantidades de agua que entran a su cuerpo. (b) El pez de agua salada debe conservar agua, que constantemente se difunde fuera de su cuerpo hacia el agua de mar circundante más salada.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Qué problemas osmorregulatorios ocurrirían si una trucha de agua dulce se coloca en el océano y por qué?

Los peces cartilaginosos, como los tiburones y las rayas, evolucionaron una solución diferente para conservar agua. Estos peces de agua salada excretan urea en lugar de amoníaco. También almacenan urea en sus tejidos a una concentración tan alta que mataría a la mayoría de otros vertebrados. La urea almacenada da a los tejidos de tiburones y rayas aproximadamente la misma osmolaridad que el agua de mar circundante, de modo que evitan perder agua por ósmosis.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Cadena de favores

La falla renal casi siempre evita que los riñones produzcan eritropoyetina adecuada, que estimula la producción de eritrocitos. Esto resulta en *anemia* (muy pocos eritrocitos para suministrar oxígeno adecuado a los tejidos) de modo que las víctimas se sienten siempre cansadas y les falta el aire. Por fortuna, quienes padecen anemia pueden recibir eritropoyetina humana producida por células modificadas genéticamente en cultivos. Pero un riñón funcional responderá a las necesidades cambiantes del cuerpo y producirá las cantidades adecuadas de esta hormona en los momentos oportunos, una ventaja definitiva para los receptores de trasplantes. ¿Cómo se logran las donaciones de riñón de vivos? Esto se vuelve a repasar al final del capítulo.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo la nefrona y el conducto recolector ayudan a controlar la osmolaridad de la sangre?
- explicar el papel de HAD en la reabsorción de agua?
- explicar cómo los riñones ayudan a controlar el pH sanguíneo, la presión arterial y el contenido de oxígeno en sangre?
- describir cómo los riñones mamíferos están adaptados a ambientes húmedos y secos?
- explicar cómo y por qué difieren los sistemas urinarios de los peces de agua dulce y de agua salada?

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Cadena de favores

Desde la década de 1950, cuando la donación de riñón en vida se reconoció por primera vez como una alternativa viable a los donadores de órganos cadavéricos, familiares y amigos se movieron hacia adelante para ofrecer un riñón a una víctima de fallo renal. Para reducir la posibilidad de que el sistema inmunológico del receptor ataque al riñón donado como si fuese un microbio o parásito invasor, el tipo de sangre y muchas otras glicoproteínas importantes del donador deben coincidir con las del receptor. Pero, con excepción de gemelos idénticos, ningún par de personas tiene tejidos que coincidan a la perfección. Esto significa que la mayoría de las personas con trasplantes de riñón deben tomar medicamentos inmunosupresores durante el resto de su vida, lo que los vuelve vulnerables a infecciones y algunos tipos de cáncer. A pesar de este inconveniente, un riñón trasplantado es por mucho la mejor opción para aquellos suficientemente afortunados como para recibir uno.

Para remover un riñón de donador (FIG. 36-9), los cirujanos por lo general usan una técnica llamada cirugía laparoscópica, donde hacen incisiones de un centímetro a través de las cuales insertan herramientas quirúrgicas, incluida una pequeña cámara de video para guiar la operación. El riñón se extrae a través de una incisión de más o menos seis centímetros de largo, se pone en hielo y se apresura hacia su receptor. La operación tarda de tres a cuatro horas; los donadores permanecen en el hospital por alrededor de tres días y regresan a trabajar aproximadamente a las tres semanas. Además de los riesgos asociados con la cirugía mayor, los donadores de riñón carecerán de un riñón de respaldo en el improbable caso de que su riñón restante fallara. Pero un estudio reciente de muertes entre 80 mil donadores de riñón durante un periodo de 15 años no descubrió mayor mortalidad entre este



▲ **FIGURA 36-9** Cirujanos trasplantan un riñón

DeGiulio comenzó una cadena que salvó cuatro vidas (FIG. 36-10), dichas cadenas de donación en dominó se han vuelto más largas y más frecuentes. Por ejemplo, durante un periodo de 4 meses, 17 hospitales en 11 estados de Estados Unidos, desde California hasta New Jersey, relacionaron 30 personas, quienes de otro modo pudieron haber muerto, con riñones de 30 donadores que nunca

grupo (una vez se recuperaron de la cirugía) que entre los no donadores.

Las donaciones en dominó casi siempre comienzan de manera espontánea por alguien inspirado para hacer la diferencia. Desde 2008, cuando el riñón donado de



▲ **FIGURA 36-10** Donaciones en dominó Riñones de extraños incompatibles salvaron las vidas de estos cuatro receptores.

conocieron. Esta empresa heroica la inició el buen samaritano Rick Ruzzamenti, quien obtuvo la idea de la oficinista en su estudio de yoga, quien le mencionó que ella había donado un riñón a un amigo. “Las personas piensan que es muy raro que done un riñón”, dijo al coordinador de trasplantes en su hospital, pero “yo creo que es muy raro que ellos piensen que es muy raro... esto provoca un cambio en el mundo”.

Los más de 100 mil individuos elegibles que aguardan un trasplante de riñón esperan fervientemente que las cadenas de donación en dominó sigan forjándose y extendiéndose.

CONSIDERA ESTO ¿Tú donarías un riñón a un amigo o miembro de la familia cuyos riñones fallaran? ¿Considerarías donar un riñón a un extraño? Explica tu razonamiento.

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

36.1 ¿Cuáles son las principales funciones del sistema urinario?

Los sistemas urinarios producen y eliminan orina, que contiene productos de desecho de metabolismo celular (en particular desechos nitrogenados; consulta la Tabla 36-1), iones, sustancias extrañas y algunos nutrientes que se ingirieron en exceso de las necesidades del cuerpo. Los sistemas urinarios también mantienen la homeostasis al ajustar el contenido de agua, pH y las concentraciones de iones en los fluidos corporales.

36.2 ¿Cuáles son algunos ejemplos de sistemas urinarios en invertebrados?

El sistema urinario simple de los platelmintos consta de protonefridios, una red de túbulos ramificados que recolectan desechos y agua en exceso. Células flamígeras crean una corriente que fuerza la orina fuera del cuerpo a través de poros urinarios. Los insectos usan túbulos de Malpighi que procesan hemolinfa dentro del hemocele de sus sistemas circulatorios abiertos. Los túbulos de Malpighi liberan orina en el intestino para su eliminación. Las lombrices de tierra usan nefridios para procesar el fluido intersticial dentro de la cavidad corporal. Después de reabsorber nutrientes, la orina se libera a través de nefridioporos.

36.3 ¿Cuáles son las estructuras del sistema urinario de los mamíferos?

El sistema urinario mamífero consta de riñones y uréteres pareados, una vejiga y una uretra. Los riñones producen orina, que se conduce por los uréteres hacia la vejiga, donde se almacena. La distensión de la pared de la vejiga dispara el orinar, durante lo cual la orina pasa fuera del cuerpo a través de la uretra. Los riñones tienen una corteza renal exterior empacada con unidades de filtrado llamadas nefronas, cuyas asas de Henle se extienden hacia la médula renal subyacente. El compartimento renal más interno, la pelvis renal, canaliza la orina hacia el uréter. La sangre entra a cada riñón a través de una arteria renal y sale a través de una vena renal. Una nefrona consta del corpúsculo renal, compuesto del glomérulo y la cápsula glomerular, y el túbulo renal, formado por el túbulo proximal, el asa de Henle y el túbulo distal. Este último se vacía hacia el conducto recolector, que lleva la orina a través de la médula renal y la libera en la pelvis renal.

36.4 ¿Cómo se forma la orina?

La formación de orina en la nefrona comienza en el corpúsculo renal, donde la sangre se filtra a través del glomérulo. El filtrado resultante de agua y pequeñas moléculas disueltas se recolectan en la cápsula glomerular y entran al túbulo renal. La reabsorción a través del túbulo renal restaura la mayoría de agua, nutrientes e iones a la sangre, lo que deja detrás desechos como la urea. La secreción en los túbulos proximal y distal transportan de manera activa los desechos restantes y el exceso de iones de la sangre hacia el filtrado. Capilares peritubulares que rodean la nefrona permiten el intercambio de sustancias entre la sangre y el filtrado vía el fluido intersticial. Cuando el filtrado sale de la nefrona, se convierte en orina.

36.5 ¿Cómo ayudan los sistemas urinarios de los vertebrados a mantener la homeostasis?

Los sistemas urinarios vertebrados regulan el agua y el contenido de iones de la sangre, mantienen el pH sanguíneo adecuado, retienen nutrientes y secretan sustancias que ayudan a regular la presión arterial y el contenido de oxígeno en la sangre. El agua regresa a la sangre desde el filtrado mediante reabsorción en el túbulo renal y el conducto recolector. Conforme la orina fluye a través del conducto recolector hacia la pelvis renal, pasa a través del fluido intersticial en la médula renal. Este fluido intersticial se concentra cada vez más en sal (desde el asa de Henle) y urea (desde el conducto recolector).

La deshidratación aumenta la osmolaridad de la sangre, que hace que la hipófisis posterior secrete hormona antidiurética (HAD) en la sangre. La HAD hace que se inserten acuaporinas en las membranas del túbulo distal y del conducto recolector, lo que aumenta su permeabilidad al agua. La alta permeabilidad al agua permite que el agua se reabsorba en la sangre desde el túbulo distal y desde el conducto recolector conforme pasa a través de la creciente concentración de sal y urea en la médula renal.

Los riñones ayudan a regular la presión arterial al secretar la enzima renina cuando la presión arterial cae. La renina cataliza la formación de angiotensina a partir de una proteína sanguínea. La angiotensina aumenta la reabsorción de Na^+ , estimula la liberación de HAD y constriñe arteriolas, lo que eleva la presión arterial. La eritropoyetina, liberada desde los riñones cuando el contenido de oxígeno de la sangre es bajo, estimula a la médula ósea para producir eritrocitos.

Los mamíferos que viven donde el agua es escasa tienen asas de Henle largas y producen orina concentrada; donde el agua es abundante, los mamíferos tienden a tener asas de Henle cortas y producen orina diluida. Los peces de agua dulce generan grandes cantidades de orina diluida y transportan sal de manera activa hacia adentro a través de los tejidos de sus branquias. Los peces de agua salada beben agua de mar, transportan activamente sal fuera de sus tejidos branquiales, y producen muy poca orina.

Términos clave

ácido úrico	678	nefridio	680
acuaporina	685	nefrona	681
aldosterona	688	orina	678
amoniaco	678	osmolaridad	683
angiotensina	688	osmorregulación	683
arteria renal	682	pelvis renal	680
asa de Henle	681	protonefridios	679
capilar peritubular	682	reabsorción	683
cápsula glomerular	681	renina	688
celoma	680	riñón	680
conducto recolector	681	secreción	683
corpúsculo renal	681	sistema urinario	678
corteza renal	680	túbulo de Malpighi	679
eritropoyetina	688	túbulo distal	681
excreción	678	túbulo proximal	681
filtración	682	túbulo renal	681
filtrado	681	urea	678
glomérulo	681	uréter	680
homeostasis	679	uretra	681
hormona antidiurética (HAD)	685	vejiga	681
médula renal	680	vena renal	682

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- ¿Cuál de las siguientes afirmaciones es correcta?
 - Es probable que los organismos de agua dulce excreten amoniaco.
 - El amoniaco se excreta principalmente en la orina.
 - El amoniaco es el más complejo de los tres principales desechos nitrogenados.
 - Los seres humanos convierten amoniaco a urea en el riñón.
- ¿Cuál de las siguientes asociaciones es correcta?
 - nefronas-lombrices de tierra
 - túbulos de Malpighi-insectos
 - protonefridios-cnidarios
 - nefridios-platelmintos
- Las asas de Henle largas
 - son comunes en animales con acceso a agua dulce abundante.
 - permiten que la orina se concentre dentro del conducto recolector.
 - son el tipo más común de asa de Henle en los seres humanos.
 - se extienden profundo en la corteza renal.
- ¿Cuál de las siguientes afirmaciones es verdadera?
 - Los conductos recolectores se vacían en la médula renal.
 - Las acuaporinas se insertan en el túbulo proximal cuando se secreta HAD.
 - Los uréteres conducen orina fuera de la vejiga.
 - La sangre se filtra por presión a través de los glomérulos.
- ¿Cuál es la secuencia y dirección correctas del flujo sanguíneo?
 - vena renal → arteria renal → arteriolas → capilares peritubulares
 - vénula → vena renal → capilares peritubulares → arteriolas
 - arteriola → glomérulos → arteriola → capilares peritubulares
 - vena renal → vénula → capilares peritubulares → arteriola

Llena los espacios

- Escribe el principal desecho nitrogenado excretado por los siguientes animales: peces: _____; aves: _____; insectos: _____; serpientes: _____; camellos: _____.
- El riñón humano consta de una capa exterior llamada _____, una capa subyacente llamada _____ y un compartimento central con forma de embudo llamado _____. La orina se canaliza desde el compartimento central hacia _____, que se dirige hacia un órgano de almacenamiento, _____, que se vacía a través de _____.
- Menciona en orden correcto las partes de la nefrona a través de las cuales pasa el filtrado. _____, _____, _____, _____.
- Escribe el término apropiado: La mayoría de la reabsorción ocurre aquí: _____; la concentración final de orina ocurre aquí: _____; crea un gradiente de concentración de sal en el fluido intersticial: _____; ubicación del gradiente de concentración dentro del riñón: _____.

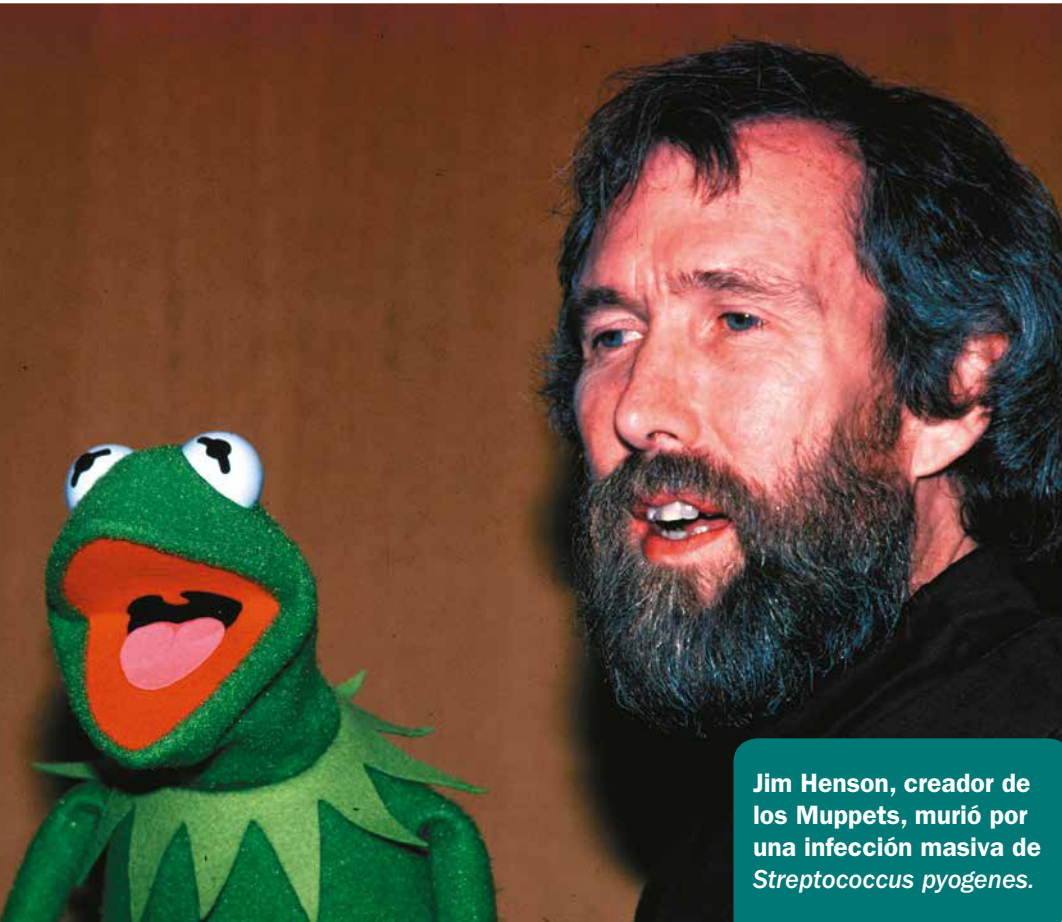
- Escribe las siguientes sustancias: producida a partir de amoniaco y excretada en la orina de los mamíferos: _____; secretada en el túbulo cuando el pH sanguíneo es muy bajo: _____; se transporta activamente fuera de la porción ascendente del asa de Henle: _____; deja el túbulo mediante ósmosis: _____.
- El riñón ayuda a mantener un equilibrio interno llamado _____. Para ayudar a regular la presión arterial, el riñón secreta la enzima _____, que convierte una sustancia que circula en el torrente sanguíneo en la hormona _____. Para controlar los niveles de oxígeno, los riñones secretan la hormona _____, que actúa sobre la médula ósea para aumentar la producción de _____.
 - Si aumenta la osmolaridad de la sangre, receptores en _____ detectan esto y señalan a la glándula _____ aumentar la liberación de _____. Esta hormona actúa sobre las paredes de _____ y _____, lo que las hace insertar más poros de agua llamados _____ en sus membranas y, en consecuencia, hacer que la orina se vuelva más _____.

Preguntas de repaso

- Explica las dos funciones principales de los sistemas urinarios y menciona los procesos que logran estas funciones.
- Rastrea una molécula de amoniaco a través del cuerpo de un mamífero, comenzando en el torrente sanguíneo y terminando fuera del cuerpo.
- ¿Cuál es la función del asa de Henle? ¿Del conducto recolector? ¿De la hormona antidiurética?
- Analiza las diferencias en función de los dos principales lechos capilares en los riñones: los capilares glomerulares y los capilares peritubulares.
- Describe los procesos de filtración, reabsorción y secreción, incluidos los principales sitios en la nefrona donde ocurre cada uno.
- Describe el papel de los riñones como órganos de homeostasis.
- Describe brevemente y compara los sistemas urinarios de platelmintos, insectos y lombrices de tierra.
- Explica y contrasta la osmorregulación en los peces de agua dulce y los de agua salada.

Aplicación de conceptos

- En su poema "The Rime of the Ancient Mariner" (Rima del marinero viejo), Samuel Taylor Coleridge escribió: "Water, water, everywhere, nor any drop to drink" (Agua, agua por todas partes, pero ni una gota para beber). El agua de mar tiene más de cuatro veces la osmolaridad de la sangre. ¿Por qué una persona no puede evitar morir de sed al beber agua de mar?
- Algunas personas defienden el beber la propia orina, pues afirman significativos beneficios para la salud. ¿Qué problemas ves con esta "terapia alternativa"? ¿Existen condiciones bajo las cuales esto pueda ser aconsejable?



Jim Henson, creador de los Muppets, murió por una infección masiva de *Streptococcus pyogenes*.

ESTUDIO DE CASO

truir con rapidez grandes cantidades de tejido, lo que conduce al nombre común de “bacteria comedora de carne” (el término médico es infección de tejido blando necrotizante o fascitis necrotizante). Aunque esto suena bastante dramático, es muy preciso. Considera a Aimee Copeland, una estudiante graduada de la Universidad de West Georgia. Ella

estaba en una tirolesa sobre el río Little Tallapoosa en Georgia cuando la línea se rompió, cortó su pierna izquierda y la aventó al río. El Little Tallapoosa, como miles de otros ríos en Estados Unidos, contiene *Aeromonas hydrophila*, una bacteria que usualmente infecta peces y ranas. Los nadadores con frecuencia traen *A. hydrophila*, y por lo general no se enferman en absoluto o pueden desarrollar fiebre ligera, retortijones y diarrea. Sin embargo, en el caso de Copeland, la bacteria entró profundo en su pierna cortada. Los médicos cerraron la herida, pero la bacteria en el interior comenzó a destruir tejido en múltiples partes de su cuerpo. Tres días después, los médicos tuvieron que realizar extensas amputaciones para erradicar la bacteria y salvar su vida.

A pesar de ocasionales fallas devastadoras como éstas, las defensas del cuerpo contra las infecciones por bacterias y otros microbios por lo general son muy efectivas. Conforme aprendas acerca de estas defensas, considera algunas preguntas: ¿cómo tu cuerpo distingue lo “propio” de lo “invasor”? ¿Cómo el sistema inmunitario mata a los invasores? ¿Cómo microbios como *S. pyogenes* y *A. hidrophila* evaden el sistema inmunitario y producen enfermedades mortales?

Bacterias comedoras de carne

EL 4 DE MAYO DE 1990, JIM HENSON, creador de los Muppets y la voz original de la rana Kermit, se sintió inusualmente cansado y tenía la garganta irritada. Hacia el 13 de mayo, se sintió mucho peor, pero su médico no descubrió signo alguno de neumonía u otra enfermedad seria. Sin embargo, el 15 de mayo, Henson comenzó a toser sangre. Tres horas después, en el Hospital Presbiteriano de Nueva York, no podía respirar y fue colocado en un respirador. A pesar de la mejor atención y múltiples antibióticos, Henson murió sólo 20 horas después.

A Henson lo mató el *Streptococcus pyogenes*. Hay posibilidades de que tú hayas sido infectado por este tipo de bacteria: provoca faringitis estreptocócica. Sin embargo, algunas cepas de *S. pyogenes* son más desagradables que otras, y algunas personas son más susceptibles que el promedio. Henson murió por síndrome de choque tóxico estreptocócico cuando *S. pyogenes* invadió sus pulmones, lo que produjo inflamación masiva y falla orgánica múltiple.

En ocasiones, si *S. pyogenes* u otras ciertas especies de bacterias entran por una cortada o herida abierta, pueden des-

DE UN VISTAZO

- | | | |
|---|--|---|
| <p>37.1 ¿Cómo se defiende el cuerpo contra las enfermedades?</p> <p>37.2 ¿Cómo funcionan las defensas inespecíficas?</p> <p>37.3 ¿Cuáles son los principales componentes del sistema inmunitario adaptativo?</p> | <p>37.4 ¿Cómo reconoce el sistema inmunitario adaptativo a los invasores?</p> <p>37.5 ¿Cómo ataca el sistema inmunitario adaptativo a los invasores?</p> <p>37.6 ¿Cómo recuerda el sistema inmunitario adaptativo sus victorias anteriores?</p> | <p>37.7 ¿Cómo la atención médica ayuda a la respuesta inmunitaria?</p> <p>37.8 ¿Qué ocurre cuando el sistema inmunitario funciona mal?</p> <p>37.9 ¿Cómo combate el sistema inmunitario el cáncer?</p> |
|---|--|---|

37.1 ¿CÓMO SE DEFIENDE EL CUERPO CONTRA LAS ENFERMEDADES?

El ambiente rebosa de **microbios**, que incluyen organismos vivientes microscópicos como bacterias, protistas, muchos hongos y virus, que por lo general no se consideran como vivos. La mayoría de los microbios, incluso aquellos que viven en cuerpos animales, son inofensivos, y algunos son benéficos. Por ejemplo, el ganado no produce enzimas que descomponen celulosa; sin bacterias que metabolizan celulosa en sus tractos digestivos para hacer el trabajo por ellos, el ganado moriría de hambre en un terreno lleno de césped.

Sin embargo, algunos microbios son **patógenos**, un término derivado de palabras griegas que significan “producir enfermedades”. Conforme se reproducen y esparcen hacia nuevas víctimas, los patógenos dañan a sus huéspedes. Algunos patógenos, como los virus de resfriados, son principalmente un inconveniente. Otros patógenos son mucho más peligrosos. La bacteria del cólera, por ejemplo, provoca diarrea que puede ser tan abrumadora que la víctima muere de deshidratación. En lugares con higiene inadecuada, la diarrea puede permitir que la bacteria entre al suministro de agua y se extienda hacia más personas.

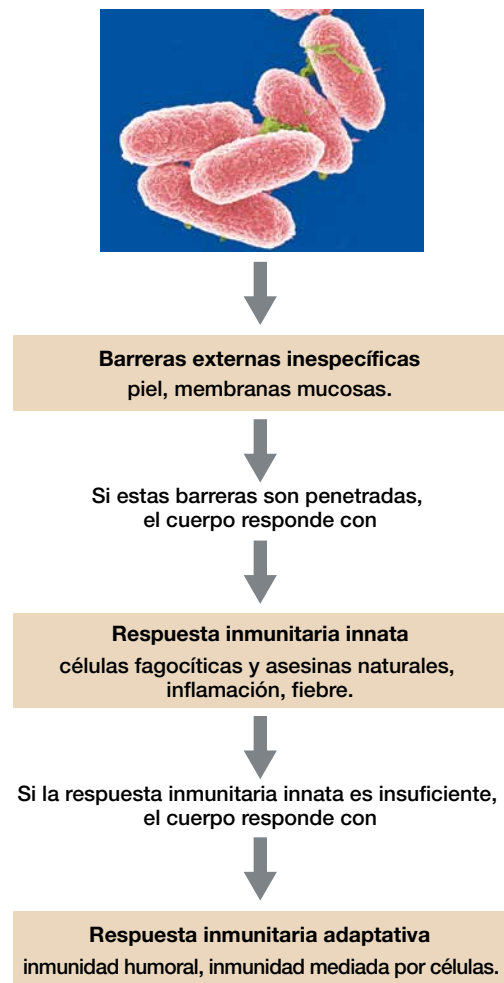
La mayoría de las enfermedades microbianas, como cólera, sarampión, tétanos y varicela, han infectado personas durante cientos o incluso miles de años. En décadas recientes han surgido nuevos patógenos, y cepas más mortales de patógenos familiares. Muchos son virus de los que has escuchado hablar en las noticias: VIH, Ébola, Nilo occidental, gripe porcina y gripe aviar. La humanidad también está en peligro por cepas de bacterias letales, en ocasiones nuevas. Por ejemplo, la bacteria *Staphylococcus aureus* ocurre con frecuencia (y por lo general de manera inofensiva) sobre la piel y en los pasos nasales, pero algunas variedades mutadas producen síndrome de choque tóxico o infecciones prolongadas si penetran a través de la piel o las membranas mucosas. Y, como se describe en el estudio de caso, algunas cepas de *Streptococcus pyogenes* y *Aeromonas hydrophila* pueden destruir gran parte del cuerpo de una persona en pocas horas.

Dada la diversidad de organismos patógenos, quizá te preguntes: ¿por qué no te enfermas con más frecuencia? Durante el tiempo evolutivo, los animales y sus patógenos se han involucrado en una guerra constante. Conforme los animales evolucionaron sistemas de defensa complejos, los patógenos evolucionaron formas más efectivas para superar dichas defensas, las cuales a su vez favorecieron la evolución incluso de defensas más poderosas que resisten la mayoría de los ataques microbianos.

Los vertebrados tienen tres líneas principales de defensa

Los vertebrados evolucionaron tres formas principales de protección contra las enfermedades (**FIG. 37-1**):

- **Barreras externas inespecíficas** Estas barreras evitan que la mayoría de los microbios patógenos entren al cuerpo. Son sobre todo estructuras anatómicas, como la piel y cilios, y



▲ **FIGURA 37-1** Niveles de defensa contra las infecciones

TABLA 37-1 Características de las respuestas inmunitarias innata y adaptativa ante la invasión

	Especificidad de respuesta ante invasión	Rapidez de respuesta a la primera invasión de un microbio dado	Magnitud de respuesta a una segunda invasión por el mismo microbio	Distribución en el reino animal
Respuesta inmunitaria innata	Inespecífica	Inmediata	Idéntica a la primera respuesta	Invertebrados y vertebrados
Respuesta inmunitaria adaptativa	Específica para microbios particulares	Demora de varios días hasta dos semanas	Respuesta enormemente mejorada; por lo general no ocurren síntomas de enfermedad (el animal se vuelve inmune a dicho microbio específico)	Sólo vertebrados

secreciones, como lágrimas, saliva y moco. Las barreras cubren las superficies externas del cuerpo y recubren cavidades corporales que se abren al mundo exterior, incluidos los tractos respiratorio, digestivo y urogenital.

- **Defensas internas inespecíficas** Si las barreras externas se rompen, la **respuesta inmunitaria innata** entra en acción. Algunos leucocitos engullen partículas extrañas o destruyen células infectadas. Químicos liberados por células corporales dañadas y proteínas liberadas por leucocitos disparan inflamación y fiebre. Como las barreras externas, la respuesta inmunitaria innata opera sin importar la naturaleza exacta del invasor.
- **Defensas internas específicas** La línea final de defensa es la **respuesta inmunitaria adaptativa**, en la cual células inmunológicas destruyen de manera selectiva la toxina o el microbio invasores específicos y luego “recuerdan” al invasor, lo que permite una respuesta más rápida si reaparece en el futuro.

En la **TABLA 37-1** se resumen las principales semejanzas y diferencias entre inmunitaria innata e inmunitaria adaptativa. Las defensas internas involucran gran cantidad de diferentes tipos de células, que se describen brevemente en la **TABLA 37-2**. La mayoría de estas células y sus papeles para defender el cuerpo no te serán familiares ahora, pero la Tabla 37-2 será una guía útil mientras lees el resto del capítulo.

Los invertebrados poseen líneas inespecíficas de defensa

Los invertebrados están protegidos sólo por barreras externas inespecíficas y defensas internas inespecíficas. Diferentes invertebrados poseen una enorme variedad de barreras externas, que van desde los exoesqueletos hasta secreciones pegajosas. De manera interna, los invertebrados tienen leucocitos que atacan patógenos y secretan proteínas que neutralizan invasores o sus toxinas.

En el resto de este capítulo el enfoque se hará sobre las defensas antimicrobianas en los mamíferos, especialmente en los seres humanos.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- comparar y contrastar los términos “microbio” y “patógeno”?
- describir las defensas que son características de los vertebrados y las de los invertebrados?

TABLA 37-2

Arsenal celular del cuerpo contra la enfermedad

Tipo de célula	Función
Neutrófilos	Leucocitos que engullen microbios invasores
Células dendríticas	Leucocitos que engullen microbios invasores y presentan antígenos a linfocitos
Macrófagos	Leucocitos que engullen microbios invasores y presentan antígenos a linfocitos
Células asesinas naturales	Leucocitos que destruyen células infectadas o cancerosas
Mastocitos	Células de tejido conectivo que liberan histamina; importante en la respuesta inflamatoria
Células B	Linfocitos (un tipo de leucocitos) que producen anticuerpos
Células B de memoria	Descendientes de células B que proporcionan inmunidad futura contra la invasión del mismo antígeno
Células plasmáticas	Descendiente de células B que secretan anticuerpos en el torrente sanguíneo
Células T	Linfocitos (un tipo de leucocitos) que regulan la respuesta inmunológica o matan células infectadas o células cancerosas
Células T citotóxicas	Células T que destruyen células corporales infectadas o células cancerosas
Células T colaboradoras	Células T que estimulan respuestas inmunitarias de las células B y las células T citotóxicas
Células T de memoria	Descendientes de las células T citotóxicas o colaboradoras que proporcionan inmunidad futura contra la invasión del mismo antígeno
Células T reguladoras	Células T que suprimen el ataque inmunológico contra las células y moléculas del propio cuerpo; importantes en la prevención de enfermedades autoinmunes

37.2 ¿CÓMO FUNCIONAN LAS DEFENSAS INESPECÍFICAS?

Las defensas ideales contra las enfermedades son las barreras, como la piel y las membranas mucosas, que evitan que los invasores entren al cuerpo en primer lugar. Si estas barreras se rompen, el cuerpo también tiene varias defensas internas inespecíficas que pueden matar gran variedad de microbios invasores.

La piel y las membranas mucosas forman barreras externas inespecíficas ante la invasión

La primera línea de defensa consta de las superficies con exposición directa al ambiente: la piel y las membranas mucosas de los tractos digestivo, respiratorio y urogenital.

La piel, sus secreciones y microbios inocuos reducen la invasión de patógenos

La superficie exterior de la piel humana consta de células muertas secas llenas con proteínas similares a las que hay en cabello y uñas. La piel está protegida por secreciones provenientes de las glándulas sudoríparas y las sebáceas (aceite). Estas secreciones contienen antibióticos naturales, como ácido láctico, que inhiben el crecimiento de muchas bacterias y hongos. Además, la piel es huésped de varios ecosistemas microbianos, incluidos sitios oleosos (cuero cabelludo, rostro y tronco), sitios húmedos (el recodo de tu codo, entre los dedos de tus pies) y sitios secos (la mayor parte del resto de tu cuerpo). En estos ecosistemas, microbios inocuos con frecuencia producen secreciones que inhiben el crecimiento de microbios patógenos. No obstante, la piel casi siempre porta poblaciones de bacterias potencialmente dañinas como *Streptococcus* y *Staphylococcus*. Sin embargo, si practicas higiene personal razonable, sus poblaciones por lo general son bastante bajas, y rara vez penetran a través de piel no rota en los tejidos bajo ella.

Moco, proteínas antibacterianas y acción ciliar defienden las membranas mucosas contra los microbios

Las membranas mucosas secretan moco que atrapa microbios que entra a la nariz o a la boca (**FIG. 37-2**). Más aún, el moco contiene proteínas antibacterianas, incluidos *lisosima*, que mata bacterias al digerir sus paredes celulares, y *defensina*, que produce agujeros en las membranas plasmáticas bacterianas. Por último, cilios en las membranas barren el moco, microbios y todo, hasta que o se tose o estornuda fuera del cuerpo o se traga.

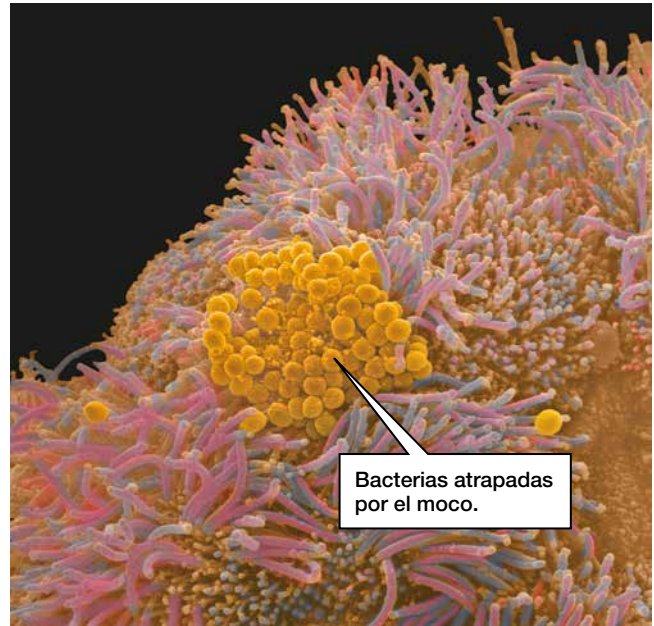
Si los microbios se tragan, entran al estómago, donde encuentran proteínas que digieren proteínas y acidez extrema, los cuales con frecuencia son letales. Más adentro, los intestinos contienen bacterias que son inofensivas para las personas pero que secretan sustancias que destruyen bacterias invasoras u hongos. En las mujeres, secreciones ácidas y moco ayudan a proteger la vagina. Por último, fluidos liberados por el cuerpo, incluidos lágrimas, orina, diarrea y vómito, ayudan a expulsar invasores.

La respuesta inmunitaria innata combate de manera inespecífica a los microbios invasores

Los patógenos que penetran las barreras externas, por ejemplo, a través de una cortada en la piel, encuentran tres tipos de respuestas inmunitarias innatas inespecíficas: (1) protección mediante leucocitos, incluidos fagocitos y células asesinas naturales, (2) la respuesta inflamatoria y (3) fiebre.

Los fagocitos y células asesinas naturales destruyen microbios invasores

El cuerpo tiene un ejército permanente de células blancas sanguíneas, o **leucocitos**, muchos de los cuales están especializados para atacar y destruir células invasoras. Una brigada, llamada colectivamente **fagocitos**, ingiere invasores mediante *fagocitosis* (véase el Capítulo 5). Tres tipos importantes de fagocitos son **macrófagos** (literalmente “grandes comedores”), **neutrófilos** y **células**

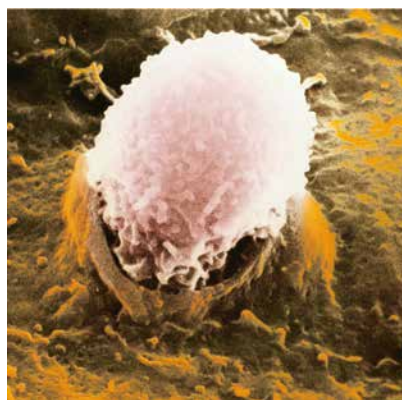


Bacterias atrapadas por el moco.

▲ **FIGURA 37-2** La función protectora del moco El moco atrapa microbios y detritus en el tracto respiratorio. En esta micrografía coloreada, bacterias son capturadas en el moco sobre los cilios. Después los cilios barren moco y bacterias fuera del cuerpo.

dendríticas. Estas células viajan dentro del torrente sanguíneo, fluyen a través de paredes capilares y patrullan los tejidos del cuerpo (**FIG. 37-3a**), donde consumen bacterias y sustancias extrañas que penetraron la piel o las membranas mucosas (**FIG. 37-3b**). Como se describe más adelante, las células dendríticas y los macrófagos también tienen un importante papel en la respuesta inmunitaria adaptativa.

La defensa inespecífica contra los virus es labor de otro tipo de leucocito, llamado **célula asesina natural**. Los virus entran a las células del cuerpo y usan el metabolismo de la propia célula para fabricar más virus (véase la Fig. 14-2 y “Con más detalle: Replicación de virus” en el Capítulo 20). Las células asesinas naturales destruyen células infectadas con virus. Matar las células infectadas antes de que los virus tengan suficiente tiempo para



(a) Un macrófago deja un capilar y entra a una herida



Las bacterias son visibles a través de un agujero en la membrana plasmática del macrófago.

(b) Un macrófago repleto con bacterias que ingirió

▲ **FIGURA 37-3** El ataque de los macrófagos

reproducirse y dispersarse hacia otras células puede detener las infecciones virales antes de que hagan mucho daño al cuerpo como totalidad. Las células asesinas naturales no son fagocíticas; en vez de ello, liberan proteínas que perforan agujeros en las membranas de las células infectadas y secretan enzimas a través de los agujeros. Las células atacadas mueren pronto.

¿Cómo las células asesinas naturales distinguen las células infectadas con virus, que deben morir, de las células sanas, que deben perdonarse? Las superficies de las células corporales normales muestran un conjunto de proteínas, llamadas de manera colectiva **complejo principal de histocompatibilidad (CPH)**. Las proteínas del CPH difieren entre especies y entre individuos de una especie. Por tanto, las proteínas del CPH son únicas para cada persona (excepto para gemelos idénticos, quienes tienen las mismas proteínas de CPH) e identifican las células del propio cuerpo como “yo”. Las células asesinas naturales patrullan el cuerpo y matan cualquier célula “no yo” que encuentran, mientras perdonan a las células “yo”. Las células infectadas con virus con frecuencia carecen de algunas proteínas del CPH, de modo que parecen “no yo” a las células asesinas naturales.

La mayoría de las células cancerosas tienen proteínas de CPH faltantes o alteradas. Por tanto, se identifican como “no yo” por las células asesinas naturales y las destruyen en la misma forma que hacen con las células infectadas por virus.

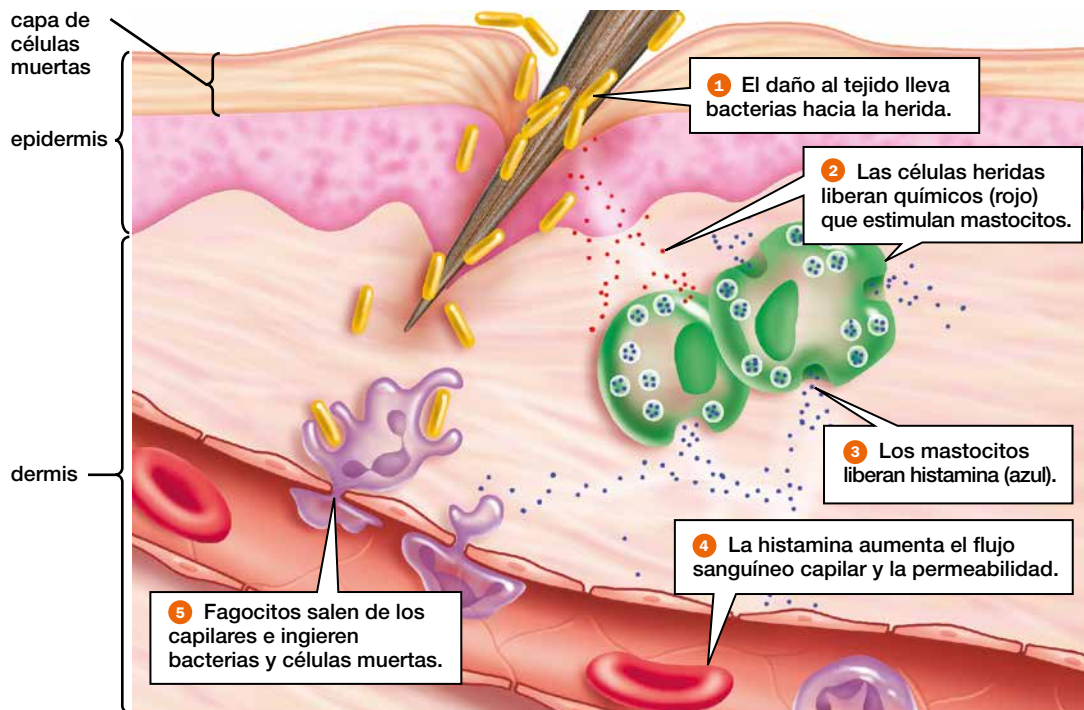
La respuesta inflamatoria atrae fagocitos al tejido lesionado o infectado

Una herida, con su combinación de daño tisular y microbios invasores, provoca una **respuesta inflamatoria**, que recluta

fagocitos al sitio de la lesión y amuralla el área lesionada, lo que aísla el tejido infectado del resto del cuerpo. La respuesta inflamatoria hace que los tejidos lesionados se vuelvan calientes, rojos, hinchados y dolorosos (*inflammo* literalmente significa “poner al fuego”).

Una respuesta inflamatoria típica comienza con una lesión que daña células y permite la entrada de bacterias al área herida (**FIG. 37-4 1**). Las células dañadas liberan químicos que hacen que ciertas células en el tejido conectivo, llamadas **mastocitos**, liberen **histamina** y otros químicos **2**, **3**. La histamina relaja el músculo suave que rodea arteriolas, lo que en consecuencia aumenta el flujo sanguíneo y hace permeables las paredes capilares **4**. Sangre adicional que fluye a través de los capilares permeables impulsa fluido desde la sangre hacia el área herida. Por tanto, la histamina explica el enrojecimiento, el calor y la hinchazón de la respuesta inflamatoria. Otros químicos liberados por las células heridas y los mastocitos, y algunas sustancias producidas por microbios invasores, atraen macrófagos y otros tipos de leucocitos. Estas células escurren a través de las paredes capilares permeables e ingieren bacterias, suciedad y detritus celulares **5**. En algunos casos, la inflamación resulta en una acumulación de pus, una gruesa mezcla blancuzca de bacterias muertas, detritus, y leucocitos vivos y muertos.

Otros químicos liberados por las células lesionadas inician la coagulación sanguínea (véase el Capítulo 33). Los coágulos taponan los vasos sanguíneos dañados, lo que reduce la pérdida de sangre y evita que los microbios entren al torrente sanguíneo. La hinchazón y algunos de los químicos liberados por el tejido lesionado causan dolor, que por lo general conduce a comportamientos protectores que reducen la probabilidad de mayor lesión.



▲ **FIGURA 37-4** La respuesta inflamatoria

PENSAMIENTO CRÍTICO La respuesta inflamatoria hace que el fluido escurra de los capilares, de modo que los tejidos se hinchan. ¿Bajo qué circunstancias esto puede ser peligroso e incluso amenazar la vida?

La fiebre combate infecciones a gran escala

Si los invasores sobreviven estas defensas y provocan una infección seria, pueden disparar una **fiebre**, que tanto frena la reproducción microbiana como aumenta las capacidades combativas del propio cuerpo. El establecimiento de la fiebre está controlado por el hipotálamo, la parte del cerebro que alberga células nerviosas sensibles a la temperatura que sirven como el termostato del cuerpo. En los seres humanos, el termostato está establecido en alrededor de 36 a 37 °C. Ciertos tipos de bacterias, así como las células fagocíticas que responden a una infección, producen químicos llamados **pirógenos** (literalmente “productores de fuego”). Los pirógenos viajan en el torrente sanguíneo hacia el hipotálamo y elevan el punto de referencia del termostato. El cuerpo responde con aumento en el metabolismo de grasas (que generan más calor), constricción de los vasos sanguíneos que suministran a la piel (lo que reduce la pérdida de calor a través de la piel) y comportamientos como escalofríos. Los pirógenos también hacen que otras células reduzcan la concentración de hierro en la sangre.

¿Cómo la fiebre combate la infección? Una temperatura corporal elevada aumenta la actividad de los leucocitos fagocitos mientras al mismo tiempo reduce la reproducción en algunos tipos de bacterias. La deficiencia de hierro que acompaña una fiebre también dificulta la multiplicación bacteriana. Mientras tanto, la temperatura alta hace que las células del sistema inmunitario adaptativo se multipliquen más rápidamente, lo que apresura el establecimiento de una respuesta inmunitaria adaptativa efectiva. Además, la fiebre estimula a las células infectadas por virus a producir una proteína llamada interferón, que viaja hacia otras células y aumenta su resistencia al ataque viral. El interferón también estimula a las células asesinas naturales que destruyen las células corporales infectadas por virus.

Por otra parte, las fiebres altas son incómodas y pueden ser peligrosas: las fiebres extremadamente altas pueden provocar daño cerebral, aunque esto es raro. Puesto que las fiebres tienen el potencial de ser benéficas o dañinas, debes consultar con tu médico acerca de si debes tomar medicamentos para reducir la fiebre, como aspirina, acetaminofén o ibuprofeno.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes ...

- describir las barreras externas ante la infección, incluyendo cómo funcionan y por qué son inespecíficas?
- mencionar los principales componentes de la respuesta inmunitaria innata y describir cómo cada una de ellas combate la invasión de microbios?

ESTUDIO DE CASO / CONTINUACIÓN

Bacterias comedoras de carne

Si los fagocitos matan la mayoría de especies de bacterias que entran a las membranas mucosas o una herida, ¿cómo la infección mató a Jim Henson y destruyó los tejidos de Aimee Copeland? Tanto *S. pyogenes* como cepas mortales de *A. hydrophila* están rodeadas por cápsulas de polisacáridos que las células fagocíticas con frecuencia no reconocen como extrañas. En consecuencia, los fagocitos no atacan a estas bacterias. Si tales defensas inespecíficas fallan, ¿puede intervenir la respuesta inmunitaria adaptativa?

37.3 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPALES COMPONENTES DEL SISTEMA INMUNITARIO ADAPTATIVO?

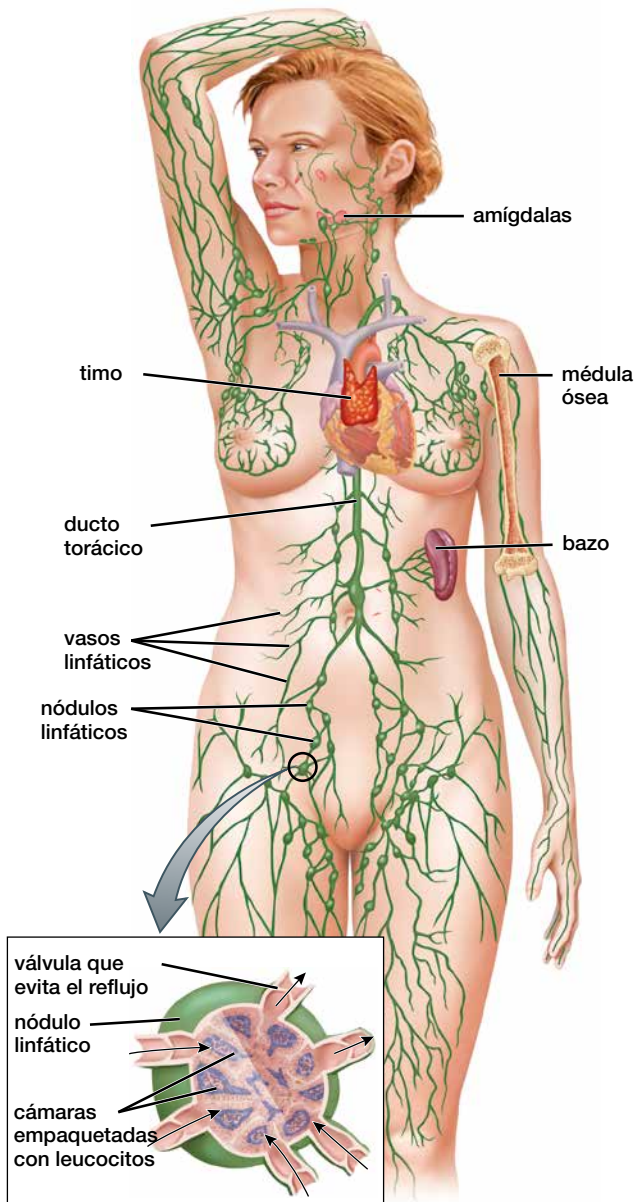
Si las defensas inespecíficas son superadas, el cuerpo monta una respuesta inmunitaria adaptativa enormemente específica y coordinada dirigida contra la especie particular que colonizó con éxito el cuerpo. El historiador griego Tucídides reconoció hace más de 2 mil años las características esenciales de la respuesta inmunitaria adaptativa. Él observó que en ocasiones una persona contraía una enfermedad, se recuperaba y nunca volvía a tener dicha enfermedad particular: la persona quedaba inmune. Con raras excepciones, la inmunidad ante una enfermedad no confiere protección contra otras enfermedades. Por ende, la respuesta inmunitaria adaptativa ataca a un tipo específico de microbio, lo supera y proporciona protección futura contra dicho microbio, pero no contra otros.

La respuesta inmunitaria adaptativa se produce mediante interacciones entre varios tipos de leucocitos, incluidos macrófagos, células dendríticas y linfocitos, que de manera colectiva constituyen el **sistema inmunitario adaptativo**. Algunas células, como los macrófagos y las células dendríticas, tienen un papel tanto en las respuestas inmunitarias innatas como en las adaptativas, mientras que los **linfocitos** son leucocitos especializados que son únicos para la respuesta inmunitaria adaptativa. Existen dos tipos de linfocitos: **células B** y **células T**; ambas se originan a partir de células madre en la médula ósea. Algunas de las células hija resultantes completan su desarrollo en la médula ósea, y se convierten en células B (por *bone*: hueso). Otras dejan la médula viajan a través del sistema circulatorio y entran al timo, donde se desarrollan en células T (por *timo*).

Como conviene a un sistema que debe patrullar todo el cuerpo por microbios invasores, el sistema inmunitario adaptativo está distribuido a lo largo del cuerpo, con concentraciones de células en ubicaciones específicas, incluidos médula ósea, vasos del sistema linfático, nódulos linfáticos, timo, bazo y parches de tejido conectivo especializado, como las amígdalas (**FIG. 37-5**).

El cuerpo humano contiene alrededor de 500 **nódulos linfáticos** dispersos a lo largo de los vasos linfáticos. Los nódulos linfáticos contienen masas de macrófagos y linfocitos que recubren pasos estrechos a través de los cuales fluye la linfa. Cuando tienes una enfermedad que hace que “se inflamen las glándulas”, éstas en realidad son nódulos linfáticos hinchados con leucocitos, bacterias, detritus de células muertas y fluido. El **timo** se ubica abajo del esternón ligeramente arriba del corazón. Es grande en los infantes y niños pequeños, pero comienza a encogerse después de la pubertad. El **bazo** es un órgano del tamaño de un puño ubicado en el lado izquierdo de la cavidad abdominal, entre el estómago y el diafragma. El bazo filtra sangre, la expone a leucocitos que destruyen microbios y eritrocitos envejecidos. Las **amígdalas** se ubican en un anillo alrededor de la faringe (la parte superior de la garganta; véase la Fig. 34-7). Están ubicadas de forma ideal para escanear los microbios que entran al cuerpo a través de la boca. Macrófagos y otros leucocitos en las amígdalas destruyen directamente muchos microbios invasores y con frecuencia disparan una respuesta inmunitaria adaptativa. Células inmunitarias también están ampliamente distribuidas, aunque escasas, en membranas mucosas, en especial las que recubren las vías aéreas, el tracto digestivo y la vagina.

Gran cantidad de diferentes proteínas están involucradas en la respuesta inmunitaria adaptativa. Existen docenas de di-



▲ **FIGURA 37-5 El sistema linfático contiene mucho del sistema inmunitario** Las células del sistema inmunitario se forman en la médula ósea y maduran o ahí o en el timo. La mayoría de las células inmunitarias maduras residen en los nódulos linfáticos o el bazo. Conforme la linfa viaja a través de los nódulos linfáticos, la mayoría de los invasores microbianos son atacados y muertos.

ferentes **citocinas**, producidas por una gran variedad de células, incluidos macrófagos y linfocitos. Las citocinas se usan para comunicación entre células. Sus funciones son tan variadas como estimular la división celular en los linfocitos durante la respuesta inmunitaria, estimular la respuesta inflamatoria y mejorar la resistencia de las células ante infecciones virales. Los **anticuerpos**, proteínas producidas por las células B y sus descendientes, ayudan al sistema inmunitario a reconocer y destruir microbios invasores. Las proteínas **de complemento** se sintetizan sobre todo en el hígado y circulan en el plasma sanguíneo. Auxilian al

sistema inmunitario a matar microbios invasores. Aunque los anticuerpos son exclusivamente parte de la respuesta inmunitaria adaptativa, algunas citocinas y proteínas de complemento están involucradas tanto en la respuesta innata como en la adaptativa.

Todas las respuestas inmunitarias adaptativas incluyen los mismos tres pasos. Primero, los linfocitos reconocen un microbio invasor y lo identifican como “no yo”; segundo, lanzan un ataque, y tercero, conservan un recuerdo del invasor que les permite repeler futuras infecciones del mismo tipo de microbio.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir la respuesta inmunitaria adaptativa y explicar cómo difiere de la respuesta inmunitaria innata?
- mencionar los principales componentes del sistema inmunitario adaptativo y describir cómo funciona cada componente?

37.4 ¿CÓMO RECONOCE EL SISTEMA INMUNITARIO ADAPTATIVO A LOS INVASORES?

Para entender cómo el sistema inmunitario adaptativo reconoce a los invasores e inicia una respuesta, deben responderse tres preguntas relacionadas: (1) ¿Cómo los linfocitos reconocen células y moléculas extrañas? (2) ¿Cómo los linfocitos pueden producir respuestas específicas a tantos tipos diferentes de células y moléculas? (3) ¿Cómo evitan confundir a los invasores con las propias células y moléculas del cuerpo?

El sistema inmunitario adaptativo reconoce las moléculas complejas de los invasores

Las grandes moléculas complejas (por lo general proteínas, polisacáridos o glicoproteínas) que pueden disparar una respuesta inmunitaria adaptativa se llaman **antígenos**, que es una abreviatura de moléculas que *generan anticuerpos*. Los antígenos con frecuencia se ubican sobre las superficies de bacterias, hongos y otros microbios invasores. Los antígenos virales pueden incorporarse en las membranas plasmáticas de las células corporales que infectan. Las células dendríticas y macrófagos que engullen virus o bacterias también “muestran” antígenos de los microbios en sus membranas plasmáticas. Otros antígenos, como las toxinas liberadas por las bacterias, pueden disolverse en el plasma sanguíneo, la linfa o el fluido intersticial.

Sin embargo, los antígenos no están confinados a microbios invasores o sus toxinas. Cualquier molécula orgánica grande y compleja, incluidas las moléculas de las células de tu propio cuerpo, pueden ser un antígeno y provocar una respuesta inmunitaria adaptativa. De este modo, si donas un riñón a otra persona, los antígenos de tu riñón pueden disparar una respuesta inmunitaria en el receptor. Sin coincidencia cuidadosa de tejido ni medicamentos que supriman la respuesta inmunitaria, la respuesta inmunitaria adaptativa del receptor atacará al trasplante.

Los anticuerpos y los receptores de células T disparan respuestas inmunitarias ante los antígenos

Los linfocitos producen dos tipos de proteínas que se enlazan a antígenos específicos y disparan una respuesta inmunitaria ante ellos: anticuerpos y receptores de células T.

Los anticuerpos se elaboran sólo por parte de las células B y sus descendientes. Los anticuerpos tienen proteínas con forma de Y compuestos de dos pares de cadenas peptídicas: un par de cadenas largas idénticas (pesadas) y un par de cadenas pequeñas idénticas (ligeras) (**FIG. 37-6**). Ambos tipos de cadenas constan de una **región variable**, que difiere entre anticuerpos, y una **región constante**, que es la misma en todos los anticuerpos de una categoría dada (véase abajo).

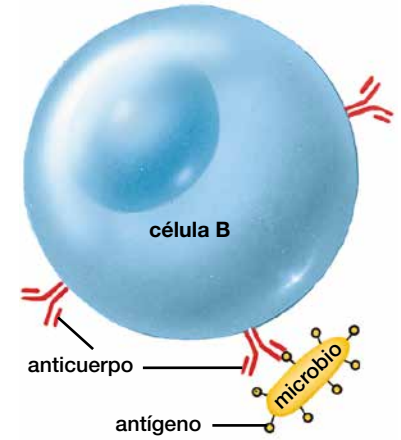
Las cadenas ligera y pesada se combinan para formar las dos partes funcionales de un anticuerpo: los “brazos” y el “tallo” de la Y. Las puntas de los brazos contienen las regiones variables, que forman sitios que enlazan antígenos (véase la Fig. 37-6). Cada sitio de enlace tiene un tamaño, forma y carga eléctrica particulares, que permiten que sólo ciertas moléculas antígeno ajusten y se enlacen. Los sitios son tan específicos que cada anticuerpo puede enlazar sólo algunos tipos de antígenos muy similares. Toda célula B produce su propio anticuerpo único, con regiones variables que difieren de las de los anticuerpos producidos por todas las demás células B.

El tallo de la Y está compuesto de la región constante de las cadenas pesadas. El tallo determina dónde se ubica el anticuerpo (por ejemplo, sobre la superficie de una célula B o secretado en la leche) y qué papel tiene en la respuesta inmunitaria. Existen cinco categorías principales de anticuerpos, a los que se les dan las abreviaturas IgM, IgD, IgG, IgA e IgE. Éstos difieren en ubicación y función. Los anticuerpos IgM e IgD están unidos a las superficies de las células B. Cuando un anticuerpo IgM o uno IgD sobre la superficie de una célula B se enlaza a un antígeno, esto dispara la multiplicación de la célula B. Los anticuerpos IgG son la categoría más común que se encuentra en sangre, linfa y fluido intersticial; son los principales anticuerpos que ayudan a destruir microbios invasores. Los anticuerpos IgG también cruzan la placenta y defienden al feto en desarrollo contra enfermedades. Los anticuerpos IgA se secretan sobre las superficies de los tractos digestivo y respiratorio, y en la saliva y la leche; ayudan a combatir los invasores que entran por la boca y los pasos nasales y proporcionan defen-

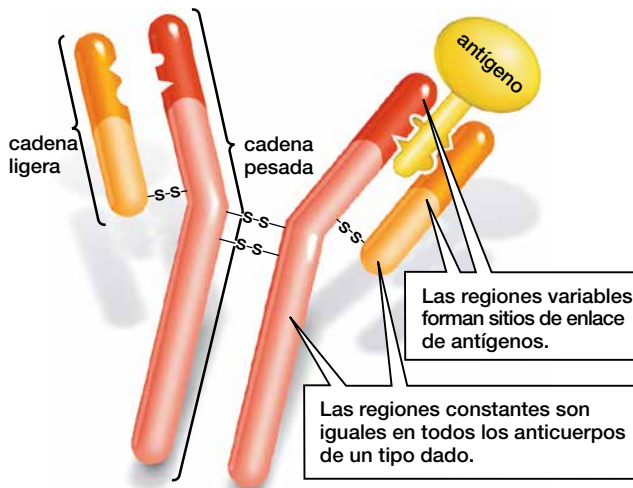
sas temporales para los infantes amamantados cuyos sistemas inmunitarios no están del todo desarrollados. Los anticuerpos IgE son responsables de las reacciones alérgicas.

Los anticuerpos atienden dos funciones en la respuesta inmunitaria adaptativa: (1) reconocimiento de antígenos extraños y disparo de la respuesta contra los invasores, y (2) ayuda para destruir células o moléculas invasoras que portan los antígenos (que se describen en la Sección 37.5). En el papel de reconocimiento de un anticuerpo, el tallo del mismo se ancla en la membrana plasmática de la célula B que la produjo. Los dos brazos del anticuerpo sobresalen de la célula B, y escanean la sangre y la linfa en busca de moléculas de antígeno (**FIG. 37-7**). Cuando un brazo del anticuerpo encuentra un antígeno con una estructura química compatible, se enlaza a él. El enlace antígeno-anticuerpo estimula la división de la célula B.

Las células T tienen un tipo diferente de proteína, llamado **receptor de célula T**, que reconoce y enlaza antígenos. Cada célula T produce receptores de célula T que difieren de los de todas las demás células T. Regiones variables, que forman los sitios de enlace de antígeno, sobresalen de la superficie celular. Cuando un antígeno se enlaza a un receptor de célula T, la célula T se activa en formas que dependen del tipo de célula T.



▲ **FIGURA 37-7** Anticuerpos sobre la superficie de las células B se enlazan a antígenos sobre los microbios invasores



▲ **FIGURA 37-6** Estructura de un anticuerpo Los anticuerpos tienen proteínas con forma de Y y compuesta por dos pares de cadenas peptídicas (cadenas ligeras y cadenas pesadas). Regiones constantes forman el tallo de la Y. Las regiones variables en las dos cadenas forman un sitio de enlace específico en el extremo de cada brazo de la Y. Diferentes anticuerpos tienen distintas regiones variables, que forman sitios de enlace únicos.

El sistema inmunitario adaptativo puede reconocer millones de antígenos diferentes

Durante tu vida, tu cuerpo enfrentará multitud de invasores. Tus compañeros de clase pueden estornudar virus de resfriado e influenza en el aire que respiras. Tus alimentos pueden contener bacterias o mohos. Un mosquito portador de virus del Nilo occidental puede morderte. Por fortuna, el sistema inmunitario adaptativo reconoce y responde a millones de antígenos potencialmente dañinos. ¿Cómo puede lograr esta hazaña notable?

Las células B y T no pueden diseñar y construir anticuerpos y receptores de células T sólo con las regiones variables correctas, de modo que pueden enlazar antígenos en el siguiente patógeno que pueda invadir tu cuerpo. En vez de ello, las células B y T sintetizan al azar millones de diferentes anticuerpos y receptores de células T. En un momento dado, el cuerpo humano contiene acaso 100 millones de anticuerpos diferentes e incluso más receptores de células T. Esta enorme variedad está ahí, en espera. Piensa en ropa que cuelga de percheros en una tienda departamental. La ropa no fue diseñada para tus medidas corporales específicas, pero dada suficiente ropa de dónde elegir, tal vez puedas encontrar algo que te ajuste bastante bien. De igual modo, los antígenos invasores casi siempre encuentran al menos algunos anticuerpos y receptores de células T que los enlazarán. El “Con más detalle: ¿Cómo el sistema inmunitario puede reconocer tantos antígenos diferentes?” explica cómo tu cuerpo sintetiza muchos millones de anticuerpos y receptores de células T de las instrucciones en sólo algunos cientos de genes.

CON MÁS DETALLE

¿Cómo puede el sistema inmunitario reconocer tantos antígenos diferentes?

Las poblaciones de células B y T en tu cuerpo producen muchos millones de anticuerpos y células T diferentes. Los anticuerpos y los receptores de células T son proteínas, que se codifican mediante genes. Sin embargo, los seres humanos sólo tienen alrededor de 20 mil genes, de modo que no hay suficientes genes en todo el genoma para codificar millones de diferentes anticuerpos y receptores de células T. ¿Cómo el cuerpo puede producir tantos?

La respuesta es que no hay genes para todas las moléculas anticuerpo. En vez de ello, las células B tienen genes que codifican partes de anticuerpos: regiones constantes (C), regiones variables (V) y regiones de unión (J) o de diversidad (D) que conectan las dos (**FIG. E37-1**). Para la cadena pesada, los seres humanos tienen un gen para la región constante de cada categoría de anticuerpo (IgM, IgE, etcétera), alrededor de 50 genes para la región variable, y 30 y seis genes, respectivamente, para las regiones de diversidad y de unión. Para la cadena ligera, los seres humanos tienen un gen de región cons-

tante, aproximadamente 70 genes para la región variable, y cinco genes para la región de unión (**FIG. E37-1a**).

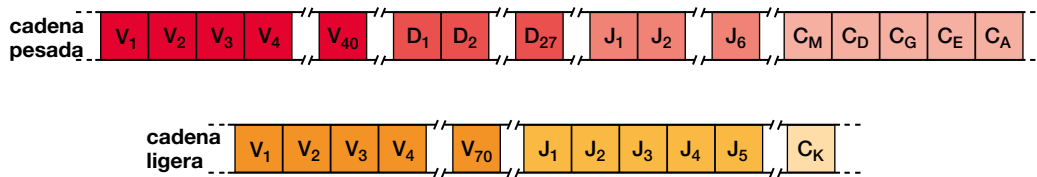
Conforme cada célula B se desarrolla, corta al azar y desecha todos los genes, menos uno, para cada parte de anticuerpo y ensambla dos “genes compuestos” a partir de los genes individuales que conserva: un gen de cadena pesada compuesto que consta de un gen de región variable, uno de diversidad, uno de unión y uno de constante; y un gen de cadena ligera compuesto formado por un gen de región variable, uno de unión y uno de constante (**FIG. E37-1b**). Cada célula B produce anticuerpos a partir de las instrucciones en sus dos genes compuestos (**FIG. E37-1c**).

Este corte y empalme aleatorio de genes que codifican partes de anticuerpo en teoría puede producir más de tres millones de combinaciones únicas. Acaso estés escéptico de que empalmar sólo un par de cientos de genes pueda producir tantos genes compuestos diferentes. Una analogía puede ayudar: reparte cartas para póker de cinco car-

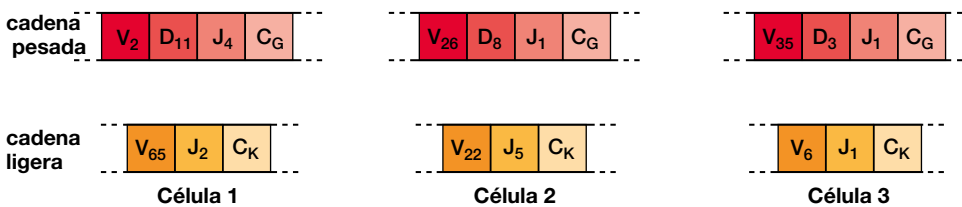
tas. Aunque un mazo sólo contiene 52 cartas, puede repartirse en 2 598 960 manos únicas de cinco cartas. De igual modo, cada célula B se “reparte” en una “mano de anticuerpo” que consta de algunos genes seleccionados al azar a partir de la poza génica que codifica los componentes del anticuerpo.

Incluso más diversidad de anticuerpos surge porque el proceso de empalmar genes individuales es impreciso. Con frecuencia se agregan o cortan algunos nucleótidos de los genes antes de empalmarse. El resultado: los inmunólogos estiman que acaso sean posibles de 15 a 20 mil millones de anticuerpos únicos, de modo que cada célula B tal vez sintetiza un anticuerpo que es diferente del producido por cualquier otra célula B en tu cuerpo (excepto sus propias células hijas).

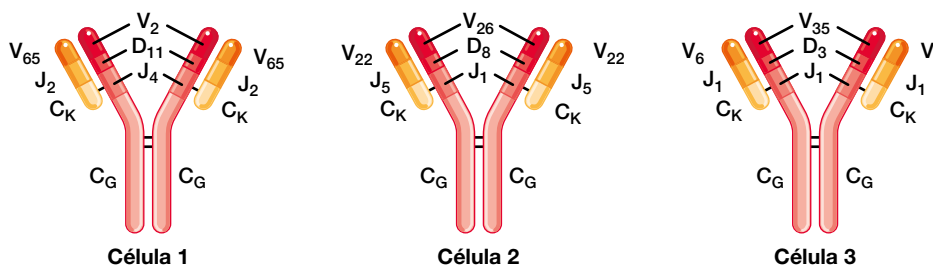
Los receptores de célula T están codificados por un conjunto diferente de genes pero el proceso es similar. Existen más genes componentes disponibles para construir los genes compuestos que codifican los receptores de célula T, de modo que puede haber hasta trillones de diferentes posibles receptores de células T.



(a) Genes para partes de la cadena pesada (arriba) y cadena ligera (abajo) de anticuerpos



(b) Genes de anticuerpo compuestos en tres diferentes células B



(c) Anticuerpos sintetizados por estas tres células B

FIGURA E37-1

La recombinación produce genes de anticuerpos (a)

Las células precursoras que originan células B tienen muchos genes que codifican partes de anticuerpos, ilustrados aquí como genes de región variable (V), de diversidad (D), de unión (J) y constante (C). Cada banda de color representa un gen individual para una parte de anticuerpo. Aquí sólo se muestran algunos de los muchos genes posibles para variable, diversidad y unión. (b) Los genes para partes de anticuerpos se empalman para formar genes compuestos que codifican anticuerpos completos. En esta ilustración, genes compuestos para anticuerpos IgG se ensamblan en las células 1, 2 y 3 a partir de diferentes genes para las partes de anticuerpo, como se representan por los diferentes números asignados a cada gen. (c) Como resultado, las regiones variables para los anticuerpos producidos por las células 1, 2 y 3 difieren unas de otras.

El sistema inmunitario adaptativo distingue lo propio de lo extraño

Como se describió antes, las células de tu cuerpo fabrican miles de moléculas complejas que pueden estimular respuestas inmunitarias en los cuerpos de otras personas, lo que produce, por ejemplo, el rechazo de trasplantes. ¿Por qué los antígenos de tu cuerpo no excitan tu propio sistema inmunitario? Por lo general, dos mecanismos importantes evitan la autoinmunidad: la presencia continua de los propios antígenos del cuerpo durante el desarrollo celular inmunitario y la modulación de la respuesta inmunitaria mediante células T reguladoras.

Cuando las células B y T se forman por primera vez en la médula ósea, pueden enlazar antígenos, pero todavía no pueden disparar una respuesta inmunitaria. En vez de ello, si tales células inmaduras enlazan antígenos, experimentan *apoptosis*, o muerte celular programada, en la cual en esencia cometen suicidio celular. Obviamente, las células inmunitarias inmaduras se exponen constantemente a los propios antígenos del cuerpo, de modo que casi todas las células B y T que se producen anticuerpos o células T “autorreactivos” se eliminan antes de madurar. Las células B y T que producen anticuerpos o receptores de células T que sólo pueden enlazar antígenos extraños por lo general no encuentran dichos antígenos mientras se desarrollan. Por tanto, estas células “reactivas a los extraños” sobreviven, maduran y pueden después disparar una respuesta inmunitaria si más tarde los antígenos extraños adecuados invaden el cuerpo.

No todas las células B y T autorreactivas se eliminan del cuerpo. Una de las funciones de las **células T reguladoras** es evitar que linfocitos autorreactivos restantes ataquen las propias células del cuerpo.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar los mecanismos mediante los cuales el sistema inmunitario adaptativo reconoce a los microbios invasores?
- describir la estructura de los anticuerpos y cómo éstos forman sitios de enlace específicos para antígenos?
- explicar por qué el sistema inmunitario no ataca las propias moléculas y células del cuerpo?

37.5 ¿CÓMO ATACA EL SISTEMA INMUNITARIO ADAPTATIVO A LOS INVASORES?

El beneficio de tener millones de células B y T únicas es que casi cualquier invasor portará antígenos que pueden enlazarse a algunos anticuerpos y receptores de célula T y B y estimulará una respuesta inmunitaria adaptativa. El inconveniente es que habrá muy pocas células inmunológicas que puedan reconocer algún invasor dado, y un puñado de células no es suficiente para matar de inmediato a los invasores. Para tener una buena respuesta inmunitaria, las células que responden primero deben multiplicarse y diferenciarse, un proceso que tarda de una a dos semanas. Mientras tanto, puedes enfermar e incluso morir, si el desarrollo

de la respuesta inmunitaria pierde su carrera con los microbios en multiplicación y el daño que producen a tu cuerpo.

Cuando enfrenta microbios invasores, el sistema inmunitario adaptativo lanza de manera simultánea dos tipos de ataque: inmunidad humoral e inmunidad mediada por célula.

La inmunidad humoral es producida por los anticuerpos disueltos en la sangre

La **inmunidad humoral** es proporcionada por las células B y los anticuerpos que secretan en el torrente sanguíneo (**FIG. 37-8**). Cada uno de los millones de diferentes células B en tu cuerpo tiene su propio tipo único de anticuerpo sobre su superficie. Cuando un microbio entra al cuerpo, los anticuerpos sólo sobre algunas de estas células B pueden enlazarse a antígenos sobre el invasor ①. El enlace antígeno-anticuerpo hace que estas células B, mas no otras, se multipliquen rápidamente ②. Este proceso se llama **selección clonal**, porque los antígenos “seleccionan” cuáles células B se multiplicarán, y las células hijas resultantes son clones: células que son genéticamente idénticas a las células B seleccionadas ③.

Las células hija se diferencian en dos tipos de célula: **células B de memoria** y **células plasmáticas** ④. Las células B de memoria no liberan anticuerpos, pero tienen un importante papel en la inmunidad futura ante el invasor que estimula su producción, como verás dentro de poco. Las células plasmáticas se alargan y empaquetan con retículo endoplásmico rugoso, que sintetiza enormes cantidades de anticuerpos. Estos anticuerpos se liberan en el torrente sanguíneo ⑤ (de ahí el nombre inmunidad “humoral”; para los antiguos griegos, la sangre era uno de los cuatro “humores” o fluidos corporales). Los anticuerpos secretados tienen el mismo sitio de enlace de antígeno que se encontró en los anticuerpos ubicados sobre la superficie de la célula B progenitora original.

Los anticuerpos humorales tienen múltiples modos de acción contra los invasores

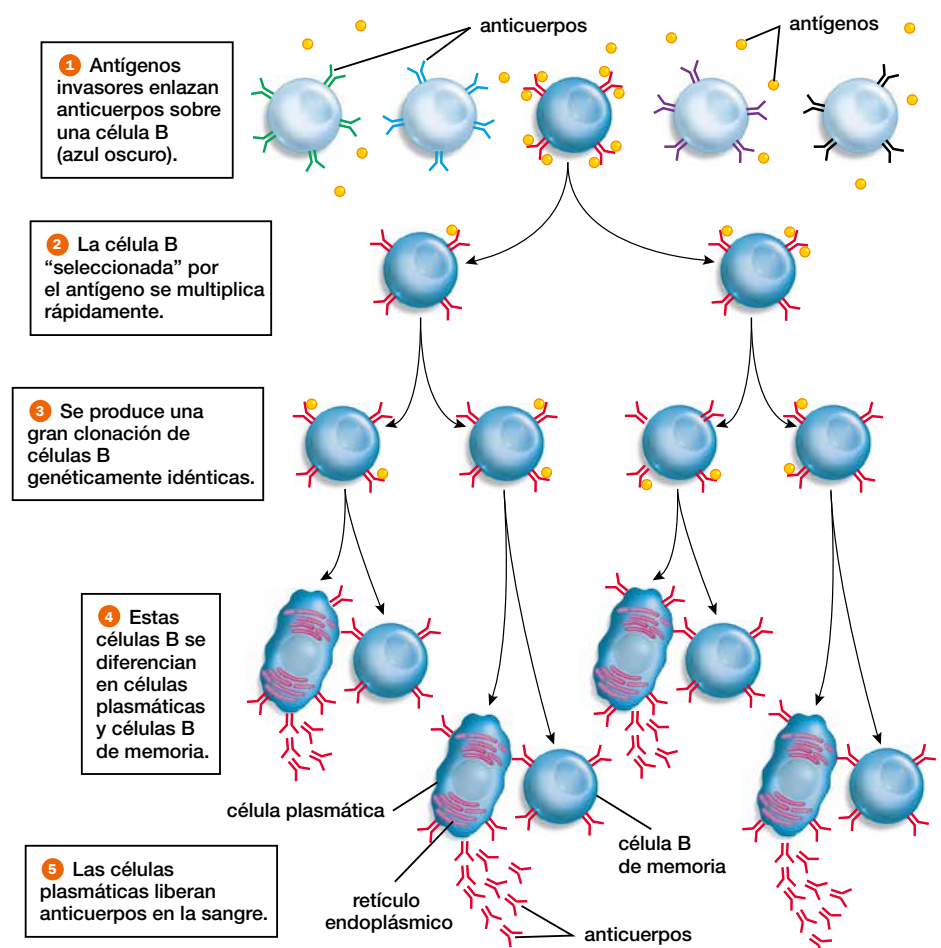
Los anticuerpos en la sangre combaten moléculas o microbios invasores en tres formas principales. Primera, los anticuerpos en circulación pueden enlazarse a una molécula, virus o célula extraños, y volverlo inocuo, un proceso llamado neutralización. Por ejemplo, si el sitio activo de una enzima tóxica en el veneno de serpiente se cubre con anticuerpos, no puede dañar tu cuerpo (**FIG. 37-9a**). Muchos virus logran entrar a las células de tu cuerpo cuando una proteína sobre el virus se enlaza con una molécula sobre la superficie de la célula. Si los anticuerpos cubren esta proteína viral, el virus neutralizado no puede entrar a una célula.

Segunda, los anticuerpos pueden recubrir la superficie de moléculas, virus o células invasoras, y facilitar que los macrófagos y otros fagocitos les destruyan (**FIG. 37-9b**). Recuerda: las regiones variables sobre los “brazos” de un anticuerpo se enlazan con los antígenos sobre el invasor, de modo que las regiones constantes que constituyen los “tallos” de los anticuerpos humorales se extienden hacia la sangre o el fluido intersticial. Los macrófagos se enlazan a los tallos de anticuerpos, engullen los invasores recubiertos con anticuerpos y los digieren.

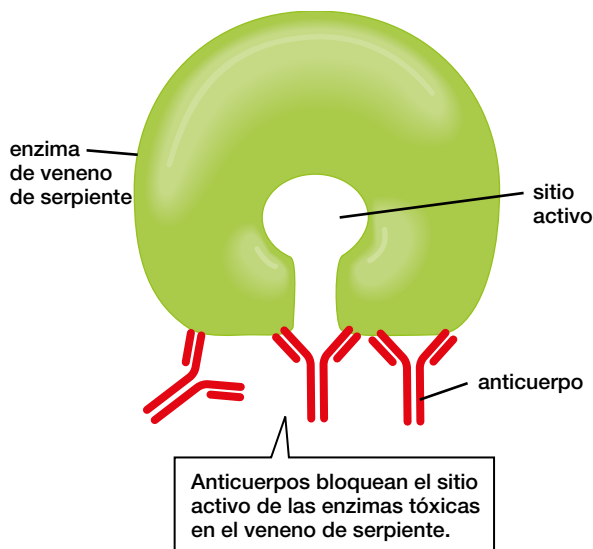
Tercera, cuando los anticuerpos se enlazan a antígenos sobre la superficie de un microbio, interactúan con proteínas de complemento que siempre están presentes en la sangre. Algunas proteínas de complemento perforan agujeros en la membrana plasmática del microbio, con lo que lo matan. Otras proteínas de complemento facilitan que los fagocitos ingieran a los invasores.

La inmunidad humoral combate a los invasores que son células externas

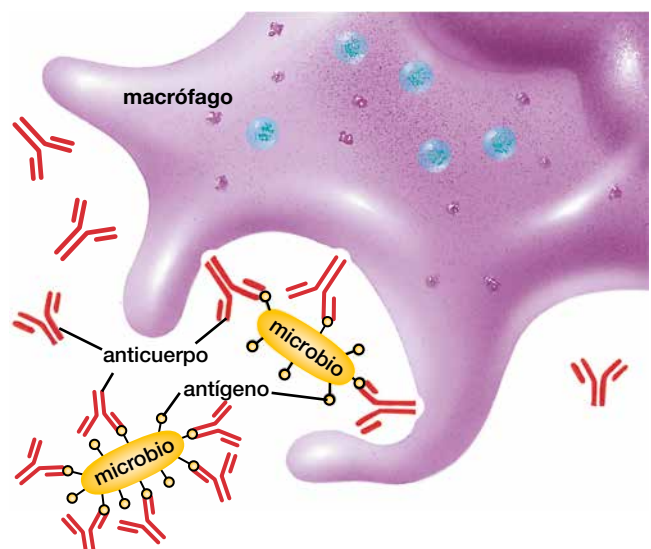
Los anticuerpos son grandes proteínas que no pueden cruzar con facilidad las membranas plasmáticas, de modo que por lo general no entran a las células. En consecuencia, una respuesta humoral es efectiva contra los microbios o toxinas sólo cuando son células externas, suelen estar presentes en la sangre, linfa o fluido intersticial. Bacterias, toxinas bacterianas y algunos hongos y protistas en general son vulnerables a la respuesta inmunitaria humoral. Los virus se exponen a la respuesta humoral cuando están afuera de las células del cuerpo (por ejemplo, cuando se dispersan de célula a célula en el fluido intersticial) pero están a salvo del ataque de anticuerpos cuando están dentro de una célula. Por tanto, combatir las infecciones virales requiere ayuda de la respuesta inmunitaria mediada por célula.



▲ FIGURA 37-8 Selección clonal de células B mediante antígenos invasores



(a) Anticuerpos neutralizan las moléculas tóxicas al cubrir sus sitios activos



(b) Anticuerpos enlazan antígenos sobre un microbio y promueven la fagocitosis de los macrófagos

▲ FIGURA 37-9 Acción de anticuerpos

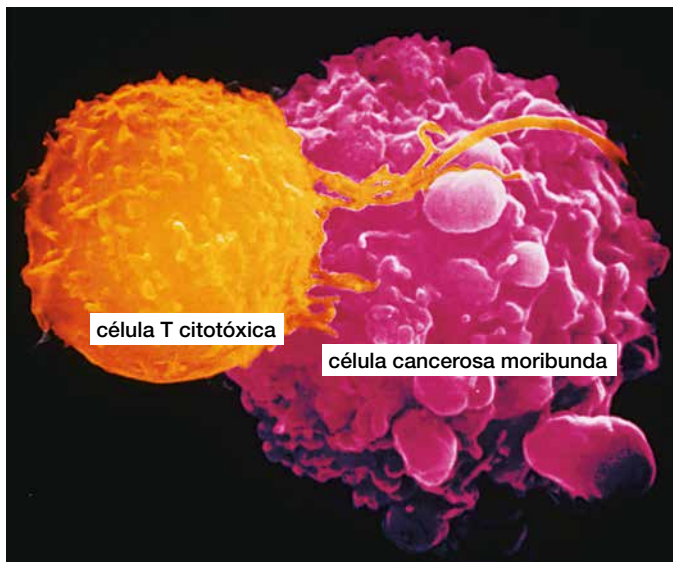
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Bacterias comedoras de carne

S. pyogenes y algunas cepas de *A. hydrophila* producen proteínas sobre sus superficies que inhiben el enlazamiento de proteínas de complemento, lo que en consecuencia protege a la bacterias de la fagocitosis estimulada por complemento. Por fortuna, los anticuerpos secretados por las células plasmáticas se enlazan a estas proteínas bacterianas y estimulan la fagocitosis mediante macrófagos. Pero los anticuerpos que ayudan a destruir *S. pyogenes* en ocasiones se vuelven contra el propio cuerpo de la víctima, como se describe en la Sección 37.8.

La inmunidad mediada por células se produce mediante células T citotóxicas

La **inmunidad mediada por células** es producida por un tipo de célula llamada **célula T citotóxica**, que ataca células corporales infectadas por virus y células que se volvieron cancerosas. Aunque el proceso es complejo, en esencia, funciona como esto: cuando una célula es infectada por un virus, algunas piezas de proteínas virales se llevan a la superficie de la célula infectada y se despliegan en el exterior de su membrana plasmática. Las células T citotóxicas, cada una con su propio tipo único de receptores de células T, pasan por ahí y en ocasiones chocan con los antígenos virales mostrados. Cuando una célula T citotóxica con un receptor de célula T adecuado se enlaza a un antígeno viral, la célula T citotóxica secreta proteínas sobre la superficie de la célula infectada. Estas proteínas forman poros en la membrana plasmática de la célula infectada. Enzimas, también secretadas por la célula T citotóxica, pasan a través de los poros y matan la célula infectada. Si la célula infectada muere antes de que el virus haya terminado de multiplicarse, entonces no se producen nuevos virus, y la infección viral no puede extenderse hacia otras células. Las células cancerosas con frecuencia muestran proteínas inusuales sobre sus superficies que las células T citotóxicas reconocen como extrañas y mueren por el mismo mecanismo (**FIG. 37-10**).



Las células T auxiliares mejoran las respuestas humoral e inmunitaria mediada por célula

Las células B y las células T citotóxicas no pueden combatir invasiones microbianas por ellas mismas; requieren el auxilio de **células T colaboradoras**, las cuales portan receptores de célula T que se enlazan a antígenos mostrados sobre las superficies de células dendríticas o macrófagos que engulleron y digirieron microbios invasores. Sólo las células T colaboradoras que portan receptores de célula T coincidentes pueden enlazarse a algún antígeno particular. Cuando su receptor enlaza un antígeno, una célula T colaboradora se multiplica con rapidez. Sus células hijas se diferencian y liberan citocinas que estimulan división y diferenciación celular tanto en las células B como en las células T citotóxicas. De hecho, las células B y las células T citotóxicas por lo general realizan una aportación significativa a la defensa contra las enfermedades sólo si al mismo tiempo se enlazan a un antígeno y reciben estimulación mediante citocinas de células T colaboradoras.

La **FIGURA 37-11** compara la respuesta inmunitaria humoral con la respuesta inmunitaria mediada por célula y muestra el papel de las células T colaboradoras en ambos.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

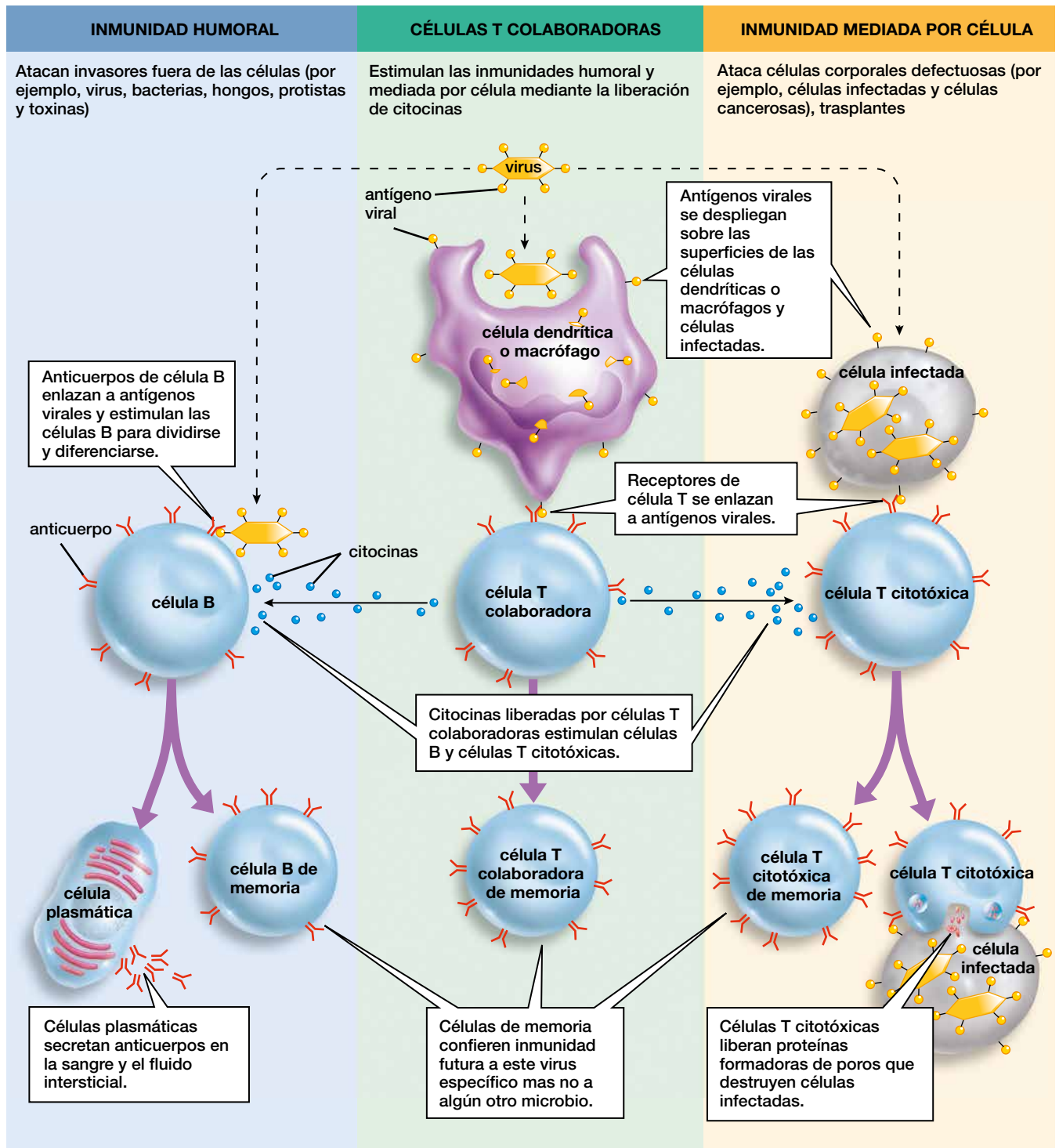
¿Puedes...

- describir los procesos mediante los cuales funciona el sistema inmunitario adaptativo, incluida la inmunidad humoral y la inmunidad mediada por célula?
- explicar por qué las células T colaboradoras son tan importantes en la respuesta inmunitaria adaptativa?

37.6 ¿CÓMO RECUERDA EL SISTEMA INMUNITARIO ADAPTATIVO SUS VICTORIAS ANTERIORES?

Después de recuperarte de una enfermedad, durante muchos años (tal vez durante toda tu vida) permaneces inmune ante el microbio particular que la causó. ¿Cómo logra esta hazaña el sistema inmunitario adaptativo? Aunque las células plasmáticas y las células T citotóxicas que conquistaron la enfermedad por lo general viven sólo pocos días, algunas de las células hijas de las células B originales, células T citotóxicas y células T colaboradoras que respondieron a la infección se diferencian en **células B de memoria** y **células T de memoria** que sobreviven durante muchos años. Las células de memoria portan los mismos anticuerpos o receptores de célula T que las células progenitoras originales. Si el cuerpo vuelve a ser invadido por el mismo tipo de microbio, las células de memoria reconocen al invasor y montan una respuesta inmunitaria. Las células B de memoria producen rápidamente un clon de células plasmáticas, y secretan

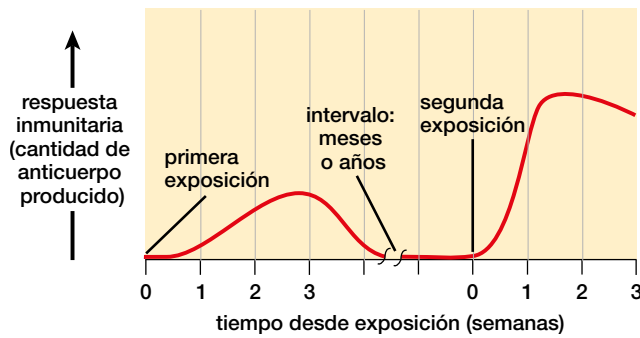
◀ **FIGURA 37-10** Inmunidad mediada por célula en acción Esta micrografía electrónica de barrido captura una célula T citotóxica en el acto de atacar una célula cancerosa.



▲ **FIGURA 37-11** Resumen de las respuestas inmunitarias humoral y mediada por célula

anticuerpos que combaten esta segunda invasión. Las células T de memoria producen clones de células T colaboradoras y células T citotóxicas que también son específicas para el invasor “recordado”. Existen muchas más células de memoria que células B, T citotóxicas y T colaboradoras originales que respondieron

a la primera infección. Más aún, las células de memoria responden más rápido de lo que podrían las células progenitoras originales. Por tanto, las células de memoria por lo general producen una respuesta inmunitaria a una segunda infección que es tan rápida y tan grande que el cuerpo repele el ataque antes de que



▲ **FIGURA 37-12 Inmunidad adquirida** El sistema inmunitario responde lentamente a la primera exposición a un organismo patógeno conforme las células B y T se seleccionan y multiplican. Una segunda exposición activa células de memoria formadas durante la primera respuesta, y hace que la segunda respuesta sea más rápida y más grande.

presentes algunos síntomas de la enfermedad: te has vuelto inmune (**FIG. 37-12**).

La inmunidad adquirida confiere protección de largo plazo contra muchas enfermedades, por ejemplo: viruela, sarampión, parotiditis y varicela. Sin embargo, la inmunidad adquirida puede fallar si los organismos patógenos mutan rápidamente y producen nuevos antígenos que las células de memoria no reconocen (consulta el “Guardián de la salud: Virus mortales emergentes”).

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar por qué la respuesta inmunitaria a la primera exposición ante un microbio es relativamente lenta, y por qué las respuestas a futuras infecciones por el mismo microbio son mucho más rápidas?
- describir el papel de las células de memoria en la inmunidad adquirida?

37.7 ¿CÓMO LA ATENCIÓN MÉDICA AYUDA A LA RESPUESTA INMUNITARIA?

Durante la mayor parte de la historia humana, la batalla contra las enfermedades se peleó sólo con la respuesta inmunitaria. Sin embargo, ahora, dicha respuesta tiene un poderoso auxiliar: el tratamiento médico. Aquí se describen dos de las más importantes herramientas médicas: los medicamentos antimicrobianos y las vacunas.

Los medicamentos antimicrobianos matan microbios o lentifican la reproducción microbiana

Los **antibióticos** son químicos que ayudan a combatir infecciones al matar o interferir con la multiplicación de bacterias, hongos o protistas. Aunque los antibióticos por lo general no destruyen todos los microbios patógenos en el cuerpo, pueden matar los suficientes como para dar al sistema inmunitario tiempo para terminar la tarea. Sin embargo, los antibióticos son potentes agentes de selección natural y favorecen la sobrevivencia y reproducción

¿TE HAS PREGUNTADO ...

Si el sistema inmunitario es tan bueno para recordar asaltos anteriores y desarrollar

inmunidad a largo plazo, ¿por qué muchas personas se resfrían tantas veces cada año? Porque existen más de 200 virus diferentes que producen síntomas de resfriado, y la inmunidad a uno por lo general no confiere inmunidad a los otros. Los virus de resfriado también mutan con rapidez, y algunas de las mutaciones permiten que un virus “viejo” parezca “nuevo” ante el sistema inmunitario. Por ende, un gran número de virus de resfriado que mutan constantemente siguen un paso adelante del sistema inmunitario humano.

por qué te resfrías con tanta frecuencia?

de microbios que pueden soportar sus efectos (véase el estudio de caso “Evolución de una amenaza” en el Capítulo 16). Los microbios mutantes que son resistentes a un antibiótico transmitirán los genes de la resistencia a sus descendientes. El resultado: los microbios resistentes prosperan, mientras que los microbios susceptibles mueren. Con el tiempo, muchos antibióticos se vuelven ineficaces para tratar enfermedades.

Los antibióticos no son útiles contra los virus, porque se dirigen a procesos metabólicos que los virus no poseen. Sin embargo, ahora están disponibles **medicamentos antivirales** que se dirigen a diferentes etapas del ciclo viral de infección, incluidos la unión a una célula huésped, la replicación de partes virales, el ensamblado de nuevos virus dentro de la célula huésped y la liberación de estos virus para infectar más células del cuerpo (véase el Capítulo 20). Los medicamentos antivirales están disponibles para tratar virus de VIH, herpes (llagas de resfriado y genitales), hepatitis B y C, e influenza.

Las vacunas producen inmunidad contra las enfermedades

Una **vacuna** estimula una respuesta inmunitaria al exponer a una persona a antígenos producidos por un patógeno. Las vacunas con frecuencia constan de microbios debilitados o muertos (que no pueden producir enfermedad) o algunos de los antígenos del patógeno, por lo general sintetizados usando técnicas de ingeniería genética. Cuando el cuerpo se expone a un patógeno debilitado o sus antígenos, produce un ejército de células de memoria que confieren inmunidad contra peligrosos microbios vivos del mismo tipo. Al igual que la inmunidad adquirida por recuperarse de una enfermedad real, la inmunidad estimulada por una vacuna efectiva produce una respuesta inmunitaria tan rápida y grande ante una invasión posterior por el patógeno vivo que no experimentas síntomas en absoluto. Aprende más acerca de las vacunas en el “¿Cómo sabes eso? Las vacunas pueden evitar enfermedades infecciosas” en la página 708.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo los antibióticos, medicamentos antivirales y vacunas complementan la respuesta inmunitaria humana?
- describir cómo surge la resistencia a los antibióticos?



Virus mortales emergentes

Las enfermedades virales han plagado a la humanidad durante milenios: momias egipcias de al menos 3 mil años de antigüedad, incluido el faraón Ramsés V, tienen lo que parece ser cicatrices de viruela en sus rostros. Pero en décadas recientes, virus mortales parecen emerger con aterradora frecuencia, incluidos VIH, Nilo occidental, gripe aviar, gripe porcina y Ébola.

Ébola

Los primeros casos de enfermedad por virus Ébola ocurrieron en África ecuatorial en 1976, infectando a 602 personas, de las cuales murió 70%. Hubo esporádicos brotes pequeños en África en décadas posteriores. Después, en 2014, Ébola explotó en una epidemia que infectó a decenas de miles, con una tasa de mortalidad de aproximadamente 40%.

El virus Ébola es tan mortal porque evade al sistema inmunitario y daña órganos vitales. En general, cuando un virus invade el cuerpo, la respuesta inmunitaria innata hace frente: células infectadas con virus liberan interferón, que aumenta la resistencia de otras células todavía no infectadas. Sin embargo, Ébola reduce la capacidad de las células infectadas para producir interferón y la de las células sanas para responder de manera adecuada. Ébola también sabotea la respuesta inmunitaria adaptativa. En la mayoría de las enfermedades virales, las células infectadas con virus despliegan antígenos a los macrófagos y células dendríticas, que comienzan la respuesta adaptativa. Pero Ébola infecta macrófagos y células dendríticas; en lugar de arrancar la respuesta adaptativa, estas células son obligadas a producir más virus Ébola (**FIG. E37-2a**). Esta inundación de virus infecta las células B y T y las mata, lo que reduce aún más la respuesta adaptativa.

Mientras tanto, la cantidad creciente de virus infecta casi todas las células del cuerpo. Las células que forman el recubrimiento de los vasos sanguíneos mueren, de modo que los vasos sanguíneos tienen fugas. Para empeorar las cosas, la infección por Ébola también apaga de manera gradual la coagulación sanguínea. El resultado es una falla catastrófica del sistema vascular: conforme las células que recubren los vasos sanguíneos mueren cada vez en mayor cantidad, los vasos desarrollan fugas cada vez mayores que no pueden taponarse con coágulos.

Con el tiempo, el sistema inmunitario responde a la infección, pero con frecuencia la respuesta es el golpe mortal para el cuerpo debilitado: una “tormenta de citocina”. Las células inmunitarias liberan tantas citocinas que provocan una abrumadora respuesta inflamatoria en todo el cuerpo. Los vasos sanguíneos tienen tantas fugas que la víctima se desangra interna y externamente. También ocurren vómitos y diarreas. Y en este momento, la sangre y otros fluidos corporales están llenos con virus Ébola. El contacto con cualquiera de estos fluidos corporales puede ser una sentencia de muerte para parientes, cuidadores y personal médico.

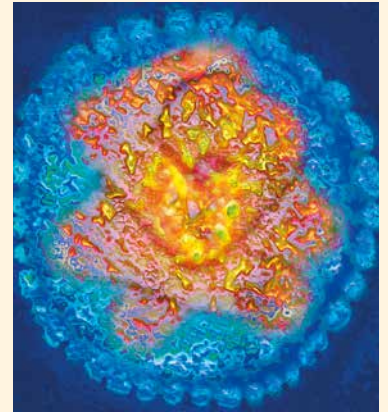
Con intenso cuidado médico, muchas personas se recuperan del Ébola. Su sangre, que contiene anticuerpos contra el Ébola, a veces se ha utilizado como fuente de tratamiento efectivo para víctimas recién infectadas.

Gripes aviar y porcina

Cada invierno, una ola de influenza humana estacional barre a través del mundo. El virus de influenza invade células del tracto respiratorio, se multiplica dentro de las células y luego las mata conforme emergen nuevas generaciones de virus. Cientos de miles de viejos, recién nacidos o débiles mueren, porque la influenza empeora enfermedades preexistentes o porque sus sistemas inmunitarios son débiles. La mayoría de los millones de adultos sanos que pescan la influenza cada año sufren tensión respiratoria, fiebre y dolores musculares, pero sobreviven porque sus sistemas inmunitarios adaptativos con el



(a) Virus de Ébola



(b) Virus de gripe aviar

► **FIGURA E37-2 Virus mortales** (a) Virus del Ébola (rojo) salen de una célula infectada. (b) Las “cuentas” en el exterior del virus de la gripe aviar son proteínas que permiten al virus entrar y salir de sus células huéspedes.

tiempo superan al virus y también producen células de memoria que yacen en espera de la siguiente temporada de influenza.

Los virus de influenza tienen una tasa de mutación alta, lo que hace que el virus cambie de año a año. Más aún, en algunos años, cepas fundamentalmente nuevas de influenza surgen cuando los virus de influenza que normalmente infectan otros animales mutan y se vuelven infecciosos para las personas o cuando genes de virus humano y ave o puerco se combinan en un solo virus. La gripe aviar moderna (**FIG. E37-2b**) apareció por primera vez en 1997, en Hong Kong. Las autoridades sanitarias concluyeron que la influenza vino de pollos infectados, de modo que el gobierno ordenó la muerte de todo pollo en Hong Kong, alrededor de 1.5 millones de aves. No obstante, la gripe aviar se dispersó por todo el mundo, con muertes reportadas en países tan alejados como Turquía, Indonesia y Egipto. Alrededor de 60% de las personas infectadas muere.

Por fortuna, la gripe aviar de la actualidad no es muy eficiente para pasar de aves a personas y parece casi totalmente incapaz de transmitirse de persona a persona. Sin embargo, funcionarios de salud pública mantienen el ojo vigilante en caso de que el virus adquiera mutaciones que puedan hacer más probable la transmisión de persona a persona.

El virus de gripe porcina H1N1 es una combinación de genes de virus humano, aviar y porcino. Algunas cepas de gripe porcina pueden ser extremadamente infecciosas y mortales: en 1918, la gripe porcina infectó acaso a 500 millones de personas en todo el mundo, y mató a más de 50 millones de ellas. El moderno virus de gripe porcina H1N1 es mucho menos mortal, con una tasa de mortalidad por abajo de 0.1%. No obstante, en la temporada de influenza 2009-2010, los Centros para el Control y la Prevención de Enfermedades de Estados Unidos estimó que la influenza H1N1 infectó a casi 60 millones de estadounidenses, lo que produjo más de 12 mil muertes.

EVALÚA LO SIGUIENTE Makayla, una estudiante universitaria de 19 años de edad, visita el centro de salud escolar a comienzo del año escolar y pregunta al médico por qué necesita una vacuna de influenza este año, considerando que tuvo influenza el invierno pasado. Describe el consejo que el médico debe darle, incluido por qué Makayla podría enfermar de nuevo de influenza este año y por qué debe recibir la vacuna contra influenza.

¿CÓMO SABES ESO?

Las vacunas pueden evitar enfermedades infecciosas

La inmunidad para toda la vida después de recuperarse de una enfermedad se ha reconocido durante miles de años. Obtener dicha inmunidad sin haber enfermado es la meta de la vacunación.

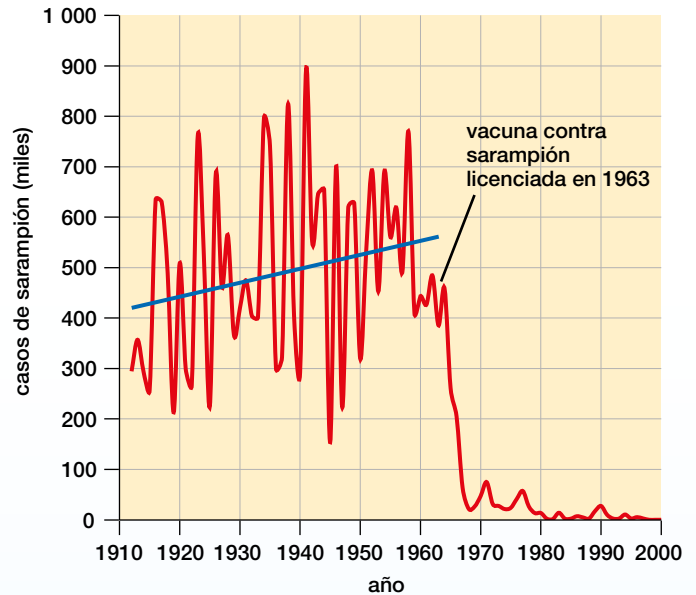
La historia de las vacunas comienza con una de las enfermedades más mortales de la antigüedad: la viruela, llamada así por las vesículas llenas de pus que desfiguraban a sus víctimas. Históricamente, el virus de la viruela mató a casi 30% de sus víctimas. Algunas epidemias fueron más mortales, otras lo fueron menos. En China, hace más de mil años, alguien tomó un riesgo sorprendente. Un afilado cuchillo se mojó en pus tomada de una persona con un caso leve y se usó para cortar la piel de personas no infectadas. Aunque algunas de las personas inoculadas murieron, la mayoría desarrolló síntomas relativamente menores y resistió la exposición posterior a formas severas de viruela.

A principios del siglo XVIII, Mary Wortley Montagu, esposa del embajador inglés en Turquía, observó de primera mano la inoculación de viruela. Al regresar a Inglaterra, convenció a algunos nobles a inocular a sus hijos. Exponer a las personas de manera deliberada a la viruela, aunque fuera leve, fue una propuesta atemorizante. Los pacientes inoculados enfermaban de algunos días a un par de semanas, y de 1 a 2% murieron, incluido uno de los hijos del rey Jorge III de Inglaterra. No obstante, la inoculación de viruela se volvió cada vez más difundida. Por ejemplo, en 1777, George Washington ordenó la inoculación de los soldados del ejército continental.

Mientras tanto, algunas personas observaron que los productores de lácteos, quienes con frecuencia contraían viruela vacuna mientras ordeñaban sus vacas, rara vez contraían viruela. En 1774, cuando una epidemia de viruela azotó Dorset, Inglaterra, el granjero Benjamin Jesty inoculó a su esposa e hijos con viruela vacuna (el mismo Jesty había contraído viruela vacuna anteriormente). Todos ellos sobrevivieron la epidemia. Por desgracia, Jesty no continuó con sus hallazgos. Sin embargo, en 1796, Edward Jenner, un biólogo y cirujano inglés, inoculó a un niño de ocho años de edad, James Phipps, con fluido tomado de vesículas de viruela vacuna en la mano de una ordeñadora, Sarah Nelmes. Pocos meses después, Jenner inoculó a Phipps con viruela, y el niño permaneció saludable. Después de repetir el procedimiento varias veces con otros niños, y obtener los mismos resultados, Jenner publicó sus hallazgos. La inoculación con viruela vacuna de Jenner se adoptó rápidamente en Europa y con el tiempo en todo el mundo. Ahora se sabe que los virus de viruela vacuna y de viruela tienen algunos antígenos extremadamente similares, de modo que la respuesta inmunitaria a la viruela vacuna también protege contra la viruela.

Transcurrió casi un siglo antes de que la vacuna se aplicara a otras enfermedades infecciosas. A finales del siglo XIX, el microbiólogo francés Louis Pasteur, entre los primeros en reconocer el papel de los microbios para provocar enfermedades, descubrió que las inoculaciones con bacterias de cólera debilitadas proporcionaban protección contra dicha enfermedad. Él acuñó el término “vacuna” (del latín *vacca*, que significa “vaca”), en reconocimiento del trabajo pionero de Jenner. Más tarde, Pasteur aplicó la técnica al ántrax en las ovejas y a la rabia en seres humanos.

¿Cuán efectivas son las vacunas? Para la vacuna de sarampión, ve por ti mismo la **FIGURA E37-3**. Las vacunas han erradicado la viruela a nivel mundial, excepto por algunas ampolletas de virus que se mantienen en laboratorios de Estados Unidos y Rusia, con propósitos de investigación. Eliminar la poliomielitis parece estar muy cerca de la mano; menos de 400 casos ocurrieron en 2014, confinados a un puñado de países en Asia y África. Las vacunas no sólo son médicamente efectivas, también lo son en costo. Las vacunas reducen los costos médicos directos en Estados Unidos en más de 13 mil millones de dólares cada año, y los costos globales para la sociedad en alrededor de 69 mil millones de dólares al año.



▲ **FIGURA E37-3 Sarampión en Estados Unidos, 1912–2000** Esta gráfica muestra el número de casos de sarampión diagnosticados y reportados a las autoridades médicas cada año. La mayoría de los casos de sarampión ocurrieron en niños; muchos padres nunca llevaron a sus hijos al médico, de modo que el número real de casos pudo haber sido 10 veces mayor que esto. Datos tomados de la Oficina Censal de Estados Unidos.

A pesar de décadas de práctica clínica y evidencia científica, algunas personas cuestionan la seguridad de las vacunas. Tal vez el ejemplo más notorio fue un artículo publicado en 1998 en *The Lancet* por Andrew Wakefield y coautores. Wakefield afirmó que la vacuna sarampión-papera-rubeola (SPR) estaba ligada a un aumento en trastornos intestinales y autismo. Revisiones de la seguridad de la vacuna SPR por parte de numerosas sociedades científicas y médicas, incluidos los Centros para el Control y la Prevención de Enfermedades (CDC) de Estados Unidos y la Academia Nacional de Ciencias estadounidense, no encontraron asociación entre la vacuna SPR y el autismo. Una investigación realizada por el Consejo Médico General Británico concluyó que el artículo de Wakefield era fraudulento, y *The Lancet* se retractó. No obstante, los temores ante las vacunas continúan. Conforme miles de padres declinan vacunar a sus hijos, y los viajeros del extranjero llevan consigo virus de sarampión, la incidencia de sarampión en Estados Unidos subió de algunas docenas de casos a principios del siglo XXI, a más de 600 en 2014.

PENSAMIENTO CRÍTICO La línea azul en la Figura E37-3 muestra la tendencia (regresión lineal) del número de casos de 1912 a 1963. Aunque el sarampión ocurrió en ciclos cada pocos años, el número de casos de sarampión por lo general aumentó en dicho periodo. ¿Crees que el aumento significa que el sarampión se volvió más infeccioso, o puede haber otra razón? Sugiere una razón por la que el número de casos de sarampión no declinó de inmediato en 1964, aunque la vacuna se haya licenciado en 1963. ¿Qué datos adicionales necesitarías para poner a prueba tu hipótesis?

37.8 ¿QUÉ OCURRE CUANDO EL SISTEMA INMUNITARIO FUNCIONA MAL?

A veces, el sistema inmunitario lanza ataques inapropiados, que minan la salud en lugar de promoverla. Además, el sistema inmunitario puede sufrir de trastornos que reducen su efectividad.

Las alergias son respuestas inmunitarias mal dirigidas

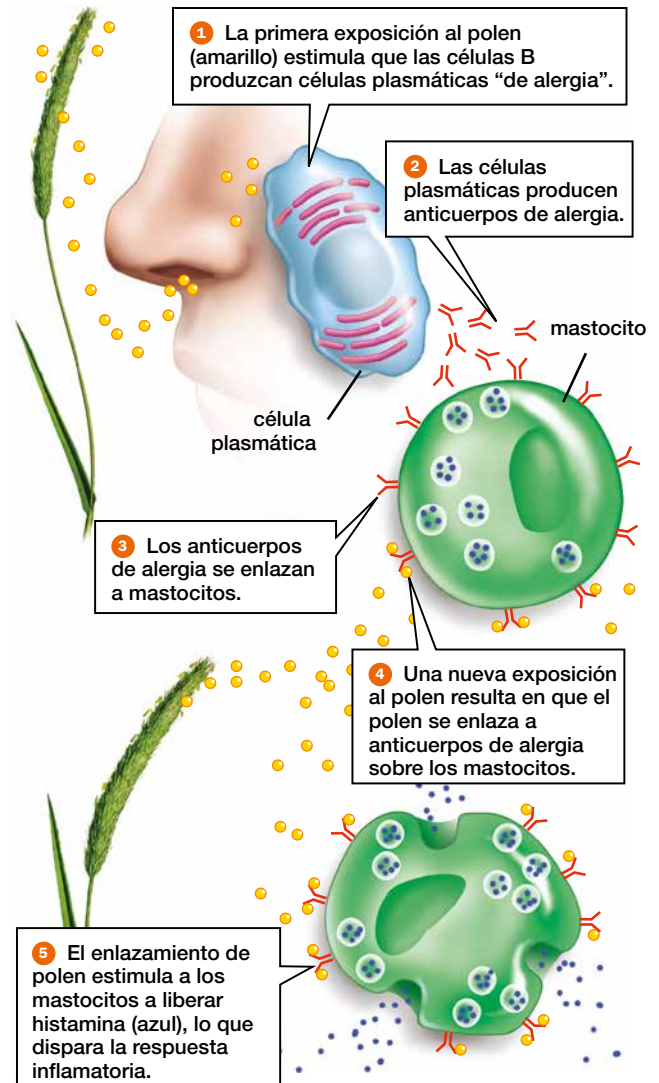
Más de 50 millones de personas en Estados Unidos sufren de **alergias**, que son reacciones inmunitarias ante sustancias inocuas. Las alergias comunes incluyen las que se dan ante polen, esporas, ponzoña de abeja o avispa, y alimentos como leche, huevos, pescado, trigo, nueces o cacahuetes.

Una reacción alérgica comienza cuando antígenos que producen alergia, llamados **alérgenos**, entran al cuerpo y se enlazan a “anticuerpos de alergia” (anticuerpos IgE) en tipos especiales de células B (**FIG. 37-13 1**). Estas células B proliferan y producen células plasmáticas **2** que vierten anticuerpos de alergia en el torrente sanguíneo. Los anticuerpos atacan mastocitos **3**, principalmente en los tractos respiratorio y digestivo. Si los alérgenos más tarde se enlazan con estos anticuerpos adheridos **4**, hacen que los mastocitos liberen histamina, que produce capilares permeables y otros síntomas de inflamación **5**. En el tracto respiratorio, la histamina también aumenta la secreción de moco. Por tanto, las sustancias transportadas en el aire, como el polen, que en general entran a nariz y garganta, pueden disparar escurreimiento nasal, estornudos y congestión usual de la “fiebre del heno”. Las alergias a los alimentos por lo general producen calambres intestinales y diarrea. En algunos casos, como las reacciones alérgicas severas ante cacahuetes o picaduras de abeja, la respuesta inflamatoria en las vías aéreas es tan fuerte que las vías aéreas se cierran por completo, lo que produce sofocación.

Una enfermedad autoinmune es una respuesta inmunitaria contra las propias moléculas del cuerpo

Los sistemas inmunitarios humanos rara vez confunden sus propias células con las invasoras. Sin embargo, en ocasiones, algo sale mal y se producen anticuerpos “anti-yo”. El resultado es una **enfermedad autoinmune**, en la cual el sistema inmunitario ataca un componente del propio cuerpo de la persona. Algunos tipos de anemia, por ejemplo, son causados por anticuerpos que destruyen los eritrocitos de una persona. Muchos casos de diabetes tipo 1 comienzan cuando el sistema inmunitario ataca las células secretoras de insulina del páncreas. Otras enfermedades autoinmunes incluyen artritis reumatoide (que afecta las articulaciones), miastenia grave (músculo esquelético), esclerosis múltiple (sistema nervioso central) y lupus sistémico (casi cualquier parte del cuerpo).

Por desgracia, no hay cura para las enfermedades autoinmunes. Para algunos, la terapia de reemplazo puede aliviar los síntomas, por ejemplo, al dar insulina a los diabéticos. Algunos trastornos autoinmunes pueden reducirse con medicamentos que suprimen la respuesta inmunitaria. Sin embargo, la supresión inmunitaria también reduce las respuestas a los asaltos de los microbios patógenos, de modo que esta terapia tiene graves inconvenientes. En el futuro, puede ser posible estimular la actividad de tipos específicos de células T reguladoras que pueden



▲ **FIGURA 37-13** Una reacción alérgica al polen

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cuál podría ser la ventaja evolutiva de las reacciones alérgicas? (Sugerencia: ¿Existen sustancias u organismos dañinos que puedan provocar reacciones alérgicas?)

sofocar las respuestas autoinmunes; sin embargo, los tratamientos basados sobre células T reguladoras parecen estar a muchos años de distancia del consultorio médico.

ESTUDIO DE CASO / CONTINUACIÓN

Bacterias comedoras de carne

Ciertas proteínas sobre la superficie de *S. pyogenes* son muy similares a las proteínas sobre las células del corazón y el riñón. Como resultado, los mismos anticuerpos que ayudan a destruir *S. pyogenes* también pueden atacar estos órganos: de 1 al 3% de las personas con faringitis estreptocócica no tratada desarrollan una enfermedad autoinmune llamada fiebre reumática, en la cual estos anticuerpos dañan el músculo cardíaco.

Las enfermedades de inmunodeficiencia ocurren cuando el cuerpo no puede montar una respuesta inmunitaria efectiva

Existen dos tipos muy diferentes de trastornos en los cuales el sistema inmunitario no puede combatir las infecciones de rutina. Aproximadamente una en 500 personas tiene algún tipo de inmunodeficiencia genética, como inmunodeficiencia combinada grave. Mucho más frecuentes son las inmunodeficiencias adquiridas que surgen durante la vida de una persona. Éstas pueden surgir por varias causas, incluyendo radiación, quimioterapia, medicamentos inmunosupresores, diabetes, leucemia y microbios patógenos.

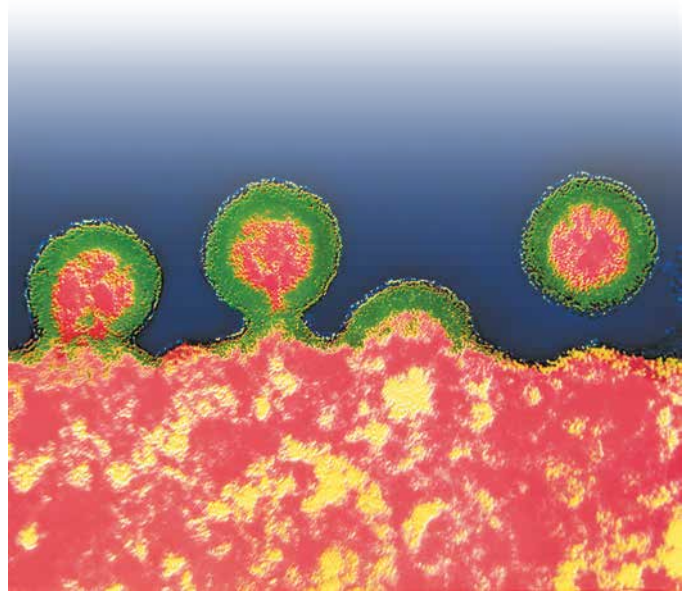
La inmunodeficiencia combinada grave es un trastorno heredado

Aproximadamente uno en 60 mil niños nace con **inmunodeficiencia combinada grave (ICG)**, que ocurre cuando alguno de varios defectos genéticos hace que se formen pocas o ninguna célula inmunitaria. Un niño con ICG puede sobrevivir durante algunos meses después de nacer, protegido por anticuerpos IgG e IgA adquiridos de la madre durante el embarazo o en su leche. Sin embargo, una vez que estos anticuerpos se pierden, infecciones comunes pueden ser mortales porque el niño no puede generar una respuesta inmunitaria efectiva. Una forma de terapia es trasplantar médula ósea (de donde surgen células inmunitarias) de un donador sano al niño. En ocasiones, los trasplantes de médula ósea resultan en la producción suficiente de células inmunitarias para conferir respuestas inmunitarias normales. La terapia génica, un tratamiento experimental en el que se usa la ingeniería genética para insertar genes funcionales en las propias células de un niño, se ha usado para crear un sistema inmunitario funcional en algunas docenas de niños con ICG (véase el Capítulo 14).

El sida es una enfermedad de inmunodeficiencia adquirida

La más común de las enfermedades de inmunodeficiencia es el **síndrome de inmunodeficiencia adquirida (sida)**. El sida es causado por el **virus de inmunodeficiencia humana (VIH)**. Estos virus minan el sistema inmunitario al infectar y destruir las células T colaboradoras, que estimulan tanto las respuestas inmunitarias mediadas por célula como las humorales (véase la Fig. 37-11). El Programa de las Naciones Unidas para VIH/sida estima que en 2014, casi 1.2 millones de personas en todo el mundo murieron de sida y casi 2.0 millones más se infectaron con VIH, lo que elevó el total de población infectada a 37 millones. Alrededor de 40 millones de personas han muerto de sida desde el primer diagnóstico oficial en 1981.

El VIH entra a una célula T colaboradora y secuestra la maquinaria metabólica de la célula, y la fuerza a elaborar más virus, que luego salen y llevan consigo un recubrimiento exterior de membrana de célula T (**FIG. 37-14**). Temprano en la infección, mientras el sistema inmunitario combate al virus, la víctima puede desarrollar fiebre, exantema (sarpullido), dolores musculares, dolores de cabeza y agrandamiento de nódulos linfáticos. Después de varios meses, la tasa de replicación viral se lentifica. Suficientes células T colaboradoras permanecen, de modo que las personas infectadas son capaces de resistir la enfermedad y por lo general se sienten bastante bien. Esta condición con frecuencia persiste durante varios años. Sin embargo,



▲ **FIGURA 37-14 El VIH causa sida** En esta micrografía electrónica, los virus de inmunodeficiencia humana se ven saliendo de una célula T colaboradora, y en el proceso adquieren una envoltura exterior de membrana plasmática (verde). El recubrimiento de membrana plasmática les ayudará a infectar nuevas células.

la cantidad de células T colaboradoras sigue declinando y con el tiempo la respuesta inmunitaria se vuelve muy débil como para superar las infecciones rutinarias. En este punto se considera que la persona tiene sida. La expectativa de vida para las víctimas de sida no tratadas es sida uno a dos años.

Varios medicamentos pueden frenar la replicación de VIH y, por tanto, el avance del sida. Combinaciones de medicamentos dirigidos a diferentes etapas de la replicación viral han sido en particular efectivas, y un tratamiento completo contra el sida ahora se ha combinado en una píldora de una vez al día. Las personas VIH positivas que reciben la mejor atención médica ahora pueden vivir una vida normal, aunque nadie lo sabe con certeza, porque las combinaciones de medicamentos más efectivas sólo han estado disponibles durante 15 años.

Puesto que el VIH no puede sobrevivir mucho tiempo fuera del cuerpo, sólo puede transmitirse a través de contacto directo con la piel rota de una persona infectada, membranas mucosas o fluidos corporales cargados con virus, incluidos sangre, semen, secreciones vaginales y leche. La infección con VIH puede dispersarse mediante actividad sexual, al compartir una aguja con un usuario de drogas intravenosas, o a través de una transfusión sanguínea (ahora esto es raro en los países desarrollados porque todos los donadores de sangre se tamizan por VIH). Una mujer infectada con VIH puede transmitir el virus a su hijo durante el embarazo, el parto o la lactancia.

La mejor solución sería una vacuna contra el VIH. Desarrollar una vacuna efectiva es un gran reto, en parte porque el VIH tiene una tasa de mutación increíblemente elevada. Por tanto, existen muchas cepas diferentes de VIH en el mundo. De hecho, los individuos infectados pueden alojar múltiples cepas de VIH que resultan de mutaciones que ocurrieron dentro de sus cuerpos después de que se infectaron por primera vez. A pesar de años de esfuerzo, al 2015 todavía no había vacunas efectivas contra el VIH.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE**¿Puedes...**

- describir las alergias, enfermedades autoinmunes y las enfermedades de inmunodeficiencia, incluyendo cómo ocurre cada una?

37.9 ¿CÓMO COMBATE EL SISTEMA INMUNITARIO EL CÁNCER?

El **cáncer**, la replicación descontrolada de las propias células del cuerpo, es una de las enfermedades más temidas en el mundo, y con buena razón. Alrededor de 600 mil personas en Estados Unidos morirán de cáncer este año, una tasa de mortalidad segunda sólo después de las cardiopatías. A nivel mundial, el cáncer matará a más de ocho millones de personas. Los cánceres pueden dispararse por muchas causas, incluidos factores ambientales (por ejemplo, radiación UV o tabaquismo), genes defectuosos, errores durante la división celular y virus. Todos estos disparadores producen cáncer al sabotear los mecanismos que normalmente controlan la multiplicación de las células del cuerpo (véase el Capítulo 9).

El sistema inmunitario reconoce a la mayoría de las células cancerosas como ajenas

Las células cancerosas se forman en el cuerpo todos los días. Por fortuna, el sistema inmunitario las destruye casi a todas ellas antes de que tengan oportunidad de dispersarse. ¿Cómo se erradican las células cancerosas? Las superficies de la mayoría de las células cancerosas o carecen de algunas de las proteínas usuales que se encuentran en las células corporales normales (como ciertas proteínas MHC) o portan proteínas que son únicas para los cánceres. Las células asesinas naturales y las células T citotóxicas reconocen estas diferencias como marcadores de células no-yo y destruyen las células cancerosas (véase la Fig. 37-10). Sin embargo, algunas células cancerosas evaden la detección porque no portan antígenos que permitan al sistema inmunitario reconocerlas como extrañas.

Las vacunas pueden evitar o tratar algunos tipos de cáncer

Los virus provocan algunos cánceres de hígado, boca, garganta y genitales, algunos tipos de leucemia y linfoma, y tal vez todos los casos de cáncer cervical. En Estados Unidos, se han aprobado vacunas preventivas que protegen contra el virus que causa hepatitis B, que dispara algunos casos de cáncer de hígado, y contra los tipos de papilomavirus humano (VPH) que provocan la mayoría de los casos de cáncer cervical.

Investigadores en el Instituto Nacional de Cáncer de Estados Unidos, universidades y compañías farmacéuticas han desarrollado “vacunas de tratamiento” para curar cánceres después

de que ocurren. Algunas de estas vacunas proporcionarían a un paciente los antígenos que usualmente se encuentran en las células del tipo de cáncer que tiene el paciente. Los antígenos se mejorarían en varias formas para impulsar la respuesta inmunitaria del paciente contra ellos. Otras potenciales vacunas de tratamiento constan de antígenos de las propias células tumorales del paciente. Incluso otro enfoque es tomar células dendríticas que presentan antígenos de un paciente, exponerlas a antígenos de células cancerosas, y forzarlas a multiplicarse rápidamente en cultivos. Entonces las células hijas resultantes se inyectarían de vuelta en el paciente. En principio, esta gran cantidad de células dendríticas deberían estimular la propia respuesta inmunitaria anticancerosa del paciente.

Los tratamientos médicos contra el cáncer dependen de la muerte selectiva de células cancerosas

La atención médica para la mayoría de los cánceres todavía depende de la detección temprana y de los tratamientos tradicionales de cirugía, radiación y quimioterapia. La remoción quirúrgica del tumor es el primer paso en el tratamiento de muchos cánceres, pero puede ser difícil remover cada trozo de tejido canceroso. Los tumores pueden bombardearse con radiación, que puede destruir incluso cúmulos microscópicos de células cancerosas al perturbar su ADN, lo que en consecuencia evita la división celular. Por desgracia, ni la cirugía ni la radiación son efectivas contra el cáncer que se ha extendido por todo el cuerpo. La quimioterapia se usa comúnmente para complementar cirugía o radiación o para combatir cánceres que no pueden tratarse de otra forma. Los medicamentos de quimioterapia atacan la maquinaria de la división celular, y por tanto son un tanto selectivas para las células cancerosas, que se dividen con más frecuencia que las células normales. Por desgracia, la quimioterapia también mata algunas células sanas que se dividen. El daño a las células que se dividen rápidamente en los folículos pilosos y el recubrimiento intestinal del paciente producen los bien conocidos efectos colaterales de pérdida de cabello, náusea y vómito.

Tratamientos de cáncer más selectivos están en desarrollo. Un grupo prometedor de candidatos son los *virus oncolíticos* (literalmente, “virus que destruyen cánceres”). Estos virus se enlazan de manera selectiva y entran a las células cancerosas. Entonces los virus se replican dentro de las células cancerosas y hacen que las células revienten, lo que libera más virus para continuar el proceso de eliminación. Los numerosos fragmentos de las células cancerosas rotas también pueden estimular una respuesta inmunitaria más intensa que la producida por las células intactas. En la actualidad están en marcha más de 50 ensayos clínicos de virus oncolíticos.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE**¿Puedes...**

- explicar cómo el sistema inmunitario ataca las células cancerosas, aun cuando sean las células de tu propio cuerpo?
- describir los tratamientos médicos actuales contra el cáncer?

ESTUDIO DE CASO / OTRO VISTAZO

Bacterias comedoras de carne

Las bacterias comedoras de carne son maestras del disfraz y el ataque. Las infecciones ocurren cuando *S. pyogenes* o *A. hydrophila* entran a una herida y se esconden del sistema inmunitario detrás de sus cápsulas. Dentro del cuerpo, liberan toxinas y enzimas que matan tanto células corporales ordinarias como células fagocíticas que de otro modo pueden destruirlas. Otras secreciones disuelven coágulos sanguíneos y las moléculas que unen células entre sí, lo que en consecuencia permite a las bacterias entrar al torrente sanguíneo, dispersarse rápidamente a través del cuerpo y atacar nuevas células. Algunas cepas de ambas bacterias también son resistentes a múltiples tipos de antibióticos.

Como en el caso de Aimee Copeland, en ocasiones la vida del paciente puede salvarse sólo mediante cirugía drástica para cortar el tejido infectado. Copeland perdió su pierna izquierda, pie derecho y ambas manos. Por fortuna, Copeland ahora recibió prótesis para sus extremidades amputadas, incluidas manos biónicas que le permiten realizar movimientos notablemente precisos, como recoger objetos pequeños y usar un cuchillo para cortar su alimento.

Por último, *S. pyogenes* en ocasiones usa al sistema inmunitario para matar a su huésped. *S. pyogenes* puede producir proteínas que son “superantígenos”, lo cual significa que sobreactivan de tremenda forma el sistema inmunitario, lo que produce una respuesta de 10 mil a 100 mil veces mayor que aquella a las infecciones por parte de la mayoría de otras bacterias. Esta enorme respuesta inmunitaria libera grandes cantidades de citocinas, lo que genera la abrumadora inflama-

ción del síndrome de choque tóxico estreptocócico. Recuerda: la inflamación produce capilares permeables con creciente flujo sanguíneo, de modo que los tejidos inflamados se hinchan con fluido adicional. Si la inflamación masiva ocurre en los pulmones, entonces la víctima no puede respirar y puede morir. Tal vez lo que mató a Jim Henosn fue la inflamación causada por superantígenos.

CONSIDERA ESTO las infecciones comedoras de carne son muy raras: acaso de 500 a mil casos ocurren cada año en Estados Unidos. Sin embargo, de 25 a 70% de las víctimas muere. Un médico que sospecha una infección comedora de carne comienza de inmediato tratamiento con antibióticos.

El tratamiento con antibióticos para alguien con una cortada infectada, incluso si no hay evidencia de bacterias comedoras de carne, sin duda reduciría el sufrimiento, la desfiguración y la mortalidad en estos pacientes. Por otra parte, los antibióticos también matan bacterias amistosas, en especial en el tracto digestivo, que son benéficas. Y los antibióticos son potentes agentes de selección natural, y favorecen la evolución de bacterias resistentes a los antibióticos. ¿Cómo crees que la comunidad médica debería equilibrar los beneficios del tratamiento con antibióticos para individuos contra el riesgo global para la sociedad del aumento en la resistencia a antibióticos entre las bacterias?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave**37.1 ¿Cómo se defiende el cuerpo contra las enfermedades?**

Las barreras externas inespecíficas, incluidas la piel y las membranas mucosas, evitan que los organismos patógenos entren al cuerpo. Las defensas internas inespecíficas, llamadas colectivamente respuesta inmunitaria innata, constan de leucocitos, inflamación y fiebre. Estas defensas destruyen microbios, toxinas y tanto células corporales infectadas con virus como células cancerosas. La respuesta inmunitaria adaptativa destruye de manera selectiva una toxina o microbio específico y “recuerda” al invasor, lo que permite una respuesta más rápida si éste reaparece.

37.2 ¿Cómo funcionan las defensas inespecíficas?

La piel y sus secreciones bloquean físicamente la entrada de microbios en el cuerpo e inhiben su crecimiento. Las membranas mucosas de los tractos respiratorio y digestivo secretan sustancias antibióticas y moco que atrapan microbios. Si los microbios entran al cuerpo, son engullidos por fagocitos. Las células asesinas natu-

rales secretan proteínas que matan células infectadas o cancerosas. Las lesiones estimulan la respuesta inflamatoria, en la cual se liberan químicos que atraen fagocitos, aumentan el flujo sanguíneo y hacen permeables los capilares. Coágulos sanguíneos amurallan el sitio de lesión. La fiebre es causada por químicos producidos por bacterias o liberados por leucocitos en respuesta a infecciones. Las temperaturas altas inhiben el crecimiento bacteriano y aceleran la respuesta inmunitaria.

37.3 ¿Cuáles son los principales componentes del sistema inmunitario adaptativo?

La mayoría de las células del sistema inmunitario adaptativo se ubican en médula ósea, timo, bazo, y vasos y nódulos linfáticos. Estas células incluyen macrófagos, células dendríticas y dos tipos de linfocitos: células B y células T. Las células secretan proteínas citocina que permiten la comunicación entre células. Las células B también secretan anticuerpos que combaten infecciones.

37.4 ¿Cómo reconoce el sistema inmunitario adaptativo a los invasores?

Las células del sistema inmunitario adaptativo reconocen a las moléculas grandes y complejas, llamadas antígenos, producidas por microbios invasores y células cancerosas. Los anticuerpos (en las células B) y receptores de célula T (en las células T) tienen sitios específicos

que enlazan a uno o algunos tipos de antígenos y disparan respuestas inmunitarias. El cuerpo contiene millones de diferentes anticuerpos y receptores de células T, de modo que cualquier antígeno que entra al cuerpo es probable que enlace con algunos anticuerpos y receptores de célula T.

Tanto los invasores extraños como las propias células del cuerpo tienen antígenos que pueden enlazarse a anticuerpos y receptores de células T. Sin embargo, las células inmunitarias inmaduras mueren si se enlazan a antígeno. Puesto que las propias proteínas del cuerpo se presentan de manera continua durante la diferenciación de la célula inmunitaria, se destruyen las células inmunitarias inmaduras autorreactivas. Por tanto, sólo los antígenos extraños usualmente provocan una respuesta inmunitaria.

37.5 ¿Cómo ataca el sistema inmunitario adaptativo a los invasores?

Sólo las células B y T que son activadas por enlazamiento con antígeno se multiplican y producen una respuesta inmunitaria específica ante un microbio invasor, un proceso llamado selección clonal. Las células B dan origen a células plasmáticas, que secretan anticuerpos en el torrente sanguíneo, lo que produce inmunidad humoral. Los anticuerpos destruyen microbios o sus toxinas mientras están afuera de las células corporales. Las células T citotóxicas destruyen células cancerosas, células infectadas con virus y algunos microbios, lo que produce inmunidad mediada por célula. Las células T colaboradoras estimulan las respuestas inmunitarias humoral y mediada por célula.

37.6 ¿Cómo recuerda el sistema inmunitario adaptativo sus victorias anteriores?

Algunas células descendientes de las células B y T son células de memoria de larga vida. Si el mismo antígeno reaparece en el torrente sanguíneo, estas células de memoria se activan de inmediato, se dividen rápidamente y producen una respuesta inmunitaria que es mucho más rápida y efectiva que la respuesta original.

37.7 ¿Cómo la atención médica ayuda a la respuesta inmunitaria?

Medicamentos antimicrobianos matan microbios o lentifican su reproducción, lo que permite a las defensas del cuerpo más tiempo para responder y exterminar a los invasores. Las vacunas son inyecciones de antígenos provenientes de organismos patógenos, en algunos casos los microbios debilitados o muertos. Los antígenos evocan una respuesta inmunitaria, y proporcionan recuerdo y una respuesta rápida en caso de que más tarde ocurra una infección real.

37.8 ¿Qué ocurre cuando el sistema inmunitario funciona mal?

Las alergias son respuestas inmunitarias ante sustancias extrañas usualmente inocuas. Ciertas células B tratan a estos antígenos y producen anticuerpos IgE que se unen a mastocitos. Cuando los antígenos se enlazan a los anticuerpos IgE unidos a los mastocitos, las células liberan histamina, que produce una respuesta inflamatoria local. Las enfermedades autoinmunes surgen cuando el sistema inmunitario confunde las propias células del cuerpo con invasores extraños y las destruye. Las enfermedades de inmunodeficiencia ocurren cuando el sistema inmunitario no puede responder con suficiente fuerza para eliminar enfermedades generalmente menores. Las enfermedades de inmunodeficiencia pueden ser innatas, como la inmunodeficiencia combinada grave (ICG) o adquiridas durante la vida de una persona, como el síndrome de inmunodeficiencia adquirida (sida).

37.9 ¿Cómo combate el sistema inmunitario el cáncer?

Las células cancerosas con frecuencia se reconocen como no-yo por parte del sistema inmunitario y son destruidas por células asesinas naturales y células T citotóxicas. El cáncer puede dispararse por factores genéticos, ambientales, errores durante la división celular o virus. Las vacunas pueden ayudar a prevenir ciertos cánceres causados por virus. Están en desarrollo otras vacunas para curar el cáncer una vez que ocurra.

Términos clave

alergia	709	inmunodeficiencia	
amígdalas	698	combinada grave	
antibiótico	706	(ICG)	710
anticuerpo	699	leucocito	696
antígeno	699	linfocito	698
bazo	698	macrófago	696
cáncer	711	mastocito	697
célula asesina natural	696	medicamento antiviral	706
célula B	698	microbio	694
célula B de memoria	704	neutrófilo	696
célula dendrítica	696	nódulo linfático	698
célula plasmática	702	patógeno	694
célula T	698	receptor de célula T	700
célula T citotóxica	704	región constante	700
célula T colaboradora	704	región variable	700
célula T de memoria	704	respuesta inflamatoria	697
célula T reguladora	702	respuesta inmunitaria	
citocina	699	adaptativa	695
complejo principal de		respuesta inmunitaria	
histocompatibilidad		innata	695
(CPH)	697	selección clonal	702
complemento	699	síndrome de	
enfermedad		inmunodeficiencia	
autoinmune	709	adquirida (sida)	710
fagocito	696	sistema inmunitario	
fiebre	698	adaptativo	698
histamina	697	timo	698
inmunidad humoral	702	vacuna	706
inmunidad mediada		virus de inmunodeficiencia	
por célula	704	humana (VIH)	710

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- Una célula B individual
 - produce anticuerpos con sitios que pueden enlazar muchos antígenos diferentes.
 - produce anticuerpos con sitios que pueden enlazar uno o algunos antígenos.
 - es capaz de responder a muchos patógenos no relacionados.
 - mata células corporales infectadas con virus.
- ¿Cuál de los siguientes tipos de células es importante en las respuestas inespecíficas a las infecciones?
 - célula asesina natural
 - célula T citotóxica
 - célula B
 - célula T reguladora

3. Las moléculas que etiquetan tus células como “yo” son
 - a. anticuerpos.
 - b. receptores de células T.
 - c. proteínas del complejo principal de histocompatibilidad.
 - d. interferón.
4. Las células que secretan anticuerpos en el torrente sanguíneo son
 - a. células hijas de células T colaboradoras.
 - b. macrófagos.
 - c. células plasmáticas.
 - d. mastocitos.
5. El sistema inmunitario por lo general no ataca las propias células de tu cuerpo porque
 - a. tu cuerpo no produce antígenos.
 - b. aunque tu cuerpo produce antígenos, no produces células inmunitarias que puedan enlazar dichos antígenos.
 - c. las células inmunitarias que pueden responder a los propios antígenos de tu cuerpo por lo general mueren durante su desarrollo.
 - d. los anticuerpos que enlazan los propios antígenos de tu cuerpo son inofensivos.

Llena los espacios

1. Las defensas externas contra la invasión microbiana incluyen _____ y las membranas mucosas que recubren los tractos _____, _____ y _____.
2. Las defensas internas inespecíficas contra las enfermedades incluyen _____, que engullen y digieren microbios; _____, que destruyen células que fueron infectadas por virus; _____, provocada por lesión; y _____, una elevación de la temperatura corporal que frena la reproducción microbiana y aumenta las defensas del cuerpo.
3. La respuesta inmunitaria adaptativa se estimula cuando el cuerpo es invadido por proteínas complejas o polisacáridos que de manera colectiva se llaman _____. Estas moléculas se enlazan a uno de dos tipos de receptores de proteína del sistema inmunitario: _____ o _____.
4. Un anticuerpo consta de cuatro cadenas proteínicas, dos cadenas _____ y dos cadenas _____. Cada una está compuesta de una región _____ y una región _____. Las regiones _____ forman el sitio de enlace para antígenos.
5. La inmunidad _____ es proporcionada por las células B y sus células hijas, llamadas _____, que secretan anticuerpos en el plasma sanguíneo. La inmunidad _____ la proporcionan las células T. Las células T _____ matan células corporales que fueron infectadas por virus. Las células T _____ producen citocinas que estimulan las respuestas inmunitarias de las células B y las células T. La protección contra futuras invasiones por microbios que portan los mismos antígenos la proporcionan las células _____ de tipos tanto B como T.
6. Un(a) _____ ocurre cuando el sistema inmunitario produce una respuesta ante una sustancia inocua como el polen. En un(a) _____, el sistema inmunitario no puede montar una respuesta efectiva, incluso ante infecciones peligrosas; éstas pueden ser innatas o adquiridas. Cuando el sistema inmunitario ataca el propio cuerpo de una persona, esto se llama _____.

Preguntas de repaso

1. ¿Cuáles son las tres líneas de defensa del cuerpo contra los microbios invasores? ¿Cuáles son inespecíficas (esto es: actúan contra todo tipo de invasores) y cuáles son específicas (actúan sólo contra un tipo particular de invasor)?
2. ¿Cómo destruyen sus objetivos las células asesinas naturales y las células T citotóxicas?
3. Describe la inmunidad humoral y la inmunidad mediada por célula. Incluye en tu respuesta los tipos de células inmunitarias involucradas en cada una, la ubicación de los anticuerpos y receptores que enlazan antígenos extraños, los mecanismos mediante los cuales se destruyen las células invasoras, y el papel de las células T colaboradoras para facilitar ambas respuestas.
4. Diagrama la estructura de un anticuerpo. ¿Qué partes se enlazan a antígenos? ¿Por qué cada anticuerpo se enlaza sólo a uno o pocos antígenos específicos?
5. ¿Cómo combate el cáncer el sistema inmunitario?
6. ¿Cómo el cuerpo distingue el “yo” del “no-yo”?
7. ¿Qué son las células de memoria? ¿Cómo contribuyen a la inmunidad duradera ante enfermedades específicas?
8. ¿Qué es una vacuna? ¿Cómo confiere inmunidad ante una enfermedad?
9. ¿Cómo ayuda la respuesta inflamatoria al cuerpo a resistir las enfermedades? ¿Qué síntomas produce?
10. Distingue entre enfermedades autoinmunes y enfermedades de inmunodeficiencia, y proporciona un ejemplo de cada una.
11. Describe las causas y el eventual resultado del sida. ¿Cómo se dispersa el VIH?

Aplicación de conceptos

1. ¿Por qué es esencial que los anticuerpos y los receptores de células T se enlacen sólo con moléculas grandes (como las proteínas) y no con moléculas pequeñas (como los aminoácidos)?
2. Los pacientes con trasplante de órganos con frecuencia reciben el medicamento ciclosporina. Este medicamento inhibe la producción de una citocina que estimula la proliferación de células T colaboradoras. ¿Cómo la ciclosporina evita el rechazo de los órganos trasplantados? Algunos pacientes que reciben ciclosporina después de trasplantes hace muchos años ahora desarrollan varios tipos de cánceres. Propón una hipótesis para explicar este fenómeno.

38

CONTROL QUÍMICO DEL CUERPO ANIMAL: EL SISTEMA ENDOCRINO



La diabetes amenazó con cortar la carrera, y la vida, del músico Randy Jackson.

ESTUDIO DE CASO

Resistencia a la insulina

RANDY JACKSON, RENOMBRADO BAJISTA, productor musical y juez en *American Idol*, debía estar en la cima del mundo cuando el exitoso programa entró a su segunda temporada en 2003. Excepto que no lo estuvo. A los 46 años de edad, pesaba más de 135 kg y sufría de sed intensa y copiosa orina. Cuando su médico ordenó una prueba de sangre, el resultado fue impactante: un nivel de glucosa cinco veces mayor que el de una persona sana.

La glucosa sanguínea se regula con la insulina, una hormona producida por el páncreas. En la mayoría de las personas, después de comer, el páncreas libera insulina, que estimula a las células de músculo, grasas y otros tejidos a tomar glucosa de la sangre. Estas células entonces o usan la glucosa para energía o la convierten en un almacén de carbohidratos llamado glucógeno. Pero en Randy Jackson y casi 30 millones de estadounidenses con **diabetes mellitus**, el metabolismo de glucosa es inadecuado.

En la diabetes mellitus, o el páncreas produce cantidades insuficientes de insulina (la causa de la diabetes tipo 1) o las células del cuerpo no responden a la insulina, una condición llamada *resistencia a la insulina* (la principal causa de la diabetes tipo 2). En ambos tipos de diabetes, la glucosa no se absorbe de manera eficiente en músculos y grasas, sino que permanece en la sangre. El resultado: la glucosa sanguínea sube enormemente y fluctúa de manera incontrolada con la ingesta de alimento, en especial de alimentos azucarados. Jackson tiene diabetes tipo 2: sus altos niveles de glucosa sanguínea resultan de la resistencia a la insulina. Por fortuna, como verás, la diabetes tipo 2 con frecuencia puede manejarse de manera muy exitosa mediante control de peso, ejercicio o medicación.

La insulina es una de las muchas hormonas que afectan las células de todo el cuerpo. ¿Cómo alteran las hormonas la actividad celular? ¿Cómo los niveles de hormonas producidos por las glándulas endocrinas regulan para mantener la homeostasis en el cuerpo?

DE UN VISTAZO

- 38.1 ¿Cómo se comunican las células animales?
- 38.2 ¿Cómo producen sus efectos las hormonas endocrinas?
- 38.3 ¿Cuáles son las estructuras y funciones del sistema endocrino de los mamíferos?

38.1 ¿CÓMO SE COMUNICAN LAS CÉLULAS ANIMALES?

Las células del cuerpo de un animal deben comunicarse entre sí para garantizar el adecuado funcionamiento de todo el organismo. ¿Los músculos de la pierna sólo deben sostener un cuerpo erguido o deben hacer que las piernas corran? ¿El flujo de sangre debe dirigirse hacia los intestinos para la digestión o hacia los músculos para movimiento? Estos y otros cientos de mensajes se envían a lo largo de todo el cuerpo cada minuto. Los métodos de comunicación entre células caen en cuatro categorías amplias: directa, sináptica, paracrina y endocrina (TABLA 38-1).

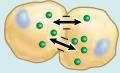
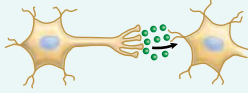
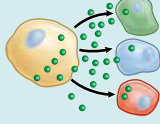
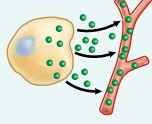
En la comunicación directa, uniones comunicantes vinculan el citoplasma de células adyacentes, lo que permite que iones y señales eléctricas fluyan entre ellas (véase el Capítulo 5). La comunicación directa ocurre en muchos tejidos, incluido el corazón (véase el Capítulo 33) y el cerebro. La comunicación directa es muy rápida pero requiere que las células estén en contacto íntimo entre ellas.

En los otros tres tipos de comunicación (sináptica, paracrina y endocrina) las células “emisoras” liberan mensajeros químicos. Los mensajeros se mueven hacia las células “receptoras” y alteran su fisiología al ligarse a **receptores**, que son proteínas especializadas ubicadas o en la superficie o dentro de las células re-

ceptoras. Cuando un mensajero se liga a un receptor, la célula receptora responde en una forma que está determinada por el mensajero, el receptor, el tipo de célula y el estado metabólico de la célula receptora. Estas respuestas pueden ser tan variadas como contracción muscular, secreción de leche en las hembras lactantes o transporte activo de sal mediante células en el riñón.

Toda célula tiene docenas de proteínas receptoras, cada una capaz de ligar un mensajero químico específico y estimular una respuesta particular. Las células con receptores que ligan un mensajero y responden a éste son **células diana** para dicho mensajero. Las células sin los receptores adecuados no pueden responder al mensajero y no son células diana.

La **comunicación sináptica** se usa en el sistema nervioso. Las señales eléctricas dentro de células nerviosas individuales pueden viajar hacia células nerviosas cercanas, a lo largo del cerebro o hacia músculos en las partes más alejadas del cuerpo, en sólo una fracción de segundo. La comunicación con otra célula por lo general involucra la liberación de mensajeros químicos conocidos como **neurotransmisores** en uniones especializadas llamadas *sinapsis*. En una sinapsis, la actividad eléctrica en una célula nerviosa estimula la liberación de neurotransmisores que cruzan un pequeño espacio entre el extremo de la célula nerviosa y su diana, donde los neurotransmisores se ligan a receptores sobre la superficie de la célula diana. Las respuestas resultantes en

TABLA 38-1 Cómo se comunican las células			
Comunicación	Mensajeros químicos	Mecanismo de transmisión	Ejemplos
Directa 	Iones, moléculas pequeñas	Movimiento directo a través de uniones comunicantes que ligan el citoplasma de células adyacentes	Iones que fluyen entre las células del músculo cardíaco adyacentes
Sináptica 	Neurotransmisores	Difusión desde una neurona a través de un espacio estrecho (hendidura sináptica) hacia una célula adyacente	Acetilcolina, dopamina
Paracrina 	Hormonas locales	Difusión a través del fluido intersticial hacia células cercanas	Prostaglandinas, histamina
Endocrina 	Hormonas endocrinas	Transporte en el torrente sanguíneo hacia células cercanas o distantes	Insulina, estrógeno, hormona del crecimiento

las células diana pueden ser muy breves, como los reflejos, o de muy larga duración, como el aprendizaje. (En el Capítulo 39 se explorará con más detalle el sistema nervioso y la comunicación sináptica.)

Los mensajeros liberados durante las comunicaciones paracrina y endocrina reciben varios nombres. Una **hormona** se definirá como un mensajero químico que secreta una célula y se transporta en el fluido intersticial o el torrente sanguíneo hacia células diana. En la **comunicación paracrina**, las células liberan **hormonas locales** que se difunden a través del fluido intersticial y afectan células cercanas (“para” significa “junto a” en griego). Las hormonas locales pueden producirse en glándulas pequeñas, grupos de células o incluso en células individuales. En la **comunicación endocrina**, las células, por lo general en glándulas discretas, liberan **hormonas endocrinas** que viajan en el torrente sanguíneo a todo el cuerpo. Las hormonas endocrinas pueden influir células o cerca de la glándula o en partes distantes del cuerpo. En ocasiones la misma molécula puede ser una hormona local o endocrina, dependiendo de dónde se produzca y actúe. La testosterona, por ejemplo, se sintetiza en los testículos, ahí actúa como una hormona local y estimula el desarrollo de espermatozoides. Como hormona endocrina, se transporta a todo el cuerpo y ejerce sus bien conocidos efectos sobre el comportamiento y el desarrollo del cuerpo, incluidos barbas y músculos.

La comunicación paracrina actúa de manera local

En la comunicación paracrina, las células emisora y receptora están muy cerca una de otra, de modo que la comunicación tiende a ser muy rápida. Las hormonas locales usadas en la comunicación

paracrina tienen acciones sobre todo de corto alcance, ya sea porque se degradan pronto después de liberarse o porque las células cercanas las absorben del fluido intersticial tan rápido que no pueden llegar muy lejos desde las células que las secretan.

Las hormonas locales incluyen histamina, que se libera como parte de las respuestas alérgica e inflamatoria, y muchas de las citocinas mediante las cuales se comunican entre sí las células del sistema inmunitario (véase el Capítulo 37). El óxido nítrico, un gas producido por las células que recubren los vasos sanguíneos, puede actuar como hormona local. Se difunde rápidamente en las células musculares que rodean los vasos, y los hace relajarse. Esto hace que los vasos sanguíneos se expandan, lo cual aumenta el flujo de sangre.

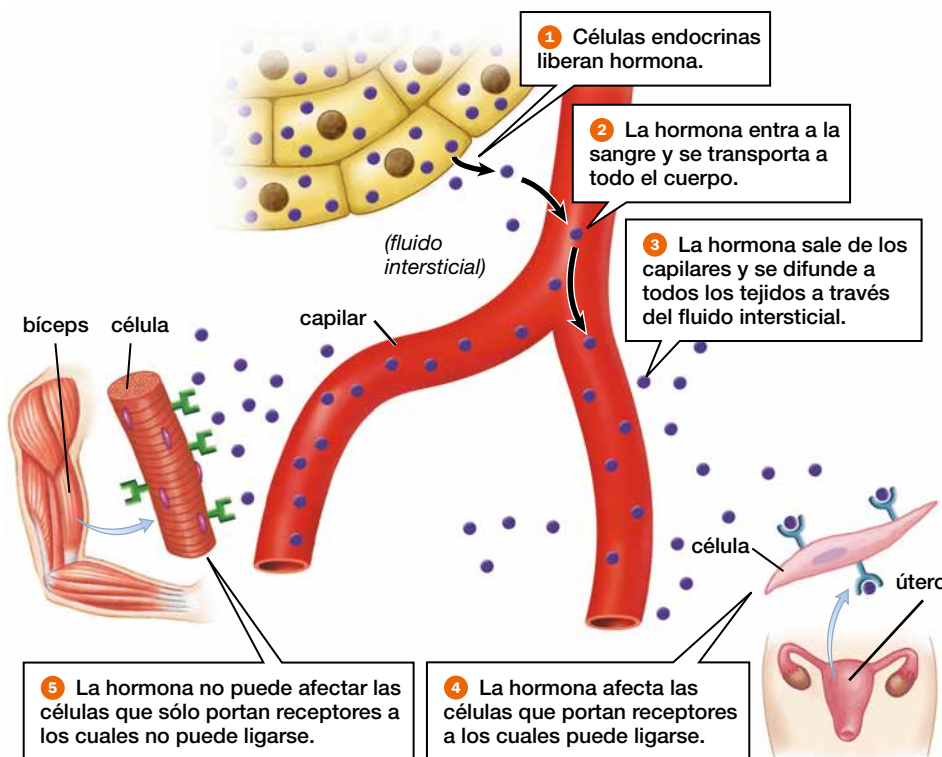
Las **prostaglandinas** son un importante grupo de hormonas locales. Son ácidos grasos modificados secretados por células de todo el cuerpo. Tienen diversos efectos, dependiendo del tipo de prostaglandina y la célula diana. Por ejemplo, durante el parto, las prostaglandinas hacen que el cérvix se dilate y ayudan a estimular las contracciones uterinas. Las prostaglandinas también contribuyen al dolor y la inflamación (como ocurre en las articulaciones artríticas). Los medicamentos como aspirina, acetaminofén (Tylenol®) e ibuprofeno proporcionan alivio de estos síntomas al inhibir las enzimas que sintetizan prostaglandinas.

La comunicación endocrina usa el sistema circulatorio para llevar hormonas hacia las células diana a lo largo del cuerpo

La comunicación endocrina comienza con la secreción de hormonas por parte de las **glándulas endocrinas** (FIG. 38-1). Una glándula endocrina puede ser una masa bien definida de células

cuya principal función es la secreción de hormonas, como es el caso con las glándulas tiroides e hipófisis. Otras glándulas endocrinas constan de cúmulos de células, o incluso de células individuales dispersas, incrustadas en órganos que tienen múltiples funciones, como el páncreas, los ovarios o los testículos. En todos los casos, las células secretoras de una glándula endocrina están incrustadas dentro de una red de capilares. Las células secretan sus hormonas en el fluido intersticial que rodea los capilares ①. Las hormonas se difunden en los capilares y se transportan en la sangre a todo el cuerpo ②.

Aunque una hormona endocrina puede llegar casi a todas las células del cuerpo ③, sólo las células diana, con receptores capaces de ligar dicha hormona específica, pueden responder ④. La hormona *oxitocina*, por ejemplo, estimula la contracción de los músculos uterinos durante el parto porque las células musculares uterinas tienen receptores que ligan la oxitocina. Sin embargo, la oxitocina no hace que la mayoría de los otros músculos del cuerpo se contraigan, porque sus células no tienen los receptores necesarios ⑤.



▲ FIGURA 38-1 Liberación, distribución y recepción de hormonas

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los cuatro métodos de comunicación entre las células en el cuerpo de un animal?
- explicar por qué algunas células responden a mensajeros químicos y otras no?
- describir la ruta mediante la cual se mueven las hormonas endocrinas desde células secretoras hacia células diana, con frecuencia en partes distantes del cuerpo?

38.2 ¿CÓMO PRODUCEN SUS EFECTOS LAS HORMONAS ENDOCRINAS?

Existen tres clases de hormonas endocrinas vertebradas: **hormonas esteroides**, que se sintetizan a partir de colesterol; **hormonas peptídicas**, que son cadenas de aminoácidos, y **hormonas derivadas de aminoácidos**, que están compuestas de uno o dos aminoácidos modificados. Estas hormonas se ligan a receptores ubicados sobre la superficie, o dentro, de una célula diana. El enlace hormona-receptor produce uno o ambos de dos efectos principales: (1) regular la transcripción de genes, lo que en consecuencia cambia las cantidades o tipos de proteínas que sintetiza la célula, y (2) estimular cambios en el metabolismo de la célula, por lo general al activar o inhibir enzimas.

Las hormonas esteroides por lo general se ligan a receptores dentro de las células diana

Las hormonas esteroides son solubles en lípidos, de modo que pueden difundirse a través de membranas plasmáticas. Aunque en ocasiones se ligan a receptores sobre la superficie de una célula diana, la mayoría de las hormonas esteroides se ligan a receptores intracelulares. La acción de la hormona esteroide comienza con la

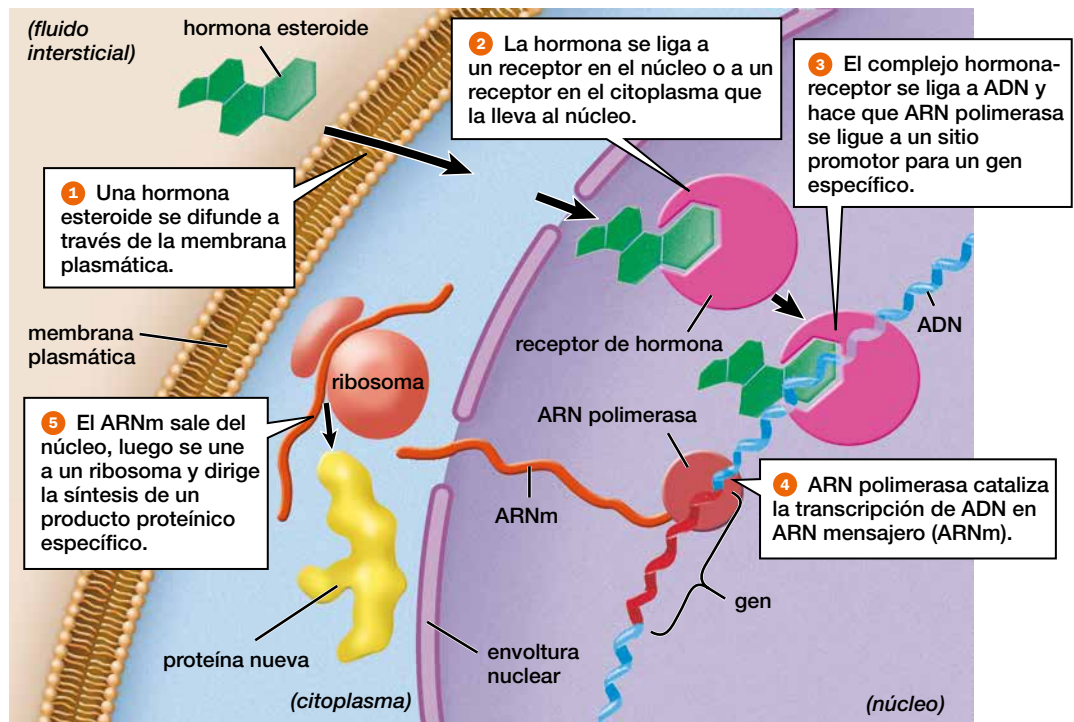
difusión de la hormona a través de la membrana plasmática en el citoplasma de una célula (**FIG. 38-2 1**). Las hormonas esteroides se difunden en cada célula que encuentran, pero sólo las células con los receptores apropiados pueden responder a una hormona particular. Una vez dentro de una célula diana, las hormonas esteroides se unen a los receptores ubicados o en el citoplasma o en el núcleo, y forman un complejo hormona-receptor (**2**). Si los receptores están en el citoplasma, el complejo hormona-receptor se mueve en el núcleo. Entonces el complejo se liga a genes específicos (**3**) y estimula la transcripción de ARN mensajero (**4**). El ARN mensajero viaja hacia el citoplasma y dirige la síntesis de proteínas (**5**). La hormona esteroide testosterona, por ejemplo, aumenta la síntesis de proteínas involucradas en el desarrollo de testículos, músculos, barba, vello púbico y muchas partes del cuerpo.

Aunque la hormona tiroidea (tiroxina) es una hormona derivada de aminoácido, no un esteroide, tiene un mecanismo de acción similar. La tiroxina se transporta a través de la membrana mediante proteínas portadoras. Una vez dentro de las células, la tiroxina se liga a receptores intracelulares y activa la transcripción de genes específicos.

Las hormonas peptídicas y las hormonas derivadas de aminoácidos por lo general se ligan a receptores sobre la superficie de las células diana

La mayoría de las hormonas peptídicas y aquellas derivadas de aminoácidos son solubles en agua mas no en lípidos, de modo que estas hormonas no pueden difundirse a través de la bicapa fosfolípida de la membrana plasmática. Por tanto, las hormonas peptídicas y las derivadas de aminoácidos se ligan a receptores sobre la superficie de una célula diana (**FIG. 38-3 1**). El enlazamiento hormona-receptor activa una enzima que sintetiza una molécula, llamada **mensajero secundario**, dentro de la célula (**2**). Existen

► **FIGURA 38-2** Acción de hormona esteroide sobre células diana Las hormonas esteroide con frecuencia estimulan células diana al ligarse a receptores intracelulares, lo cual crea un complejo hormona-receptor que activa la transcripción de genes y a final de cuentas resulta en la síntesis de nuevas proteínas específicas, o en el aumento en la cantidad de las mismas.



muchas moléculas mensajeras secundarias diferentes, incluyendo **adenosín monofosfato cíclico (AMP cíclico)**; véase el Capítulo 3), lípidos modificados, iones de calcio y óxido nítrico gaseoso. El mensajero secundario transfiere la señal desde el mensajero primario, la hormona, hacia otras moléculas dentro de la célula, y con frecuencia activan enzimas intracelulares específicas ³, que entonces inician una cadena de reacciones bioquímicas ⁴.

Estas reacciones intracelulares varían dependiendo de la hormona, el mensajero secundario y la célula diana. Por ejemplo, la epinefrina (una hormona derivada de aminoácido también llamada adrenalina) prepara al cuerpo para lidiar con situaciones de emergencia. Estimula la síntesis de AMP cíclico tanto en las células del músculo cardíaco como en las del hígado. Sin embargo, el AMP cíclico actúa de manera diferente en los dos tipos de células; hace que las células del músculo cardíaco se contraigan con más fuerza, lo cual aumenta el flujo sanguíneo. En las células del hígado, el AMP cíclico activa enzimas que descomponen glucógeno (un polisacárido parecido al almidón) en glucosa. La glucosa se libera en el torrente sanguíneo y proporciona a todo el cuerpo una fuente de energía rápida.

La liberación de hormonas se regula mediante mecanismos de realimentación

La liberación de la mayoría de las hormonas está controlada mediante **realimentación negativa**, en la cual un cambio produce respuestas que contrarrestan el cambio y restauran el sistema a su condición original (véase el Capítulo 32). Por ejemplo, supón que trotaste algunos kilómetros durante un caluroso día soleado y perdiste un litro de agua a través de transpiración. En respuesta a la pérdida de agua de tu torrente sanguíneo, tu

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Resistencia a la insulina

La insulina es una hormona grande soluble en agua que se liga a receptores en la superficie exterior de músculo, grasa y muchos otros tipos de células. La insulina ligada a sus receptores activa proteínas que a su vez estimulan o inhiben muchas enzimas dentro de la célula. Una de las enzimas activadas comienza una cascada de reacciones dentro de la célula, con el resultado de que las proteínas que transportan glucosa se mueven hacia la membrana plasmática. Una vez en la membrana plasmática, las proteínas de transporte facilitan la difusión de glucosa en la célula.

La insulina es esencial para regular el metabolismo y sostener la vida, pero también puede tener un lado oscuro. El exceso de insulina, en particular si se combina con ayuno, puede estimular la ingesta de demasiada glucosa de la sangre por parte de las células musculares y de grasa. En casos extremos, la glucosa sanguínea puede caer tan bajo que una persona entra en un choque insulínico. Privado de glucosa, el cerebro se desconecta y la víctima puede desvanecerse, entrar en coma y morir. Incluso han existido un par de casos de “asesinato por insulina”. Pero el choque insulínico nunca ocurre en un cuerpo humano que funciona de manera adecuada. ¿Por qué no? ¿Cómo regula el cuerpo la liberación de insulina y el metabolismo de glucosa, y evita el choque insulínico? ¿O regula la liberación de otras hormonas, de modo que no se eleva tan alto que no te puedas levantar, o te atemorices tanto por un ruido fuerte que tu corazón falle?

hipófisis libera hormona antidiurética (HAD), la cual hace que tus riñones reabsorban agua y por tanto produce sólo cantidades pequeñas de orina muy concentrada (véase el Capítulo 36). Pero

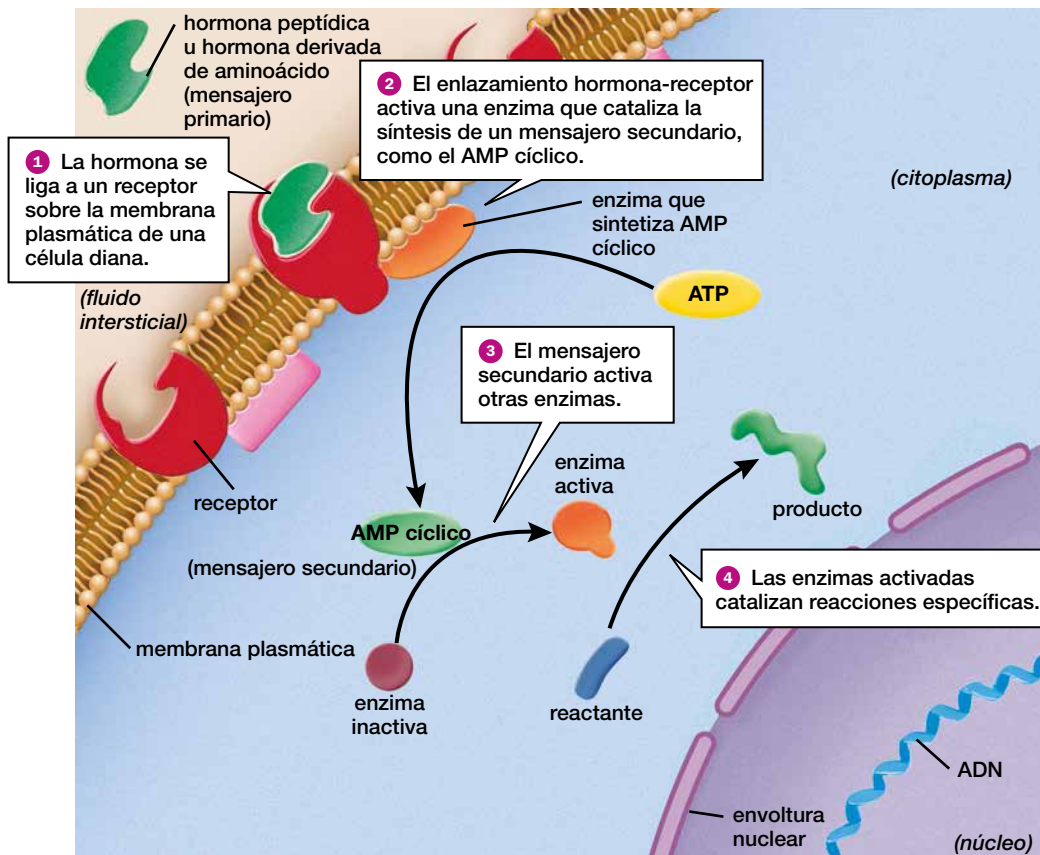


FIGURA 38-3 Acciones de hormonas peptídicas y de hormonas derivadas de aminoácidos sobre células diana Las hormonas peptídicas y las hormonas derivadas de aminoácidos por lo general estimulan células diana al ligarse a receptores sobre la membrana plasmática, lo cual hace que la célula sintetice una molécula mensajera secundaria que establece una cascada de reacciones bioquímicas intracelulares.

supón que llegas a casa y bebes dos litros de agua, el doble de lo que perdiste en sudor. Si tu cuerpo retiene esta agua adicional, puede elevar tu presión arterial y dañar tu corazón. Sin embargo, la realimentación negativa actúa para restaurar la condición original. Cuando suficiente agua entra a tu sangre para llevar su volumen de vuelta a lo normal, la secreción de HAD se apaga. Tus riñones comienzan a producir orina acuosa, con lo que eliminan de tu cuerpo el litro adicional de agua. Busca otros ejemplos de realimentación negativa a lo largo de este capítulo, incluyendo cómo la realimentación negativa controla el azúcar en la sangre.

En algunos casos, la liberación de hormonas está controlada temporalmente por **realimentación positiva**, en la cual un cambio produce una respuesta que aumenta el cambio. Por ejemplo, las contracciones del útero temprano durante el parto empujan la cabeza del bebé contra el cérvix (un anillo de tejido conectivo entre el útero y la vagina), lo cual hace que el cérvix se estire. El estiramiento del cérvix envía señales nerviosas al cerebro de la madre, lo que dispara la liberación de oxitocina. La oxitocina estimula aún más contracciones de los músculos uterinos, lo que empuja al bebé más fuerte contra el cérvix, el cual se estira aún más, lo que provoca que se libere todavía más oxitocina. Sin embargo, la realimentación positiva no puede continuar de manera indefinida. En el caso del parto, la realimentación positiva

entre la liberación de oxitocina y las contracciones uterinas termina cuando nace el infante. Después del parto, el cérvix ya no se estira, de modo que se detiene la liberación de oxitocina.

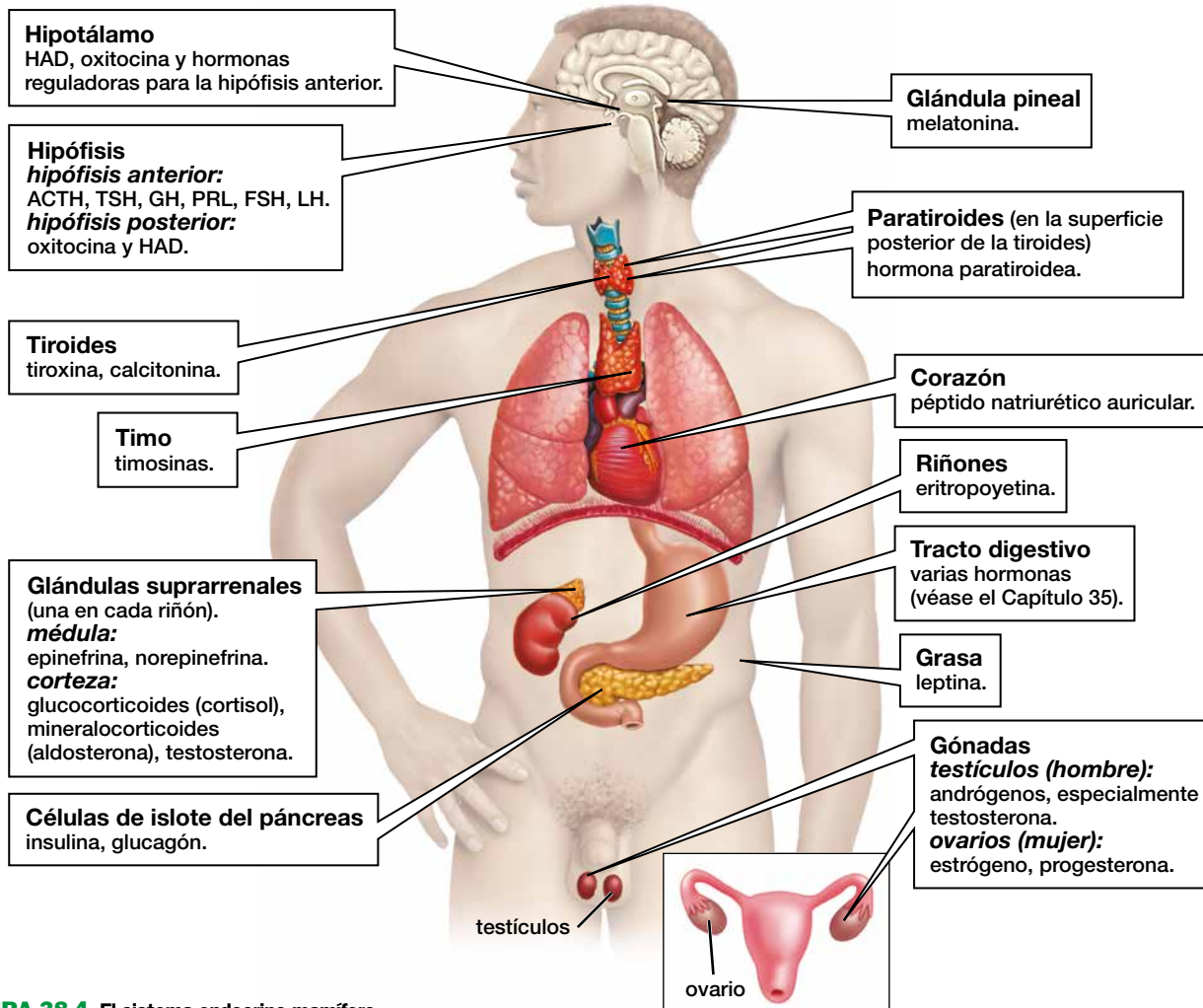
COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- mencionar las tres clases de hormonas endocrinas?
- describir cómo las hormonas afectan a las células diana?
- explicar los procesos de realimentación negativa y positiva, y ofrecer un ejemplo de cómo se usa cada una en la regulación de la liberación de hormonas?

38.3 ¿CUÁLES SON LAS ESTRUCTURAS Y FUNCIONES DEL SISTEMA ENDOCRINO DE LOS MAMÍFEROS?

El **sistema endocrino** de los mamíferos consta de las glándulas endocrinas y las hormonas que producen (**FIG. 38-4** y **TABLA 38-2**). En las siguientes secciones el enfoque se hará sobre el complejo hipotálamo-hipófisis, la glándula tiroides, el páncreas, los órganos sexuales y las glándulas suprarrenales.



▲ **FIGURA 38-4** El sistema endocrino mamífero

TABLA 38-2 El sistema endocrino mamífero

Glándula endocrina	Hormona	Tipo de químico	Función principal
Hipotálamo (hacia hipófisis anterior)	Liberación e inhibición de hormonas	Péptido	Liberación de hormonas que estimulan la liberación de hormonas de la hipófisis anterior; inhibe hormonas que inhiben la liberación de hormonas de la hipófisis anterior
Hipófisis anterior	Hormona foliculoestimulante (FSH)	Péptido	Mujeres: estimula el crecimiento de folículos en los ovarios, secreción de estrógeno y acoso ovulación Hombres: estimula el desarrollo de espermatozoides
	Hormona luteinizante (LH)	Péptido	Mujeres: estimula la ovulación, el crecimiento de cuerpo lúteo y la secreción de estrógeno y progesterona Hombres: estimula la secreción de testosterona
	Hormona estimulante del tiroides (TSH)	Péptido	Estimula a la tiroides para liberar tiroxina
	Hormona adrenocorticotrópica (ACTH)	Péptido	Estimula la corteza suprarrenal para liberar hormonas, en especial glucocorticoides como el cortisol
	Prolactina (PRL)	Péptido	Estimula la síntesis de leche y la secreción a través de las glándulas mamarias
	Hormona del crecimiento (GH)	Péptido	Estimula el crecimiento, la síntesis de proteínas y el metabolismo de grasas; inhibe el metabolismo de azúcares
Hipotálamo (vía hipófisis posterior)	Hormona antidiurética (HAD)	Péptido	Promueve la reabsorción de agua en los riñones; constriñe arteriolas
	Oxitocina	Péptido	Mujeres: estimula la contracción de los músculos uterinos durante el parto, expulsión de leche, y comportamientos maternos Hombres: puede facilitar la eyaculación de espermatozoides
Tiroides	Tiroxina	Derivado aminoácido	Aumenta la tasa metabólica de la mayoría de las células corporales; aumenta la temperatura corporal; regula el crecimiento y el desarrollo
	Calcitonina	Péptido	Inhibe la liberación de calcio de los huesos; reduce la concentración de calcio sanguíneo
Paratiroides	Hormona paratiroidea	Péptido	Aumenta el calcio sanguíneo al estimular la liberación de calcio en los huesos, absorción por los intestinos, y reabsorción por los riñones
Páncreas	Insulina	Péptido	Reduce la glucosa sanguínea al aumentar la ingesta de glucosa en las células y la conversión de glucosa a glucógeno, especialmente en el hígado; regula el metabolismo de grasas
	Glucagón	Péptido	Convierte glucógeno a glucosa, lo que eleva los niveles de glucosa en sangre
Testículos ¹	Testosterona	Esteroides	Estimula el desarrollo de genitales y características sexuales secundarias masculinas; estimula el desarrollo de espermatozoides
Ovarios ¹	Estrógeno	Esteroides	Provoca el desarrollo de características sexuales secundarias femeninas y la maduración de óvulos; promueve el desarrollo del recubrimiento uterino
	Progesterona	Esteroides	Estimula el desarrollo del recubrimiento uterino y la formación de la placenta
Corteza supra-renal	Glucocorticoides (por ejemplo, cortisol)	Esteroides	Aumenta el azúcar sanguínea; regula el metabolismo de azúcares, lípidos y grasas; tiene efectos antiinflamatorios
	Mineralocorticoides (por ejemplo, aldosterona)	Esteroides	Aumenta la reabsorción de sal en el riñón
	Testosterona	Esteroides	Provoca la masculinización de las características corporales, crecimiento
Médula supra-renal	Epinefrina (adrenalina) y norepinefrina (noradrenalina)	Derivados aminoácido	Aumenta los niveles de azúcar y ácidos grasos en la sangre; aumenta la tasa metabólica; aumenta la tasa y fuerza de las contracciones del corazón; constriñe algunos vasos sanguíneos
Glándula pineal	Melatonina	Derivado aminoácido	Regula los ciclos reproductivos estacionales y los ciclos sueño-vigilia; puede regular el inicio de la pubertad
Timo	Timosina	Péptido	Estimula la maduración de células T del sistema inmunitario
Riñón ²	Eritropoyetina	Péptido	Estimula la síntesis de eritrocitos en la médula ósea
Tracto digestivo ³	Secretina, gastrina, ghrelina, colecistoquinina y otras	Péptido	Controla la secreción de moco, enzimas y sales en el tracto digestivo; regula el peristaltismo; regula el apetito
Células grasas	Leptina	Péptido	Regula el apetito; estimula la función inmunitaria; promueve el crecimiento de vasos sanguíneos; requerido para el inicio de la pubertad
Corazón	Péptido natriurético auricular (ANP)	Péptido	Aumenta la excreción de sales y agua por los riñones; reduce la presión arterial

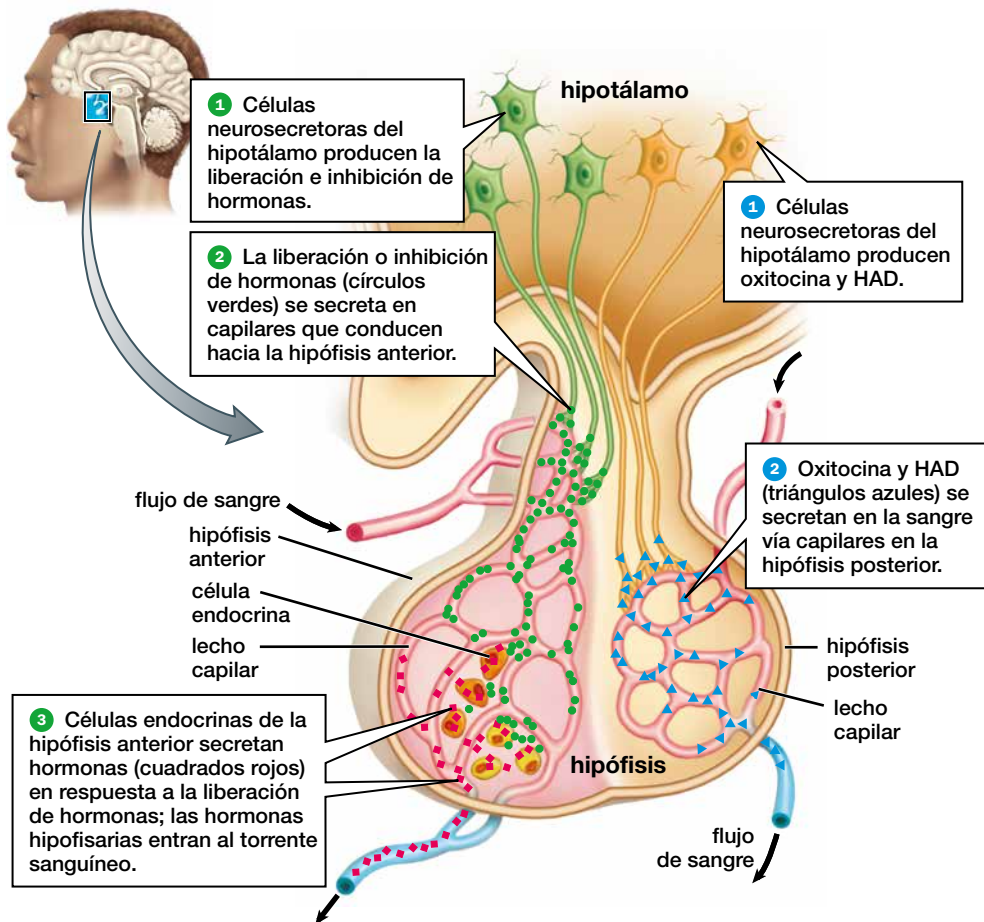
¹Véanse los Capítulos 42 y 43.²Véase el Capítulo 36.³Véase el Capítulo 35.

Las hormonas del hipotálamo y la hipófisis regulan muchas funciones a lo largo del cuerpo

El **hipotálamo** es una parte del cerebro que contiene cúmulos de células nerviosas especializadas llamadas **células neurosecretoras**, las cuales sintetizan hormonas peptídicas, las almacenan y liberan cuando se estimula (**FIG. 38-5**, arriba). Algunas hormonas producidas por el hipotálamo se liberan en el sistema circulatorio general y producen efectos en todo el cuerpo. Otras hormonas hipotálamicas se producen en minúsculas cantidades y controlan la liberación de hormonas producidas en la **hipófisis**, una glándula del tamaño de un guisante conectada al hipotálamo (**FIG. 38-5**, abajo). La hipófisis consta de dos partes distintas: la **hipófisis anterior** y la **hipófisis posterior**.

La hipófisis anterior produce y libera múltiples hormonas

Cuatro de las hormonas liberadas por la hipófisis anterior regulan la producción de hormonas en otras glándulas endocrinas.



▲ **FIGURA 38-5 El sistema hipotálamo-hipófisis** El lado izquierdo del diagrama (números en círculo verde) muestra la relación entre el hipotálamo y la hipófisis anterior, y el lado derecho (números en círculo azul) muestra la relación entre el hipotálamo y la hipófisis posterior. La liberación de hormonas se muestra con círculos verdes, las hormonas de la hipófisis anterior como cuadrados rojos, y las hormonas del hipotálamo/hipófisis posterior como triángulos azules.

La **hormona foliculoestimulante (FSH)** y la **hormona luteinizante (LH)** estimulan la producción de espermatozoides y testosterona en los testículos de los hombres y la producción de óvulos, estrógeno y progesterona en los ovarios de las mujeres. (En el Capítulo 42 se estudiará el papel de FSH y LH en la reproducción.) La **hormona estimulante de la tiroides (TSH)** estimula la glándula tiroides para liberar sus hormonas, y la **hormona adrenocorticotrófica (ACTH; "hormona que estimula la corteza suprarrenal")** provoca la liberación de la hormona **cortisol** desde la corteza suprarrenal. Más adelante en este capítulo examinarás los efectos de las hormonas tiroidea y suprarrenal cortical.

Las hormonas restantes de la hipófisis anterior no actúan sobre otras glándulas endocrinas. La **prolactina (PRL)**, en conjunto con otras hormonas, estimula el desarrollo de las glándulas mamarias productoras de leche en las mamás durante el embarazo. La **hormona del crecimiento (GH)** actúa sobre casi todas las células del cuerpo al aumentar la síntesis de proteínas, promover el uso de grasas para energía y regular el metabolismo de carbohidratos. Durante la niñez, la hormona del crecimiento estimula el crecimiento óseo. Mucha de la variación

normal en la estatura humana se debe a diferencias en la secreción de, o respuestas a, la hormona del crecimiento. Muy poca hormona de crecimiento, o receptores defectuosos para ella, provocan algunos casos de enanismo; demasiada puede producir gigantismo.

Un gran avance en el tratamiento del enanismo hipofisario ocurrió en 1981, cuando biólogos moleculares insertaron con éxito el gen para hormona del crecimiento humano en bacterias, que entonces produjeron en masa grandes cantidades de la hormona. Antes, la principal fuente comercial de hormona del crecimiento eran cadáveres humanos, de los cuales se extraían pequeñas cantidades con un gran costo. Gracias a la nueva fuente más barata, los niños con hipófisis subactivas, quienes antes habrían sido en extremo bajos de estatura, ahora pueden lograr estaturas normales.

La hormona del crecimiento es una de las muchas hormonas que en ocasiones utilizan los atletas para aumentar fuerza, rapidez o resistencia. Puesto que los complementos hormonales pueden ser peligrosos y dar a los atletas una ventaja competitiva, el Comité Olímpico Internacional prohíbe la mayoría de los complementos hormonales, como se discute en el "Guardián de la salud: Drogas potenciadoras del rendimiento: ¿Oro de tontos?", en la página 727.

Hormonas hipotalámicas controlan la liberación de hormonas en la hipófisis anterior Células neurosecretoras del hipotálamo producen seis hormonas que regulan la liberación de las hormonas de la hipófisis anterior recién descritas (Fig. 38-5, ①). Estas hormonas reguladoras hipotalámicas se llaman **hormonas liberadoras** u **hormonas inhibidoras**, dependiendo de si estimulan o inhiben la liberación de una hormona particular en la hipófisis anterior.

Las células neurosecretoras desarrollan fibras delgadas, llamadas axones, que terminan en un lecho capilar en el tallo que conecta el hipotálamo con la hipófisis anterior. Ahí, los axones secretan hormonas liberadoras o inhibidoras en el lecho capilar ②. Las hormonas recorren una corta distancia a través de los vasos sanguíneos hacia un segundo lecho capilar que rodea las células endocrinas de la hipófisis anterior. Ahí, las hormonas liberadoras e inhibidoras se difunden fuera de los capilares y se enlazan a receptores sobre las superficies de las células endocrinas, lo que regula la liberación de sus hormonas ③.

La hipófisis posterior libera hormonas sintetizadas por células en el hipotálamo

El hipotálamo contiene otras células neurosecretoras que sintetizan u oxitocina u hormona antidiurética (HAD) ①. Los axones de estas células neurosecretoras se extienden hacia la hipófisis posterior. Los axones terminan en un lecho capilar en la hipófisis posterior en la cual liberan hormonas que entonces se transportan en el torrente sanguíneo hacia el resto del cuerpo ②.

Como se describió antes, la **oxitocina** produce las contracciones de los músculos del útero durante el parto. También dispara el reflejo de salida de leche en las madres lactantes al hacer que el tejido muscular dentro de las glándulas mamarias de las mamas se contraiga en respuesta a la estimulación del infante que succiona. Esta contracción expulsa leche de las glándulas mamarias con forma de leche hacia los pezones (FIG. 38-6).

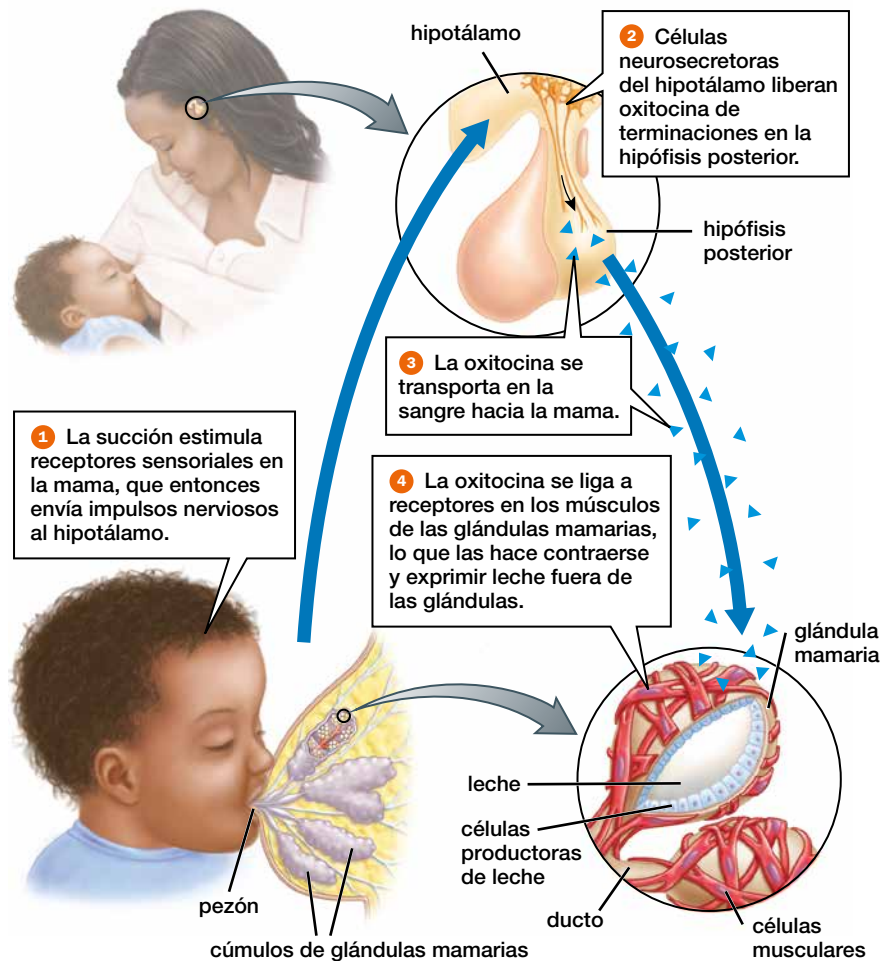
La oxitocina también actúa directo en el cerebro, y produce efectos comportamentales. En las ratas, por ejemplo, la inyección de oxitocina en el cerebro hace que las hembras vírgenes muestren comportamientos maternos, como construir un nido y recuperar crías que se alejaron. En los seres humanos (tanto hombres como mujeres), la oxitocina puede tener un papel en las emociones, incluyendo la confianza como el amor romántico y el materno (véase el Estudio de caso “¿Cómo te amo?” del Capítulo 39).

La **hormona antidiurética (HAD)**; literalmente “hormona que reduce la micción”) ayuda a evitar la deshidratación al hacer que los riñones absorban agua y la regresen al torrente sanguíneo. Sin embargo, los desechos todavía deben excretarse del cuerpo, de modo que con menos agua para diluir sales y productos de desecho, la orina está enormemente concentrada y con frecuencia es de un amarillo intenso.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Resistencia a la insulina

En el siglo XVIII, la diabetes mellitus se llamaba “el mal de la orina”. En la diabetes mellitus, los altos niveles de glucosa sanguínea hacen que cantidades excesivas de glucosa entren a los riñones, lo que abruma la capacidad de los riñones para la reabsorción de glucosa. En consecuencia, la glucosa permanece en la orina (*mellitus* significa “dulce”). El agua entra a la orina cargada con glucosa por ósmosis, lo que produce un alto volumen de orina. Algunos miles de personas en Estados Unidos padecen *diabetes insipidus*, en la cual la orina es extremadamente acuosa (*insipidus* significa “sin gusto”) porque la hipófisis posterior no produce cantidades adecuadas de HAD. Las personas con cualquier forma de diabetes beben mucho, como hizo Randy Jackson, para sustituir la pérdida de agua en su orina. El beber agua parece una solución bastante directa para la micción excesiva, pero como verás, la diabetes mellitus puede producir otros efectos muy graves para la salud, incluidas enfermedades cardíacas.



▲ **FIGURA 38-6 Hormonas y lactancia** Las interacciones entre un infante y su madre regulan el control de la salida de leche por la oxitocina durante la lactancia. El ciclo comienza con la succión del infante y continúa hasta que el infante está saciado y deja de succionar. Cuando el pezón ya no es estimulado, se detiene la liberación de oxitocina, los músculos se relajan, y cesa el flujo de leche.

Las glándulas tiroides y paratiroides influyen en el metabolismo y los niveles de calcio

La **glándula tiroides** se encuentra en el frente del cuello, anidada justo abajo de la laringe (véase la Fig. 38-4). La tiroides produce dos hormonas: tiroxina y calcitonina. La **glándula paratiroides** consta de dos pares de pequeños cúmulos de células endocrinas, un par en cada lado de la parte posterior de la glándula tiroides. Estas células liberan hormona paratiroidea.

La tiroxina influye el metabolismo de energía

La **tiroxina**, u hormona tiroidea, es un derivado de aminoácido que contiene yodo. Al estimular la síntesis de enzimas que descomponen glucosa y proporcionan energía, y al estimular directamente las mitocondrias, la tiroxina aumenta la tasa metabólica en la mayoría de las células del cuerpo. Más de 10 millones de estadounidenses sufren de hipotiroidismo, en el cual la tiroides no produce suficiente tiroxina. Las personas con hipotiroidismo se sienten mental y físicamente perezosas. Pueden perder apetito pero todavía ganan peso, y se vuelven menos tolerantes al frío, porque el cuerpo genera menos calor cuando su tasa metabólica es baja. El hipertiroidismo es mucho menos común; el exceso resultante de tiroxina conduce a agitación e irritabilidad, aumento en el apetito, e intolerancia al calor.

En los vertebrados juveniles, incluidos los seres humanos, la tiroxina ayuda a regular el crecimiento mediante la estimulación tanto de la tasa metabólica como del desarrollo del sistema nervioso. En las personas, la baja secreción de hormona tiroidea temprano en la vida puede provocar cretinismo, una condición caracterizada por desarrollo mental y físico reducido. Por fortuna, el diagnóstico temprano y los complementos con tiroxina pueden revertir esta condición.

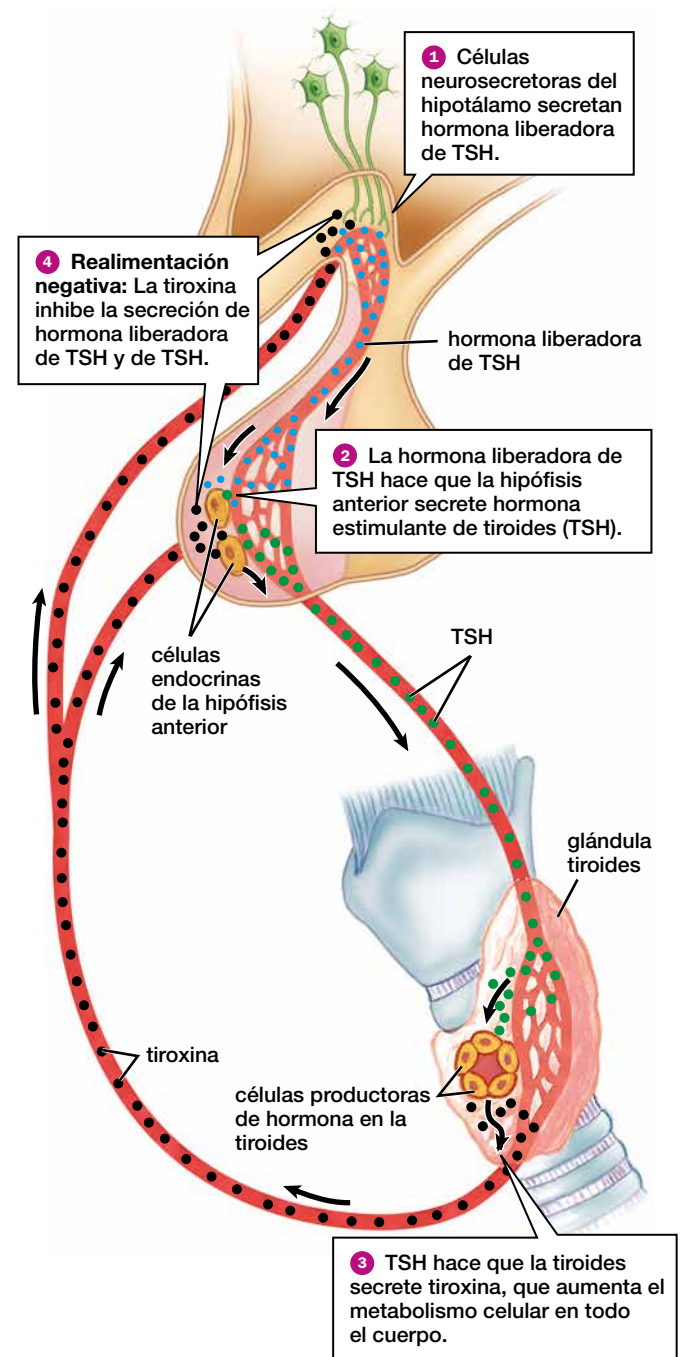
Una causa común de hipotiroidismo, pero por fortuna prevenible, es una dieta deficiente en yodo. El cuerpo intenta restaurar los niveles normales de tiroxina al aumentar el número de células productoras de tiroxina en la tiroides. Si el hipotiroidismo es suficientemente severo, la tiroides se agranda, una condición llamada **bocio** (FIG. 38-7). A nivel mundial, cientos de millones de personas tienen dietas deficientes en yodo. La deficiencia de yodo en las mujeres embarazadas y los niños pequeños es la principal causa prevenible de retraso mental. La sal yodada es una solución simple y barata a la deficiencia de yodo; cuesta menos de un dólar y medio por tonelada el agregar yodo a la sal de mesa.



◀ **FIGURA 38-7 Bocio**

Una dieta deficiente en yodo con frecuencia produce el agrandamiento de la glándula tiroides. El bocio es muy común en los países menos desarrollados, donde las personas carecen de sal yodada en sus dietas.

La liberación de tiroxina es controlada por el hipotálamo y la hipófisis anterior. Los niveles de tiroxina en el torrente sanguíneo están controlados por realimentación negativa (FIG. 38-8).



▲ **FIGURA 38-8 Realimentación negativa en el funcionamiento de la glándula tiroides** La concentración de tiroxina en el torrente sanguíneo (puntos negros) regula la secreción de hormona liberadora de TSH (puntos azules) y TSH (puntos verdes) mediante realimentación negativa.

PENSAMIENTO CRÍTICO Una prueba común del funcionamiento de la glándula tiroides es medir la cantidad de hormona estimulante de tiroides que circula en la sangre. ¿Cuál sería tu hipótesis de lo que está mal en una persona que tiene un nivel anormalmente elevado de TSH?

La hormona liberadora de hormona estimulante de tiroides (hormona liberadora de TSH) producida por células neurosecretoras en el hipotálamo **1** viaja hacia la hipófisis anterior y provoca la liberación de TSH **2**. La TSH viaja en el torrente sanguíneo hacia la tiroides y estimula la liberación de tiroxina **3**. Niveles adecuados de tiroxina circulando en el torrente sanguíneo inhiben la secreción tanto de hormona liberadora de TSH del hipotálamo como de TSH de la hipófisis anterior, lo que en consecuencia inhibe aún más la liberación de tiroxina de la tiroides **4**.

La tiroxina tiene varios efectos en diferentes vertebrados en anfibios y en muchos peces, la tiroxina estimula la metamorfosis de una forma larvaria a un cuerpo adulto. Una rana eclosiona de su huevo como un renacuajo acuático, que se parece un poco a un pez con cabeza gorda, con branquias, una gran cola con aleta y sin patas. Un renacuajo recién eclosionado tiene bajos niveles de tiroxina. Pocas semanas después, su nivel de tiroxina aumenta, lo que le hace brotar patas y reabsorber su cola. Después de otras semanas, la transformación en una pequeña rana es completa. En lampreas y salmón, la tiroxina ayuda a disparar las transformaciones corporales que permiten al pez joven, que nace en agua dulce, a prosperar en agua salada, donde crece y madura. La tiroxina también regula la muda estacional de muchos vertebrados terrestres. Desde serpientes hasta aves hasta tu perro familiar, oleadas de tiroxina estimulan la muda de piel, plumas o pelo.

La hormona paratiroidea y la calcitonina regulan el metabolismo de calcio

La concentración adecuada de calcio es esencial para el funcionamiento nervioso y muscular. La **hormona paratiroidea** de la glándula paratiroides y la **calcitonina** de la tiroides funcionan en conjunto para mantener casi constantes los niveles de calcio en la sangre y los fluidos corporales.

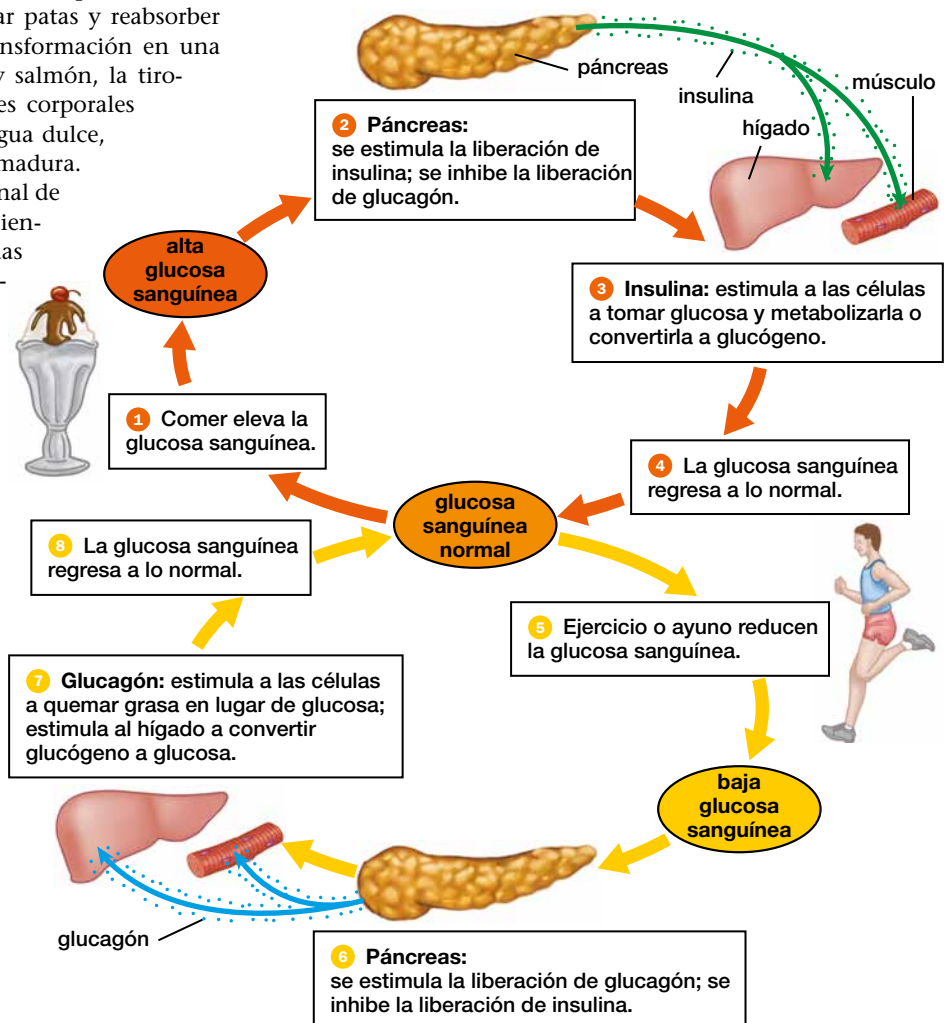
El esqueleto sirve como “banco” donde puede depositarse o extraerse calcio según sea necesario. Si los niveles de calcio sanguíneo caen, la hormona paratiroidea hace que los huesos liberen calcio. También hace que los riñones reabsorban más calcio durante la producción de orina y regresen el calcio a la sangre. El aumento en calcio sanguíneo inhibe entonces más liberación de hormona paratiroidea en un bucle de realimentación negativa. Si el calcio en sangre se vuelve muy elevado, la tiroides libera calcitonina, que inhibe la liberación de calcio de los huesos. En los seres humanos, las acciones de la calcitonina parecen ser menores comparadas con las de la hormona paratiroidea.

El páncreas tiene funciones digestivas y endocrinas

El **páncreas** tiene múltiples funciones. En su papel en la digestión, produce bicarbonato y varias enzimas que se liberan en el intestino delgado, donde promueven la descomposición de los alimentos (véase el Capítulo 35). La porción endocrina del páncreas consta de cúmulos de **células de islote**. Cada célula de islote produce una de dos hormonas peptídicas: **insulina** o **glucagón**.

La insulina y el glucagón controlan los niveles de glucosa en la sangre

La insulina y el glucagón tienen efectos opuestos sobre el metabolismo de carbohidratos y grasas: la insulina reduce la glucosa sanguínea, mientras que el glucagón la aumenta. En conjunto, las dos hormonas ayudan a mantener casi constante la glucosa sanguínea (**FIG. 38-9**). Cuando sube la glucosa sanguínea **1** (por



▲ **FIGURA 38-9 El páncreas controla los niveles de glucosa en sangre** Las acciones de la insulina y el glucagón forman un bucle de realimentación negativa de dos partes que evitan que las concentraciones de glucosa sanguínea varíen demasiado, a pesar de los episodios de alimentación, ayuno y ejercicio a lo largo del día.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cómo se afectaría la glucosa sanguínea en una persona que nació con una mutación que evita que los receptores de glucagón se enlacen a glucagón?

ejemplo, después de comer), el páncreas libera más insulina y menos glucagón ②. La insulina hace que muchas células corporales tomen glucosa de la sangre y/o la metabolizan para energía o la convierten a glucógeno ③, lo que en consecuencia regresa las concentraciones de glucosa en sangre de vuelta a lo normal ④. Si los niveles de glucosa en sangre caen ⑤ (por ejemplo, si no desayunaste o si participaste en una carrera de 10 km), se inhibe la secreción de insulina y se estimula la secreción de glucagón ⑥. El glucagón activa una enzima en el hígado que descompone glucagón a glucosa, que entonces se libera en la sangre ⑦. El glucagón también promueve la descomposición de grasas. Los ácidos grasos resultantes pueden metabolizarse para producir energía, lo que economiza glucosa. Estas acciones aumentan la glucosa sanguínea y la regresan a lo normal ⑧.

La diabetes resulta de control defectuoso de insulina

Alrededor de 5% de las personas con diabetes tienen tipo 1, una enfermedad autoinmune en la cual el sistema inmunitario destruye las células secretoras de insulina en el páncreas (véase el Capítulo 37). La terapia de reemplazo de insulina mejora profundamente la salud de las personas con diabetes tipo 1, pero por lo general requiere frecuentes pruebas de sangre e inyecciones de insulina y no imita por completo el control natural del metabolismo de energía. Las bombas de insulina (del tamaño de un teléfono celular, que por lo general se usan unidas a un cinturón) pueden entregar insulina casi de manera continua, lo que elimina la necesidad de las inyecciones de insulina (FIG. 38-10). Un sistema de bomba experimental, con frecuencia llamado “páncreas biónico”, mide la glucosa sanguínea en tiempo real y automáticamente entrega en concordancia las dosis adecuadas de insulina o de glucagón. En 2014, investigadores reportaron la persuasión de células madre para diferenciarse en células productoras de insulina que liberan insulina en respuesta a niveles fisiológicos de glucosa, quizás el primer paso hacia la terapia de células madre para la diabetes tipo 1.

El otro 95% de los diabéticos tienen diabetes tipo 2. En las primeras etapas del trastorno, producen cantidades adecuadas de insulina pero, como Randy Jackson, sus cuerpos son resistentes a la insulina. La gran mayoría de las personas con diabetes tipo 2 tienen sobrepeso, lo cual tal vez produce la resistencia a la insulina: el tejido graso libera ciertos tipos de ácidos grasos que entran a las células musculares y grasas y las vuelven respondientes a la insulina. Como resultado, los transportadores de glucosa no se

mueven hacia la membrana plasmática, de modo que la glucosa no se transporta de forma eficiente hacia las células, sino que permanece en la sangre. La resistencia a la insulina también hace que las células hepáticas descompongan glucógeno a glucosa y liberen la glucosa en la sangre. Para empeorar las cosas, la resistencia a la insulina hace que las células grasas descompongan las grasas en ácidos grasos, que se liberan en el torrente sanguíneo. Entonces dichos ácidos grasos entran a las células musculares y grasas, lo que continúa el bucle de realimentación positiva que aumenta aún más la resistencia a la insulina.

Los órganos sexuales producen tanto gametos como hormonas sexuales

Los **testículos** en los hombres y los **ovarios** en las mujeres son importantes órganos endocrinos. Los testículos secretan varias hormonas esteroides, que de manera colectiva se llaman **andrógenos**; el más importante de éstos es la **testosterona**. Los ovarios secretan dos tipos de hormonas esteroides: **estrógeno** y **progesterona**. Las hormonas sexuales influyen en el desarrollo de ambos sexos y afectan el funcionamiento cerebral y el comportamiento a lo largo de la vida. (En el Capítulo 42 se estudian los papeles de las hormonas sexuales en la producción de espermatozoides y óvulos, el ciclo menstrual y el embarazo.)

Los niveles de hormona sexual aumentan durante la pubertad

Las hormonas sexuales tienen un papel clave en la pubertad, la fase de la vida durante la cual se vuelven funcionales los sistemas reproductivos de ambos sexos. La pubertad comienza cuando, por razones no plenamente comprendidas, el hipotálamo comienza a secretar cantidades crecientes de hormonas liberadoras, las cuales a su vez estimulan la hipófisis anterior para secretar hormona luteinizante (LH) y hormona foliculoestimulante (FSH). LH y FSH estimulan a las células en testículos u ovarios para producir mayores niveles de hormonas sexuales.

El aumento resultante en hormonas sexuales afecta las células diana en todo el cuerpo. Ambos sexos desarrollan vello púbico y axilar. La testosterona, secretada por los testículos, estimula el desarrollo de las características sexuales secundarias masculinas, incluidos vello corporal y facial, voz profunda y músculos relativamente grandes. La testosterona también promueve la producción de espermatozoides. En las mujeres, el estrógeno secretado por los ovarios estimula el desarrollo de mamas y la maduración del sistema reproductor femenino, incluida la producción de óvulos. La progesterona prepara el tracto reproductor femenino para recibir y nutrir un óvulo fecundado.

En los países desarrollados, la edad promedio de la pubertad ha caído de manera notable desde el siglo XIX; por ejemplo, la edad promedio a la cual las niñas tenían su primer periodo menstrual cayó de 17 a mediados del siglo XIX, a alrededor de 12 en la actualidad. Los niños por lo general maduran sexualmente uno o dos años después que las niñas. Muchos investigadores consideran que el mejoramiento en la nutrición y la mejor salud global explican gran parte de dicha reducción. En las niñas, el aumento en almacenes grasos (lo cual, desde una perspectiva evolutiva, significa que una hembra tal vez puede portar un feto a término) probablemente contribuye a la pubertad temprana. Otros factores, como la luz artificial (que aumenta la duración efectiva del día), los cambios en las interacciones sociales, y los contaminantes ambientales, también pueden tener un papel. Estudios en una amplia variedad de animales, así como algunos

FIGURA 38-10

Una bomba de insulina

Algunas bombas de insulina monitorizan continuamente los niveles de glucosa del paciente, lo que en consecuencia reduce la frecuencia de los “pinchazos en los dedos” necesarios para obtener muestras de sangre. Tener niveles de glucosa en tiempo real permite al paciente corregir rápidamente los niveles de insulina después del ejercicio (cuando se utiliza glucosa) o de una comida alta en carbohidratos (que elevan la glucosa sanguínea).





Drogas para mejorar el rendimiento: ¿Oro de tontos?

Muchos atletas, en niveles desde bachillerato hasta las Olimpiadas y ligas profesionales, toman hormonas, naturales o sintéticas, para volverse más fuertes o más rápidos o para aumentar la resistencia. Algunos incluso admiten tomar fármacos potenciadores del rendimiento (PED, por sus siglas en inglés), pero por lo general no hasta que los descubren. Los atletas destacados que han sido castigados por tomar PED incluyen al ex campeón del Tour de France, Lance Armstrong (**FIG. E38-1**, arriba), la ex corredora campeona mundial y olímpica, Marion Jones (**Fig. E38-1**, abajo), y el jugador de los Yankees de Nueva York, Alex Rodríguez. Observa las acciones de tres PED comunes.

Esteroides anabólicos

Los esteroides anabólicos incluyen testosterona y varios esteroides sintéticos que actúan de manera similar, aunque con efectos más intensos. Los atletas con frecuencia toman esteroides anabólicos porque se ligan a receptores de testosterona y estimulan el desarrollo muscular. Muchos esteroides sintéticos activan dichos receptores a concentraciones más bajas que la testosterona. Más aún: si inyectas testosterona en tu cuerpo, se metabolizará por completo dentro de pocas horas, mientras que algunos esteroides sintéticos permanecen en tu sistema durante semanas. Por tanto, los esteroides anabólicos sintéticos con frecuencia tienen efectos más poderosos y duraderos que la testosterona natural.

Tomar esteroides puede provocar efectos colaterales indeseables, algunos graves. Tanto en hombres como en mujeres, los esteroides anabólicos pueden suprimir al sistema inmunitario, aumentar la presión arterial, reducir el colesterol HDL ("bueno") y alterar el estado de ánimo. En los hombres, la hipófisis anterior, engañada por las inyecciones de esteroides anabólicos, liberan menor cantidad de hormonas que se requieren para el desarrollo de los testículos y la producción de espermatozoides, de modo que los testículos con frecuencia se encogen y el conteo de espermatozoides cae. Los hombres también producen enzimas que convierten testosterona y algunos esteroides sintéticos en estrógeno, los cuales pueden producir desarrollo parcial de mamas. De hecho, algunos hombres que abusan de los esteroides toman tamoxifeno, un antagonista de estrógeno, para bloquear estos efectos estrogénicos. En las mujeres, los esteroides anabólicos promueven cambios corporales masculinizantes, incluidos profundización de la voz, aumento en pelo facial e incluso patrón de calvicie. Los esteroides anabólicos interfieren con el desarrollo de óvulos y la ovulación.

Eritropoyetina

La eritropoyetina estimula a la médula ósea para producir más eritrocitos, lo que en consecuencia aumenta la entrega de oxígeno a los músculos (véase el Capítulo 33). Un método libre de drogas para lograr el mismo efecto es tomar algo de la propia sangre del atleta unas semanas antes de un gran evento y almacenarla, lo que permite al cuerpo reemplazar de manera natural los eritrocitos agotados, y luego reinyectar la sangre almacenada para aumentar el conteo de eritrocitos. La EPO y las transfusiones de sangre tal vez mejoran la resistencia. Sin embargo, el alto conteo de eritrocitos puede espesar la sangre, lo que produce coágulos y conduce a ictus.

Hormona del crecimiento

La hormona del crecimiento no sólo ayuda a los niños a crecer más alto, también aumenta el tejido muscular, fortalece los huesos y reduce la grasa. La hormona del crecimiento se ha vuelto una droga de elección para los atletas tramposos, aun cuando no se han presentado estudios rigurosos que prueben que en realidad potencia el rendimiento. Los posibles efectos colaterales de la hormona del crecimiento incluyen dolor en articulaciones y músculos, cardiopatías, colesterol elevado, presión arterial alta y diabetes.



▲ **FIGURA E38-1 De superhéroe a perdedor** (Arriba) En 2012, Lance Armstrong fue privado de sus siete títulos del Tour de France. La Agencia Antidopaje de Estados Unidos llamó al engaño de Armstrong "el programa de dopaje más sofisticado, profesionalizado y exitoso que el deporte haya visto jamás". Armstrong admitió usar eritropoyetina, transfusiones sanguíneas, testosterona, hormona del crecimiento y cortisona. (Abajo) Marion Jones fue forzada a regresar cinco medallas olímpicas por el abuso de esteroides.

¿Los músculos voluminosos valen el riesgo? Algunos atletas dicen que gustosamente arriesgarían daño a largo plazo a sus cuerpos con tal de ganar un oro olímpico. Y la recompensa en los deportes profesionales puede ser astronómica: Alex Rodríguez, aunque suspendido durante la temporada de béisbol 2014 por abuso previo de PED, tiene un salario garantizado de 20 millones de dólares estadounidenses anuales para las temporadas de béisbol 2015-2017. Para los hombres o mujeres más comunes, cuyos principales beneficios son miradas de admiración de potenciales parejas y competidores, bueno... Antes de decidir, asegúrate de encontrar información confiable de fuentes autorizadas como los Institutos Nacionales de Salud o la Clínica Mayo, no de sitios Web de culturismo o de vendedores de medicamentos en línea.

EVALÚA LO SIGUIENTE El jugador de béisbol Juan M. se reporta al campo de entrenamiento 10 kilos más pesado que al final de la última temporada, y parece que todo es músculo. ¿Qué cambios en los exámenes físico y de orina, y en los análisis de sangre de Juan pueden sugerir que ha tomado PED? ¿De cuál PED sospecharías?

¿TE HAS PREGUNTADO...

respuesta inmunitaria. Si te enfermas durante la semana de exámenes finales, la liberación de cortisol inducido por estrés puede ser la responsable.

¿Por qué el cuerpo suprimiría alguna vez su respuesta inmunitaria? Aunque los finales por lo general no son una amenaza para la vida, muchos otros estresores, como encontrar suficiente alimento o toparse con depredadores, sí pueden serlo. Puesto que la activación del sistema inmunitario requiere mucha energía y hace que las personas y otros mamíferos se sientan aletargados, la supresión de la respuesta inmunitaria en favor de lidiar con los estresores inmediatos se ha favorecido por selección natural.

Además de sus efectos sobre el metabolismo de glucosa, el cortisol también inhibe la

por qué te enfermas cuando estás estresado?

estudios en seres humanos, han revelado que contaminantes de actividades agrícolas e industriales pueden perturbar la señalización hormonal. Estos “perturbadores endocrinos” con frecuencia imitan o bloquean las acciones de las hormonas sexuales y en consecuencia pueden alterar el desarrollo sexual, como se describe en el “Guardián de la Tierra: Engaño endocrino”.

Las glándulas suprarrenales secretan hormonas que regulan el metabolismo y las respuestas ante el estrés

Las **glándulas suprarrenales** (latín para “sobre el riñón”) constan de dos partes muy diferentes: la corteza suprarrenal y la médula suprarrenal.

La corteza suprarrenal produce hormonas esteroides

La capa exterior de cada glándula suprarrenal es la **corteza suprarrenal**. La corteza secreta tres tipos de hormonas esteroides: glucocorticoides, mineralocorticoides y pequeñas cantidades de testosterona. Como sus nombres implican, los **glucocorticoides** ayudan a controlar el metabolismo de glucosa, mientras que los **mineralocorticoides** regulan el metabolismo de sales.

La liberación de glucocorticoides es estimulada por la hormona adrenocorticotrópica (ACTH) de la hipófisis anterior, que a su vez es estimulada por una hormona liberadora producida por el hipotálamo. Los glucocorticoides se liberan en respuesta a estímulos como estrés, trauma o temperaturas extremas. El **cortisol** es por mucho el glucocorticoide más abundante. El cortisol aumenta los niveles de glucosa en sangre al estimular la producción de glucosa, lo que inhibe la ingesta de glucosa por parte de las células musculares, y promueve el uso de grasas para energía.

Las hormonas mineralocorticoides regulan el contenido de minerales (sales) de la sangre. El mineralocorticoide más importante es la **aldosterona**, que ayuda a controlar las concentraciones de sodio. Los iones de sodio son los iones positivos más abundantes en la sangre y el fluido intersticial. El gradiente de concentración de ión de sodio a través de las membranas plasmáticas (alto en el fluido intersticial, bajo en el citoplasma) es crucial para muchos eventos celulares, incluida la producción de señales eléctricas por parte de las células nerviosas. Si el sodio sanguíneo cae, la corteza suprarrenal libera aldosterona, que hace que los riñones y las glándulas sudoríparas retengan sodio y lo regresen a la sangre. Mientras

tanto, comer ayuda a reabastecer los almacenes de sodio del cuerpo, porque casi todos los alimentos contienen sodio. Cuando la combinación de ingesta de sodio dietético y conservación de sodio inducida por aldosterona regresan las concentraciones de sodio sanguíneo de vuelta a los niveles normales, la secreción de aldosterona se apaga: otro ejemplo de realimentación negativa.

Tanto en hombres como en mujeres, la corteza suprarrenal también produce pequeñas cantidades de la hormona sexual masculina testosterona. Los tumores de la corteza suprarrenal pueden conducir a liberación excesiva de testosterona, lo que produce masculinización de las mujeres.

La médula suprarrenal produce hormonas derivadas de aminoácidos

La **médula suprarrenal** se ubica en el centro de cada glándula suprarrenal. Produce dos hormonas en respuesta a estrés o ejercicio: **epinefrina** y una pequeña cantidad de **norepinefrina** (también llamadas adrenalina y noradrenalina, respectivamente). Estas hormonas preparan al cuerpo para acción de emergencia. Aumentan los ritmos cardíaco y respiratorio y la presión arterial, hacen que se eleven los niveles de glucosa sanguínea, y dirigen el flujo de sangre lejos del tracto digestivo y hacia el cerebro y los músculos. También hacen que los pasos de aire hacia los pulmones se expandan, lo que permite mayores volúmenes de aire entren y salgan de los pulmones. Por esta razón, la epinefrina con frecuencia se administra a las personas cuyas vías aéreas se constriñen, como durante una reacción alérgica o un ataque de asma graves.

La glándula pineal, el timo, los riñones, el sistema digestivo, las células grasas y el corazón también producen hormonas

La **glándula pineal** se ubica entre los dos hemisferios del cerebro (véase la Fig. 38-4). La pineal produce la hormona **melatonina**, un derivado de aminoácido. La melatonina se secreta en un ciclo diario, muy poco durante el día y mucha más durante la noche. En los mamíferos, el ciclo es impulsado por la luz detectada por los ojos. En algunos vertebrados con cráneos delgados traslúcidos, como las ranas, la pineal en sí contiene células fotorreceptoras. En estos animales, la pineal responde directamente a la duración del día. Al responder a las duraciones de día características de diferentes estaciones, la pineal ayuda a regular los ciclos reproductivos de muchos animales.

A pesar de años de investigación, la función de la glándula pineal y de la melatonina en los seres humanos todavía no está bien comprendida. La secreción de melatonina puede influir los ciclos sueño-vigilia. La oscuridad aumenta la producción de melatonina y la luz brillante la inhibe, y existe cierta evidencia de que la secreción de melatonina durante la noche promueve el sueño. En consecuencia, la melatonina en ocasiones se usa como auxiliar del sueño o para superar el *jet lag*, aunque la mayoría de la investigación sugiere que los efectos son bastante pequeños.

El **timo** se ubica en la cavidad torácica detrás del esternón (véase la Fig. 38-4). El timo produce la hormona **timosina**, que estimula el desarrollo de leucocitos especializados (células T) que tienen importantes papeles en la respuesta inmunitaria (véase el Capítulo 37). El timo es grande en niños pero, bajo la influencia de las hormonas sexuales, de manera gradual se reduce de tamaño después de la pubertad. Como resultado, los ancianos producen menos células T nuevas que los jóvenes y, por tanto, son más susceptibles a nuevas enfermedades.



Engaño endocrino

Algunos compuestos orgánicos sintéticos que entran al ambiente imitan o bloquean las acciones de ciertas hormonas, por lo común estrógeno, testosterona o tiroxina. Estos **alteradores endocrinos** incluyen algunos pesticidas, herbicidas, ingredientes en plásticos, retardantes de flama, detergentes, protectores solares y bifenilos policlorados (antiguamente usados en selladores y pinturas y como fluidos aislantes en los transformadores eléctricos). Tal vez el alterador endocrino más potente en el ambiente sea el etinilestradiol, un estrógeno sintético que por lo general se encuentra en las píldoras de control natal.

En la forma más común de alteración endocrina, un químico sintético entra a las células y se liga a receptores de estrógeno. Los alteradores endocrinos ejercen una gran variedad de efectos dañinos, incluidos feminización de machos, masculinización de hembras, cánceres reproductivos, malformación de órganos sexuales, niveles alterados de hormonas en sangre, y reducción de la fertilidad. La feminización de los machos, como testículos anormales y en ocasiones incluso producción de óvulos, es el efecto más común de los alteradores endocrinos estrogénicos.

En uno de los casos mejor conocidos en Estados Unidos, escorrentía agrícola y un derrame de pesticida cerca del lago Apopka en Florida contaminaron el agua del lago con grandes cantidades de varios alteradores endocrinos, incluido el pesticida DDT y sus productos de descomposición. Biólogos de la vida silvestre observaron un alarmante declive en la población de caimanes del lago. Muchos huevos nunca eclosionaron. Los machos tenían estrógeno alto, testosterona baja, penes pequeños y testículos anormales. Las hembras usualmente tenían niveles de estrógeno excepcionalmente elevados y ovarios anormales.

Aunque alarmante, los resultados del lago Apopka fueron el producto de la exposición masiva a alteradores endocrinos. ¿Dosis más pequeñas, que tal vez se encuentran en agua bastante limpia, también tienen efectos dañinos? De hecho pueden tenerlos. En 2003 y 2004, investigadores de la Universidad de Colorado muestrearon un foxino común en Boulder Creek, que corre a través de Boulder, Colorado (**FIG. E38-2**). Descubrieron que corriente arriba del desagüe del drenaje de la ciudad, casi la mitad de los peces eran machos y la mitad eran hembras. Corriente abajo del desagüe, más de 80% de los peces eran hembras. En estudios de laboratorio, los peces machos expuestos a aguas negras de la planta de tratamiento rápidamente se feminizaban. En 2007, la ciudad de Boulder actualizó su planta de tratamiento de aguas negras, y la convirtió a un sistema que usa microbios para digerir más ampliamente moléculas orgánicas, incluidos alteradores endocrinos. Funcionó: un estudio de seguimiento en 2011 descubrió que las aguas negras ya no feminizaban peces.

¿Los alteradores endocrinos son dañinos para las personas? Algunos, como los bifenilos policlorinados, ciertamente lo son. Otros tal vez son dañinos en concentraciones suficientemente altas. Los debates entre toxicólogos, biólogos reproductivos, funcionarios industriales y reguladores gubernamentales se enfocan en varias preguntas: ¿Cuáles son las concentraciones mínimas que afectan a las personas? ¿Dichas concentraciones realmente ocurren en



▲ **FIGURA E38-2 Muestreo de peces en Boulder Creek** Aunque Boulder Creek no parece contaminado, antes contenía químicos que alteraron los sistemas reproductivos de los peces.

las personas? ¿Mezclas de varios alteradores endocrinos, todos en concentraciones muy bajas, pueden acumularse hasta efectos dañinos? ¿Cómo podría probarse de manera definitiva su seguridad o nocividad, dado que no pueden realizarse experimentos con seres humanos?

Algunos alteradores endocrinos conocidos, como DDT y bifenilos policlorados, se han prohibido en la mayoría de los países. Para los alteradores endocrinos sospechosos, la situación es más inquietante. En 2008, Canadá prohibió el uso de un químico llamado bisfenol A (BPA) en los biberones plásticos; la Unión Europea la siguió en 2011. En 2012, en respuesta a preocupaciones de los consumidores, fabricantes en Estados Unidos dejaron de usar BPA en los biberones y vasitos para bebé. Aunque la FDA estadounidense considera al BPA como seguro a los niveles que usualmente se encuentran en los seres humanos, el Programa Nacional de Toxicología de los Institutos Nacionales de Salud de Estados Unidos descubrieron que el BPA amerita “cierta preocupación por los efectos sobre el cerebro, el comportamiento y la próstata en fetos, infantes y niños a las exposiciones humanas actuales”. Es claro que se necesita más investigación. En 2014, la EPA (Agencia de Protección Ambiental) de Estados Unidos comenzó un Programa de Tamizado de Alteradores Endocrinos que examina más de 100 químicos por sus posibles efectos endocrinos.

PENSAMIENTO CRÍTICO Los alteradores endocrinos más frecuentemente se han asociado con efectos reproductivos en peces y anfibios. ¿Por qué estos animales pueden ser más susceptibles que las aves o los mamíferos?

Los riñones liberan **eritropoyetina** cuando el contenido de oxígeno de la sangre es bajo. La eritropoyetina estimula a la médula ósea a aumentar la producción de eritrocitos (véase el Capítulo 33). Los riñones también producen una enzima llamada **renina** en respuestas a presión arterial baja, por ejemplo, después de sangrado intenso por una herida. La renina cataliza la

producción de la hormona **angiotensina** a partir de proteínas en la sangre. La angiotensina eleva la presión arterial al constreñir arteriolas. También estimula la liberación de aldosterona en la corteza suprarrenal, lo que hace que los riñones regresen sodio a la sangre. La alta concentración de sal resultante atrae y retiene agua, lo que aumenta el volumen y la presión sanguíneos.

El estómago y el intestino delgado producen numerosas hormonas peptídicas, incluidas gastrina, ghrelina, secretina y colecistoquinina (véase el Capítulo 35). Estas hormonas regulan varios aspectos de la nutrición, como la secreción de enzimas digestivas, el movimiento de alimentos dentro del estómago y el intestino delgado, y las sensaciones de hambre y saciedad.

Las células grasas liberan la hormona peptídica **leptina**: mientras más grasa tenga almacenada el cuerpo, más leptina se libera. Los ratones mutantes que no pueden producir leptina comen mucho, tienen tasas metabólicas bajas y se vuelven obesos (**FIG. 38-11**). También desarrollan muchos de los síntomas de la diabetes tipo 2, incluidos alta glucosa sanguínea. Inyectarlos con leptina los hace perder peso y ayuda a restaurar los niveles normales de glucosa en sangre.

Al trabajar en conjunto con algunas otras hormonas, como tiroxina e insulina, ghrelina y leptina controlan el apetito, la tasa metabólica y el almacenamiento de grasas. La ghrelina se libera cuando el estómago está vacío. La ghrelina estimula el hambre y el comer, lo cual tiende a aumentar el peso corporal y el almacenamiento de grasa. La leptina se libera cuando los depósitos de grasa son elevados. La leptina reduce el hambre y aumenta la tasa metabólica, lo cual tiende a reducir el peso corporal y el almacenamiento de grasa. Por tanto, podrías pensar que dar leptina a las personas con sobrepeso sería un poderoso auxiliar para la pérdida de peso. Por desgracia, los efectos reductores del apetito de la leptina elevada son menores comparados con los efectos estimulantes del apetito de la leptina baja. De hecho, muchas personas obesas tienen altos niveles de leptina pero parecen ser insensibles a ello.

El corazón libera una hormona, **péptido natriurético auricular (ANP)**, que ayuda a regular el volumen y la presión sanguíneos. Si el volumen de sangre es muy alto (por ejemplo,



▲ **FIGURA 38-11 La leptina ayuda a regular la grasa corporal** El ratón a la izquierda tiene una mutación que detiene la producción de la hormona leptina.

si bebes demasiada agua) la aurícula se llena demasiado, lo cual estira sus paredes y estimula la liberación de ANP. ANP inhibe la liberación de HAD y aldosterona y aumenta la excreción de sodio. Al reducir la reabsorción de agua y sales por los riñones, ANP ayuda a bajar el volumen sanguíneo.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- mencionar las principales glándulas endocrinas de los mamíferos, sus ubicaciones en el cuerpo, las principales hormonas que producen, y ofrecer ejemplos de al menos un efecto de cada hormona?
- explicar cómo la realimentación negativa regula la secreción y las acciones de tiroxina, oxitocina e insulina?

ESTUDIO DE CASO / OTRO VISTAZO

Resistencia a la insulina

La diabetes tipo 2 es un problema creciente en Estados Unidos. Aumenta la incidencia de las enfermedades cardiovasculares, que casi se ha duplicado durante los últimos 20 años. La mayoría de las personas con diabetes tipo 2 tienen sobrepeso antes de desarrollar diabetes, y ya tienen niveles sanguíneos altos de triglicéridos y colesterol (en especial de lipoproteína de baja densidad, o LDL, el colesterol “malo”). Una vez la persona desarrolla diabetes tipo 2, la resistencia a la insulina interfiere con el metabolismo de lípidos, lo que aumenta aún más los triglicéridos y el LDL en la sangre. Algunas de estas grasas y colesterol se asientan en los vasos sanguíneos, y forman placas.

Las placas reducen el diámetro de las arterias y aumentan la resistencia al flujo sanguíneo, lo que produce hipertensión. La hipertensión en sí, al dañar vasos sanguíneos, también puede promover formación de placa. Por ende, la diabetes puede establecer un ciclo de realimentación positivo: aumento en formación de placa → hipertensión → más formación de placa → todavía mayor hipertensión. Con mucha frecuencia, sólo un ataque al corazón o ictus terminan con esta realimentación positiva, al terminar la vida. Casi 65% de las personas con diabetes mueren por enfermedad cardiovascular o ictus.

La pérdida de peso y el ejercicio son los tratamientos usuales de primera línea para la diabetes tipo 2. La reducción de grasa corporal disminuye las concentraciones sanguíneas de ácidos grasos que pueden provocar resistencia a la insulina. Incluso un solo episodio de ejercicio moderado aumenta enormemente la sensibilidad a la

insulina y la ingesta de glucosa en los músculos. Lo que es más, la sensibilidad a la insulina permanece elevada durante dos a tres días después del ejercicio, de modo que ejercitarse dos o tres veces por semana puede hacer una gran diferencia. El entrenamiento de peso aumenta la masa muscular, lo que mejora aún más la ingesta de glucosa desde la sangre. Si el ejercicio y la pérdida de peso fracasan, por lo general se prescribe un medicamento llamado metformina. La metformina reduce la producción de glucosa por parte del hígado y aumenta la sensibilidad a la insulina en muchas células.

Por fortuna, el médico de Randy Jackson diagnosticó a tiempo su diabetes tipo 2. Gracias a una mejor dieta, cirugía de bypass gástrico (véase el Capítulo 35) y ejercicio, Jackson perdió más de 50 kilos. Se convirtió en vocero del programa “Heart of Diabetes” (Corazón de la diabetes) de la Asociación Estadounidense del Corazón, e intenta ayudar a otros a reconocer los síntomas tempranos de la diabetes y entrar en acción.

CONSIDERA ESTO En los cuerpos sanos, la realimentación negativa es más común que la realimentación positiva. Sin embargo, en la diabetes tipo 2, la realimentación positiva tiene un importante papel. Investiga otros trastornos humanos, incluidas enfermedades infecciosas y trastornos del “estilo de vida” como drogadicción o alcoholismo, en busca de realimentación positiva. ¿Cómo la realimentación positiva conduce al declive de la salud, y acaso incluso a la muerte?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

38.1 ¿Cómo se comunican las células animales?

En los organismos multicelulares, la comunicación entre células ocurre a través de uniones comunicantes que ligan directamente las células, mediante difusión de químicos hacia células cercanas, o mediante transporte de químicos dentro del torrente sanguíneo (hormonas endocrinas). Un mensajero químico actúa sólo sobre células diana que portan receptores que pueden ligarse a la molécula mensajera y disparar una respuesta en la célula. Las hormonas endocrinas vertebradas se producen en glándulas incrustadas en lechos capilares. Las hormonas se secretan en el fluido intersticial, se difunden en los capilares y se transportan en el torrente sanguíneo hacia otras partes del cuerpo, donde se ligan a receptores sobre células diana y ejercen sus efectos.

38.2 ¿Cómo producen sus efectos las hormonas endocrinas?

Las hormonas endocrinas vertebradas caen en una de tres clases: peptídicas, derivadas de aminoácidos y esteroides. La mayoría de las hormonas actúan sobre sus células diana en una de dos formas: (1) las hormonas esteroides por lo general se difunden a través de la membrana plasmática de una célula diana y se ligan a receptores dentro de la célula. El complejo hormona-receptor cambia la transcripción de genes específicos. La tiroxina también se transporta a través de la membrana plasmática hacia una célula, donde se liga a receptores y cambia la transcripción de genes. (2) Las hormonas peptídicas y las derivadas de aminoácidos se ligan a receptores sobre la superficie de una célula diana y provocan la síntesis de mensajeros secundarios intracelulares, como el AMP cíclico, que luego alteran el metabolismo de la célula o cambian la tasa de transcripción de genes específicos, o ambos.

La acción hormonal usualmente está regulada por realimentación negativa, un proceso en el cual una hormona produce cambios que inhiben aún más secreción de dicha hormona. En casos raros, como en el parto, la liberación de hormonas puede controlarse de manera temporal mediante realimentación positiva.

38.3 ¿Cuáles son las estructuras y funciones del sistema endocrino de los mamíferos?

Las principales glándulas endocrinas del cuerpo humano son el complejo hipotálamo-hipófisis, las glándulas tiroides y paratiroides, el páncreas, los órganos sexuales y las glándulas suprarrenales. En la Tabla 38-2 se resumen las hormonas liberadas por estas glándulas y sus acciones. Otras estructuras que producen hormonas incluyen la glándula pineal, el timo, los riñones, el tracto digestivo, las células grasas y el corazón.

Términos clave

adenosín monofosfato cíclico (AMP cíclico) 719	alterador endocrino 729
aldosterona 728	andrógeno 726
	angiotensina 729

bocio 724	hormona foliculoestimulante (FSH) 722
calcitonina 725	hormona inhibidora 723
célula de islote 725	hormona liberadora 723
célula diana 716	hormona local 717
célula neurosecretora 722	hormona luteinizante (LH) 722
comunicación endocrina 717	hormona paratiroidea 725
comunicación paracrina 717	hormona peptídica 718
comunicación sináptica 716	insulina 725
corteza suprarrenal 728	leptina 730
cortisol 728	médula suprarrenal 728
diabetes mellitus 715	melatonina 728
epinefrina 728	mensajero secundario 718
eritropoyetina 728	mineralocorticoide 728
estrógeno 726	neurotransmisor 716
glándula endocrina 717	norepinefrina 728
glándula paratiroides 724	ovario 726
glándula pineal 728	oxitocina 723
glándula suprarrenal 728	páncreas 725
glándula tiroides 724	péptido natriurético auricular (ANP) 730
glucagón 725	progesterona 726
glucocorticoide 728	prolactina (PRL) 722
hipófisis 722	prostaglandina 717
hipófisis anterior 722	realimentación negativa 719
hipófisis posterior 722	realimentación positiva 720
hipotálamo 722	receptor 716
hormona 717	sistema endocrino 720
hormona adrenocorticotrópica (ACTH) 722	testículo 726
hormona antidiurética (HAD) 723	testosterona 726
hormona del crecimiento (GH) 722	timo 728
hormona derivada de aminoácido 718	timosina 728
hormona endocrina 717	tiroxina 724
hormona esteroide 718	
hormona estimulante de tiroides (TSH) 722	

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- Las células neurosecretoras en el hipotálamo
 - liberan hormona del crecimiento y prolactina.
 - liberan hormonas que controlan la secreción de hormonas por las células en la hipófisis posterior.
 - producen hormonas que regulan la reabsorción de agua en el riñón.
 - producen hormonas que estimulan la ingesta de glucosa por las células musculares.
- La respuesta de una célula diana a una hormona depende de
 - el receptor en la célula diana que liga la hormona.
 - cuáles mensajeros secundarios se activan en la célula.
 - el tipo de célula.
 - todos estos factores.

3. Las hormonas esteroideas incluyen
 - a. testosterona.
 - b. hormona del crecimiento.
 - c. melatonina.
 - d. testosterona, hormona del crecimiento y melatonina.
4. Las hormonas peptídicas
 - a. por lo general se ligan a receptores en el citoplasma de una célula diana.
 - b. por lo general se ligan a receptores sobre la superficie de una célula diana.
 - c. siempre activan transcripción de genes en sus células diana.
 - d. nunca activan transcripción de genes en sus células diana.
5. En la realimentación negativa
 - a. un cambio provoca respuestas que contrarrestan el cambio.
 - b. una respuesta a un cambio daña al cuerpo.
 - c. un cambio produce una respuesta que aumenta el cambio.
 - d. una respuesta a un cambio altera permanentemente al cuerpo.

Llena los espacios

1. Las hormonas endocrinas son moléculas liberadas por las células que son partes de _____. Estas células están incrustadas en lechos capilares, de modo que las hormonas entran al torrente sanguíneo y se mueven a través del cuerpo. Sólo células específicas del cuerpo, llamadas _____, pueden responder a alguna hormona dada, porque sólo dichas células portan proteínas, llamadas _____.
2. La mayor parte de las hormonas endocrinas caen en tres clases químicas: _____, _____ y _____. _____ y _____ son principalmente solubles en agua y se ligan a receptores sobre las superficies de las células. Estas por lo general estimulan la síntesis de moléculas intracelulares llamadas _____, que activan enzimas y cambian el metabolismo de la célula. _____ son solubles en lípido y se ligan a receptores en el citoplasma o núcleo. El complejo hormona-receptor usualmente se liga a ADN y produce _____.
3. Una parte del cerebro llamada _____ controla la actividad de la hipófisis. Células nerviosas especializadas en esta área cerebral, llamadas _____, liberan las hormonas _____ o _____ desde las terminaciones de sus axones en la hipófisis posterior.
4. Las principales hormonas producidas por la hipófisis anterior son (en cualquier orden): _____, _____, _____ y _____.
5. El páncreas libera la hormona _____ cuando los niveles de glucosa sanguínea se vuelven muy altos; hace que muchas células del cuerpo tomen glucosa. Cuando el páncreas

produce muy poca de esta hormona, o las células corporales no pueden responder a ella, se produce un trastorno llamado _____. _____ se libera cuando los niveles de glucosa sanguínea se vuelven muy bajos; ello hace que el hígado descomponga la molécula de almacenamiento parecido a almidón _____ y libera glucosa en la sangre.

6. Los órganos sexuales masculinos, llamados _____, liberan la hormona sexual _____. Los órganos sexuales femeninos, llamados _____, liberan dos hormonas, _____ y _____.
7. La corteza suprarrenal libera tres tipos principales de hormonas esteroideas: _____, _____ y _____. La médula suprarrenal libera las hormonas derivadas de aminoácido _____ y _____.

Preguntas de repaso

1. ¿Cuál clase química de hormonas por lo general se une a receptores de membrana sobre células diana? ¿Por lo común qué eventos celulares le siguen?
2. ¿Cuál clase química de hormonas por lo general se liga a receptores dentro de las células diana? ¿Usualmente qué eventos celulares le siguen?
3. ¿Cuáles son las principales glándulas endocrinas en el cuerpo humano y dónde se ubican?
4. Describe la estructura y el funcionamiento del complejo hipotálamo-pituitaria. Describe cómo las hormonas liberadoras regulan la secreción de hormonas por parte de las células de la hipófisis anterior. Menciona las hormonas de la hipófisis anterior y ofrece una función de cada una.
5. Describe cómo las hormonas del páncreas actúan en conjunto para regular la concentración de glucosa en la sangre.
6. Compara la corteza suprarrenal y la médula suprarrenal al responder las siguientes preguntas: ¿dónde se ubican dentro de las glándulas suprarrenales? ¿Cuáles hormonas producen? ¿Hacia cuáles órganos se dirigen sus hormonas?

Aplicación de conceptos

1. Una investigadora estudiante decide realizar un experimento acerca del efecto de la glándula tiroides sobre la metamorfosis de la rana. Ella utiliza tres peceras con renacuajos. Agrega tiroxina al agua de una, la droga tiouracilo a una segunda, y nada a la tercera. El tiouracilo destruye tiroxina. Si supones que la estudiante usa concentraciones adecuadas, predice qué ocurrirá.
2. Sugiere una hipótesis acerca del sistema endocrino para explicar por qué muchas aves ponen sus huevos en la primavera. ¿Por qué las granjas avícolas que producen huevos con frecuencia mantienen encendida la luz durante la noche en sus gallineros?

39 EL SISTEMA NERVIOSO



Amor: ¿“Un fuego que brilla en los ojos de los amantes... una locura razonable al extremo”, o sólo la mezcla correcta de químicos en los cerebros de los amantes? (Inserto) La investigación acerca de topillos de la pradera ofrece entendimiento acerca de la base neuroquímica del amor.

ESTUDIO DE CASO

¿Cómo te amo?

“Pero, ¡calla! ¿Qué luz brota por aquella ventana?”

Es el oriente, y Julieta es el Sol.”

*—Romeo y Julieta,
acto II, escena II*

ROMEO Y JULIETA DE SHAKESPEARE representa de manera dramática el poder del amor romántico, por el cual dos amantes adolescentes desafían a sus familias, arriesgan sus fortunas y sus futuros, y a final de cuentas dan sus vidas. Desde luego, el romance no es la única manifestación del amor. El amor de una madre por su hijo es igual de fuerte. Las personas también están dispuestas a morir por el amor a Dios, los amigos o el país. Así que, ¿qué es el amor?, ¿todos estos tipos de amor son distintos o están relacionados? ¿Qué ocurre en el encéfalo cuando dos amantes se reúnen, o una madre acuna a su hijo? De todas maneras, nadie lo sabe con certeza... no en las personas. De forma sorprendente, los neurocientíficos saben mucho acerca del amor o, al menos, del apareamiento y el sexo, en un pequeño roedor llamado topillo de la pradera.

Si Julieta hubiera sido un topillo de la pradera, su primer encuentro con Romeo habría liberado un flujo de oxitocina, la misma hormona que produce las contracciones uterinas durante el parto. La oxitocina se habría ligado a receptores en algunas pequeñas áreas de su encéfalo, lo que habría hecho que células nerviosas liberaran dopamina, con frecuencia llamada el químico de recompensa. Ella habría sentido algo maravilloso. Lo que es más, habría vinculado dicho sentimiento eufórico con Romeo. En un topillo Romeo, algunas de las moléculas y regiones encefálicas habrían diferido, pero el resultado final habría sido similar: un flujo de dopamina, dándole el empujón final y haciéndole creer que podría lograr dicho sentimiento de nuevo sólo con Julieta. De modo que los dos topillos se habrían apareado de por vida. Habrían construido un nido juntos y criado a sus crías.

¿Cómo un topillo, o Romeo si vamos al caso, percibe ese objeto de pie frente a él como una pareja potencial, y no como alimento o un depredador? ¿Cómo los animales responden a los estímulos con comportamientos adecuados como cortejar, anidar, comer o huir? Las respuestas se encuentran en el sistema nervioso.

DE UN VISTAZO

39.1 ¿Cuáles son las estructuras y funciones de las neuronas?

39.2 ¿Cómo producen y transmiten información las neuronas?

39.3 ¿Cómo procesa la información y controla el comportamiento el sistema nervioso?

39.4 ¿Cómo está organizado el sistema nervioso?

39.5 ¿Cuáles son las estructuras y funciones del sistema nervioso humano?

39.1 ¿CUÁLES SON LAS ESTRUCTURAS Y FUNCIONES DE LAS NEURONAS?

El sistema nervioso contiene dos tipos principales de células: **neuronas**, con frecuencia llamadas células nerviosas, y **glía**. Las neuronas son las células que realizan las principales tareas de todos los sistemas nerviosos: reciben, procesan y transmiten información y controlan los movimientos del cuerpo. La glía ayuda al funcionamiento neuronal al proporcionar nutrientes, regular la composición del fluido intersticial que baña las neuronas, proteger contra infecciones, ayudar a reparar los daños, afinar la comunicación entre neuronas, y acelerar el movimiento de las

señales eléctricas dentro de las neuronas. Algunas gliales también guían las células nerviosas hacia sus lugares adecuados en el cerebro durante el desarrollo. Aunque el sistema nervioso no podría funcionar sin glía, este capítulo se enfocará en la estructura y el funcionamiento de las neuronas.

Las funciones de una neurona se localizan en partes separadas de la célula

Una neurona es una célula muy especializada. Una neurona típica incluye cuatro estructuras principales: dendritas, cuerpo celular, axón y terminales sinápticas (**FIG. 39-1**). Estas cuatro estructuras realizan las cuatro funciones principales de una neurona:

1. Recibir información del ambiente interno o externo o de otras neuronas.
2. Procesar esta información, con frecuencia junto con información proveniente de otras fuentes, y producir una señal eléctrica.
3. Conducir la señal eléctrica, en ocasiones a través de una distancia considerable, hacia una unión donde la neurona encuentra otra célula.
4. Transmitir información hacia otras células, como otras neuronas o las células de músculos o glándulas.

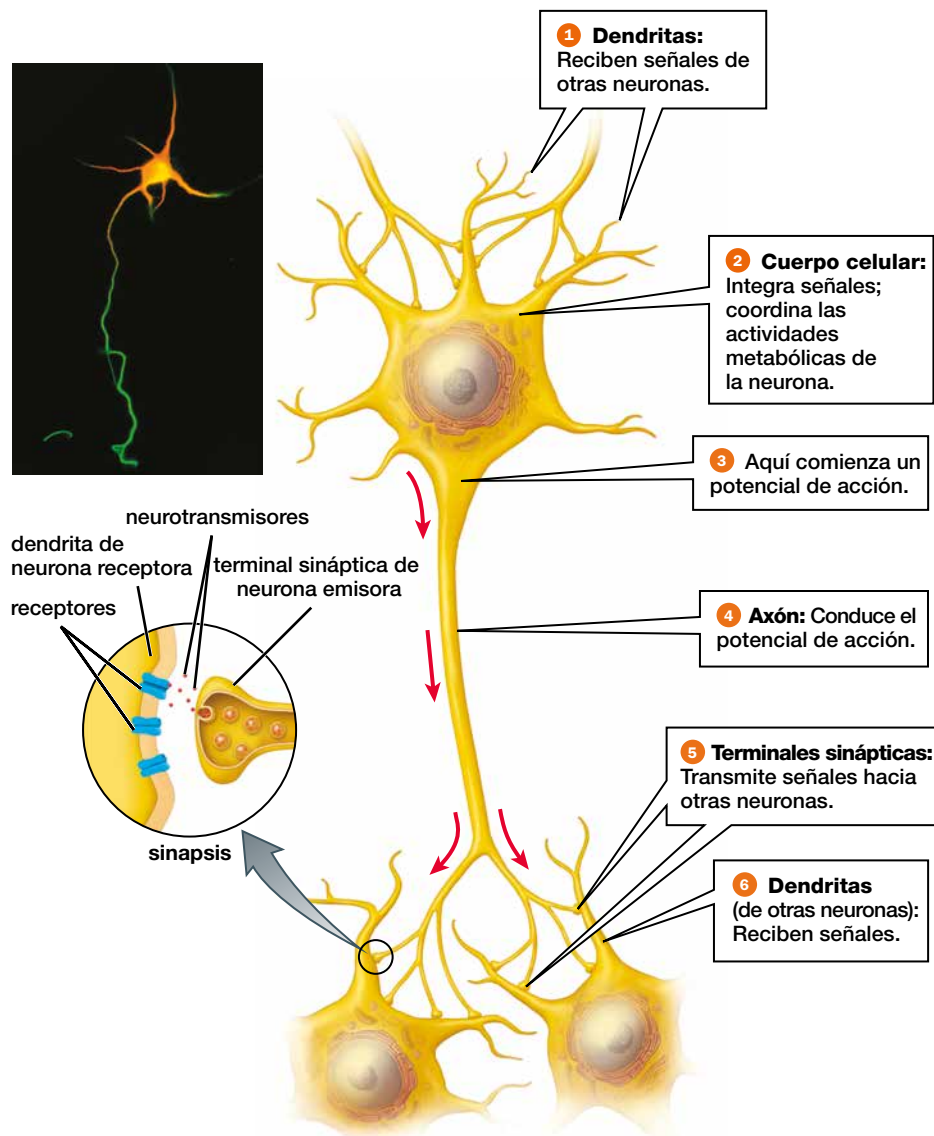


FIGURA 39-1 Una neurona, sus partes especializadas y sus funciones Las flechas rojas indican potenciales de acción que se mueven desde el cuerpo celular hacia el axón hacia las terminales sinápticas.

TABLA 39-1 Algunos neurotransmisores importantes

Neurotransmisor	Ubicación en el sistema nervioso	Algunas funciones principales
Acetilcolina	Sinapsis motoneurona-músculo; sistema nervioso autónomo, muchas áreas del encéfalo	Activa los músculos esqueléticos; activa los órganos diana del sistema nervioso parasimpático
Dopamina	Mesencéfalo	Importante en las emociones, recompensas, y el control de movimientos
Norepinefrina (noradrenalina)	Sistema nervioso simpático	Activa órganos diana del sistema nervioso simpático
Serotonina	Mesencéfalo, protuberancia (puente de Varolio) y bulbo raquídeo	Influye en el estado de ánimo y el sueño
Glutamato	Muchas áreas del encéfalo y la médula espinal	Principal neurotransmisor excitatorio en el SNC
Glicina	Médula espinal	Principal neurotransmisor inhibitorio en la médula espinal
GABA (ácido gamma-aminobutírico)	Muchas áreas del encéfalo y médula espinal	Principal neurotransmisor inhibitorio en el encéfalo
Endorfinas	Muchas áreas del encéfalo y médula espinal	Influye el estado de ánimo, reduce las sensaciones de dolor
Óxido nítrico	Muchas áreas del encéfalo	Importante en la formación de recuerdos

Las dendritas reciben información

Las **dendritas**, zarcillos ramificados que sobresalen del cuerpo celular, realizan la función de “recibir información” ①. Las dendritas ofrecen una gran área superficial para recibir señales, ya sea del ambiente o de otras neuronas. Las dendritas de las neuronas sensoriales producen señales eléctricas en respuesta a estímulos específicos provenientes del ambiente interno, como temperatura corporal o pH sanguíneo, o desde el ambiente externo, como tacto, olor, calor o frío. Las dendritas de las neuronas en el encéfalo y la médula espinal por lo general responden a químicos, llamados **neurotransmisores**, que liberan otras neuronas. La **TABLA 39-1** menciona neurotransmisores importantes y algunas de sus funciones.

El cuerpo celular procesa señales provenientes de las dendritas

Las señales eléctricas viajan por las dendritas y convergen en el **cuerpo celular** de la neurona, que realiza la función de “procesar información” ②. El cuerpo celular suma las señales eléctricas que recibe de las dendritas. Como verás más adelante, algunas de estas señales son positivas y otras, negativas. Si su suma es suficientemente positiva, la neurona producirá una gran señal eléctrica rápida llamada **potencial de acción** ③. El cuerpo celular de la neurona también contiene organelos, como el núcleo, mitocondrias, retículo endoplasmático y aparato de Golgi, y realiza actividades celulares comunes, como sintetizar moléculas complejas y coordinar el metabolismo de la célula.

El axón conduce potenciales de acción a largas distancias

En una neurona típica, una larga hebra delgada llamada **axón** se extiende hacia afuera del cuerpo celular. El axón realiza la función de “conducir señales” mediante potenciales de acción conductores desde el cuerpo celular hacia el extremo del axón ④, donde contacta otras células. Algunas neuronas tienen axones que se estiran desde su médula espinal hacia los dedos de tus pies, una distancia de aproximadamente un metro, lo que hace a estas neuronas las células más largas del cuerpo. Los axones se agrupan, en forma muy parecida a los alambres en un cable eléctrico, para formar **nervios**. En los vertebrados, los nervios salen

desde el encéfalo y la médula espinal y se extienden hacia todas las regiones del cuerpo.

En las sinapsis, las señales se transmiten de una célula a otra

Una neurona transmite información hacia otra célula en un sitio llamado **sinapsis** (véase el dibujo agrandado de una sinapsis en la Fig. 39-1). Una sinapsis típica consta de la **terminal sináptica** ⑤, que es una inflamación en el extremo de un axón de la neurona “emisora”; una célula “receptora” (por lo general una célula muscular, una célula glandular o, con más frecuencia, las dendritas de otra neurona ⑥); y una pequeña brecha que separa a las dos. La mayoría de las terminales sinápticas contienen neurotransmisores que se liberan en respuesta a un potencial de acción que llega a la terminal. Los neurotransmisores se difunden a través de la brecha, se ligan a receptores en la membrana plasmática de la neurona receptora, y estimulan una respuesta en esta célula. Por tanto, en una sinapsis, la salida de la primera célula se convierte en la entrada de la segunda célula.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

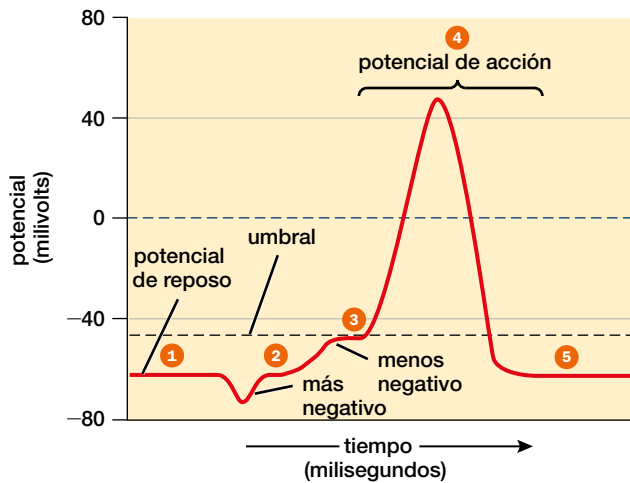
- describir la estructura de una neurona típica?
- explicar las funciones de cada parte de una neurona?

39.2 ¿CÓMO PRODUCEN Y TRANSMITEN INFORMACIÓN LAS NEURONAS?

Como regla general, la información se transporta *dentro* de una neurona mediante señales eléctricas, y se transmite *entre* neuronas mediante neurotransmisores liberados de una neurona y recibidos por otra.

La información dentro de una neurona se transporta mediante señales eléctricas

Una neurona inactiva mantiene un voltaje eléctrico constante, o potencial, a través de su membrana plasmática, similar al voltaje a través de los polos de una batería (**FIG. 39-2** ①). Este voltaje,



▲ **FIGURA 39-2** Eventos eléctricos en una neurona

llamado **potencial de reposo**, siempre es negativo dentro de la célula y varía de más o menos -40 a -90 milivoltios (mV; milésimas de volt).

Si una neurona se estimula, el voltaje dentro de ella puede volverse o más negativo o menos negativo (2). Si el potencial se vuelve suficientemente menos negativo, alcanza un nivel llamado **umbral** (3) y dispara un potencial de acción (4). Durante un potencial de acción, el voltaje de la neurona se eleva con rapidez hasta alrededor de $+50$ mV. Un potencial de acción dura algunos milisegundos (milésimas de segundo) antes de que se restaure el potencial de reposo de la célula (5).

Las membranas plasmáticas de los axones están especializadas para conducir potenciales de acción desde el cuerpo celular de una neurona hacia las terminales sinápticas del axón. A diferencia de los voltajes eléctricos en los alambres metálicos, que se vuelven más pequeños mientras más lejos viajan, los potenciales de acción se conducen desde el cuerpo celular hacia la terminal del axón sin cambio en voltaje. En el “Con más detalle:

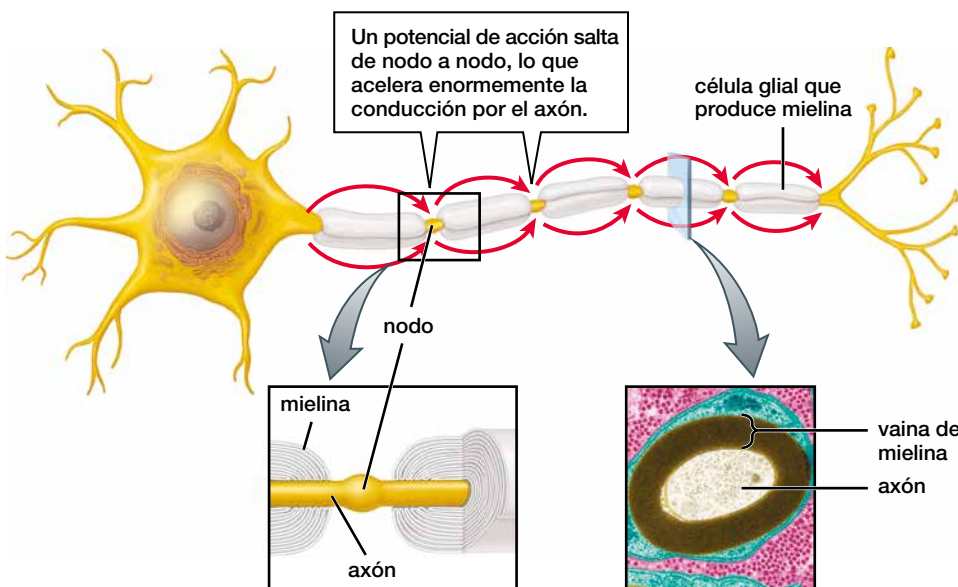
Señalamiento eléctrico en las neuronas” de la página 738 se examinan los mecanismos celulares de los potenciales de reposo y de acción.

La mielina acelera la conducción de los potenciales de acción

Cuán rápido viaja un potencial de acción varía mucho entre los axones. En general, mientras más grueso es el axón, más rápido es el potencial de acción. Sin embargo, una forma más efectiva de acelerar la conducción es cubrir el axón con un aislamiento graso llamado **mielina** (FIG. 39-3). La mielina se forma mediante células gliales que se enrollan alrededor del axón. Cada enrollado de mielina cubre de 0.2 a 2 milímetros de axón, lo que deja en medio segmentos cortos de axón desnudo, llamados nodos. En un axón sin cubierta de mielina, los potenciales de acción viajan de manera continua pero muy lentamente, por lo general de uno a dos metros por segundo. En contraste, los potenciales de acción en los axones mielinizados “saltan” rápidamente de nodo a nodo. En algunos axones mielinizados, los potenciales de acción se mueven tan rápido como 100 metros por segundo.

En las sinapsis, las neuronas usan químicos para comunicarse entre ellas

Piensa en un potencial de acción como en un paquete de información que se mueve por un axón. Una vez que la información llega a la terminal sináptica, debe transmitirse hacia otra célula, ya sea otra neurona o una célula en un músculo o glándula. En las *sinapsis eléctricas*, la actividad eléctrica puede pasar directamente de neurona a neurona a través de uniones comunicantes que conectan los interiores de las células (véase el Capítulo 5). Aunque las sinapsis eléctricas ocurren en muchos lugares del sistema nervioso, con más frecuencia las neuronas usan químicos para transmitir información hacia otras células. La discusión se confinará a estas *sinapsis químicas*.



◀ **FIGURA 39-3** Un axón mielinizado

Muchos axones vertebrados están cubiertos con mielina aislante. Los potenciales de acción ocurren sólo en los nodos entre cada enrollamiento de mielina, que parece “saltar” de nodo a nodo (flechas rojas), casi sin emplear tiempo para viajar bajo la mielina.

En lenguaje ordinario, la palabra “transmitir” significa “enviar algo”, y eso es lo que ocurre en una sinapsis (**FIG. 39-4**). Dos neuronas en realidad no se tocan en una sinapsis: una pequeña brecha, la **hendidura sináptica**, separa la **neurona presináptica** emisora de la **neurona postsináptica** receptora. La neurona presináptica envía moléculas neurotransmisoras a través de la brecha hacia la neurona postsináptica.

La comunicación entre neuronas comienza con un potencial de acción en una neurona presináptica, que por lo general comienza cerca del cuerpo celular ❶ y viaja por el axón hasta que llega a una terminal sináptica ❷. La terminal sináptica contiene montones de pequeños sacos, llamados vesículas, cada una llena con moléculas neurotransmisoras. Cuando el potencial de acción invade la terminal sináptica, el interior de la terminal adquiere carga positiva, lo que dispara una cascada de cambios que hace que algunas vesículas liberen neurotransmisores en la hendidura sináptica ❸. Las moléculas neurotransmisoras se difunden a través de la hendidura y se ligan a proteínas receptoras en la membrana plasmática de la neurona postsináptica ❹.

Las sinapsis producen potenciales postsinápticos inhibidores o excitatorios

En la mayoría de las sinapsis, las proteínas receptoras sobre la neurona postsináptica controlan canales iónicos que abarcan la membrana plasmática de la neurona. Cuando las moléculas neurotransmisoras se ligan a estas proteínas receptoras, abren estos canales. Dependiendo de cuáles canales se asocien con un receptor particular, iones como sodio (Na^+), potasio (K^+), calcio (Ca^{2+}) o cloro (Cl^-) pueden moverse a través de los canales ❺, lo que produce un pequeño breve cambio en voltaje, llamado **potencial postsináptico (PPS)**.

Los PPS difieren de los potenciales de acción en tres formas principales. Primera, los PPS varían en voltaje, dependiendo de muchos factores, como la cantidad y el tipo de transmisor liberado por la neurona presináptica. Segunda, los PPS disminuyen con la distancia, de modo que un PPS producido en una dendrita tendrá un voltaje menor para cuando llegue al cuerpo celular. Tercera, los PPS pueden hacer a una neurona o más negativa o menos negativa. Si la neurona postsináptica se vuelve más negativa (la desviación descendente en la figura 39-2 ❶), su potencial

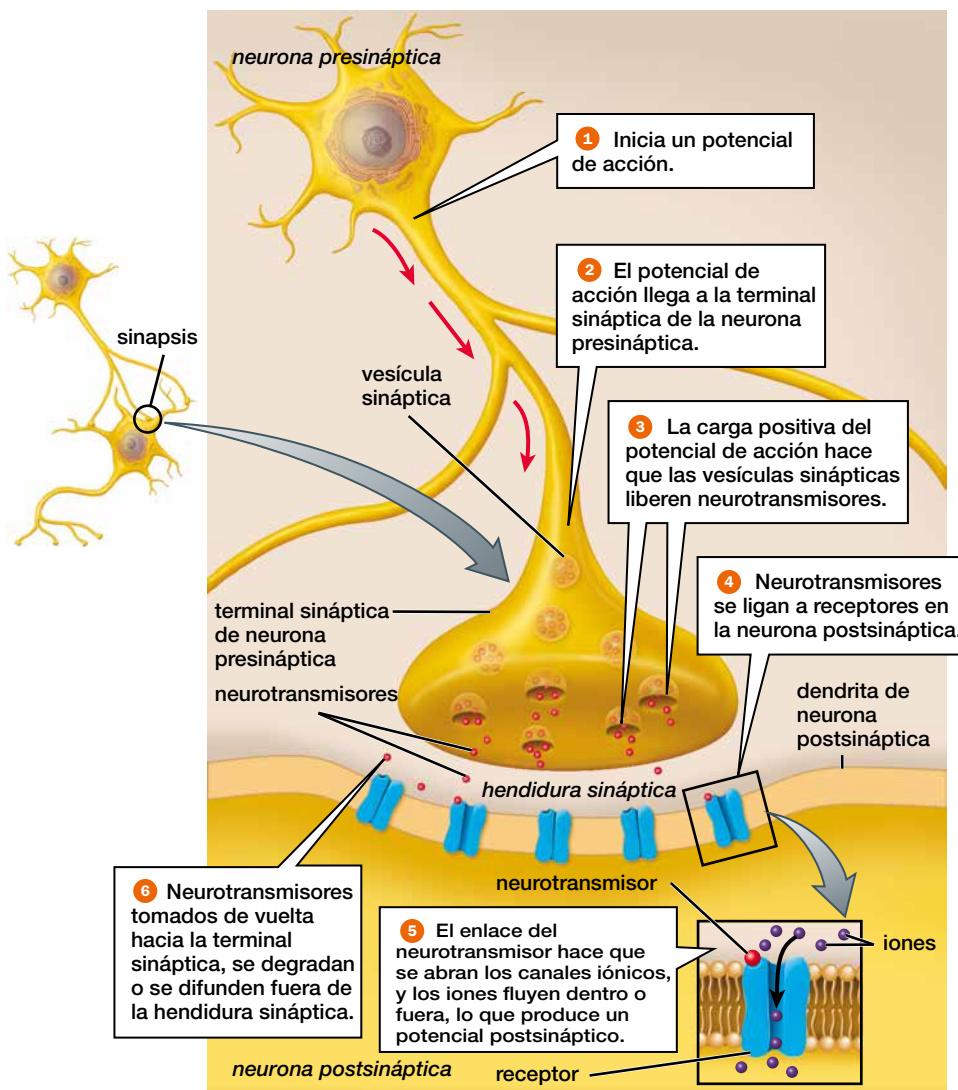
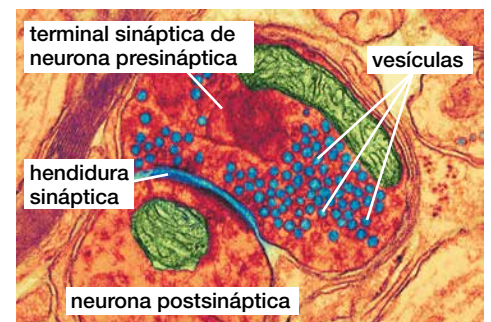


FIGURA 39-4 Estructura y función de una sinapsis La micrografía electrónica muestra una sinapsis entre dos neuronas en el encéfalo.

PENSAMIENTO CRÍTICO Imagina un experimento en el cual las neuronas aquí mostradas estén bañadas con una solución que contenga un veneno nervioso. La neurona presináptica es estimulada y produce un potencial de acción, pero éste no resulta en un PPS en la neurona postsináptica. Cuando el experimentador agrega algún neurotransmisor a la sinapsis, la neurona postsináptica sigue sin producir PPS. ¿Cómo actúa el veneno para interrumpir la función nerviosa?



CON MÁS DETALLE | Señalamiento eléctrico en las neuronas

La permeabilidad al potasio produce el potencial de reposo

El potencial de reposo de una neurona se basa en un equilibrio entre gradientes químicos y eléctricos a través de su membrana plasmática, la cual es selectivamente permeable a iones específicos. El citoplasma de una neurona contiene una alta concentración de iones de potasio con carga positiva (K^+) y grandes moléculas orgánicas con carga negativa como ATP y proteínas (**FIG. E39-1a**, abajo). El fluido intersticial afuera de la neurona contiene altas concentraciones de iones de sodio con carga positiva (Na^+) e iones de cloro con carga negativa (Cl^-). Los gradientes de concentración de Na^+ y K^+ se mantienen mediante una proteína de transporte activo en la membrana plasmática llamada **bomba sodio-potasio (Na^+-K^+)**, que bombea K^+ adentro y Na^+ afuera de la célula.

En una neurona no estimulada, sólo K^+ puede cruzar la membrana plasmática, al viajar a través de proteínas de membrana llamadas canales K^+ de reposo (véase Fig. E39-1a, abajo). En la membrana también existen canales con puertas de voltaje y K^+ ; como su nombre sugiere, tienen “compuertas” en sus canales que se abren o cierran por el voltaje a través de la membrana plasmática. En una neurona no estimulada, estos canales con puertas de voltaje están cerrados. En un momento se describirá su función.

La concentración de K^+ es mayor dentro de la célula que afuera, de modo que K^+ se difunde fuera de la célula a través de los canales K^+ de reposo. Los iones orgánicos con carga negativa se dejan atrás en el citoplasma. Conforme sale K^+ con carga positiva, el interior de la célula se vuelve cada vez más negativo. K^+ se atrae eléctricamente por este voltaje negativo. Con

el tiempo, el voltaje negativo dentro de la célula se vuelve tan grande como para que la tasa de difusión de salida de K^+ , impulsada por su gradiente de concentración, se equilibre con la tasa de K^+ que se lleva de vuelta adentro mediante atracción eléctrica. El voltaje eléctrico resultante es el potencial de reposo de la neurona.

Los cambios en la permeabilidad al sodio y al potasio producen un potencial de acción

Los potenciales de acción se disparan cuando una neurona se estimula, o mediante entradas sensoriales o a través de las acciones de neurotransmisores liberados en la sinapsis, de modo que el potencial de reposo se vuelve menos negativo y alcanza el voltaje umbral (alrededor de 10 a 20 mV menos negativo que el potencial de reposo). En el umbral, se abren los canales Na^+ con puerta de voltaje. Puesto que existe una concentración mucho mayor de Na^+ afuera de la neurona que adentro, Na^+ se difunde con rapidez hacia la neurona, lo que vuelve positivo el interior (**FIG. E39-1b**).

Los canales Na^+ con puertas de voltaje permanecen abiertos poco tiempo y luego se cierran. Mientras tanto, se abren los canales K^+ con puertas de voltaje, lo que permite a K^+ fluir fuera de la célula, lo cual restaura el potencial de reposo negativo (**FIG. E39-1c**).

Los potenciales de acción se conducen por los axones sin cambiar su tamaño

Los neurobiólogos dicen con frecuencia que una neurona “dispara” potenciales de acción. La analogía es adecuada: para disparar un arma, jalas el gatillo. Si no jalas el gatillo con suficiente fuerza, el arma

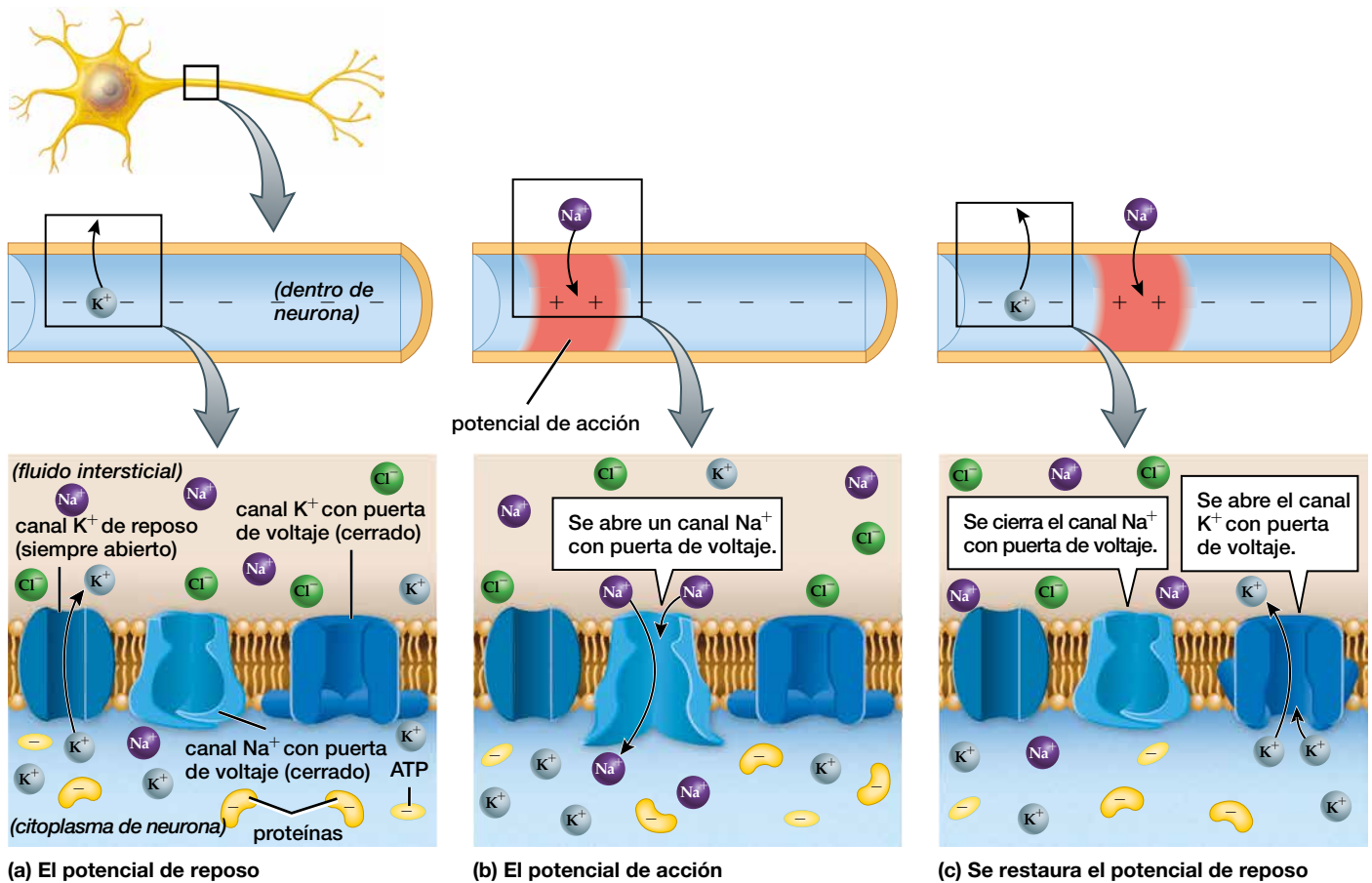
no dispara. Pero jalar el gatillo realmente fuerte no hace que la bala salga del cañón más rápido. De igual manera, los potenciales de acción son todo o nada: si la neurona no alcanza el umbral, no habrá potencial de acción. Si se alcanza el umbral, ocurrirá un potencial de acción de tamaño completo y viajará toda la longitud del axón. El potencial de acción tendrá el mismo voltaje y viajará con la misma rapidez ya sea que la neurona apenas alcance el umbral o lo supere con mucho.

Un potencial de acción por lo general comienza donde el axón emerge del cuerpo celular de una neurona. Conforme Na^+ entra al axón ahí, su carga positiva repele otros iones con carga positiva en el citoplasma del axón. Piensa en una mesa de billar, con una docena de bolas alineadas en hilera, en contacto unas con otras. Si golpeas la bola en un extremo con la bola blanca, la bola en el extremo opuesto saldrá disparada de inmediato, y las bolas en el medio permanecerán donde estaban. De igual modo, cuando Na^+ entra durante un potencial de acción, su carga positiva repele otros iones con carga positiva más lejos dentro del axón, lo que cambia casi de inmediato el potencial de reposo de las áreas cercanas, de modo que el potencial se vuelve más positivo y supera el umbral. Esto hace que se abran los canales Na^+ con puertas de voltaje en estas áreas cercanas, lo que comienza un nuevo potencial de acción. Na^+ entra en estas nuevas posiciones un poco más lejos a lo largo del axón (véase la Fig. E39-1c, arriba), lo que inicia de nuevo todo el proceso. Puesto que un nuevo potencial de acción de tamaño completo se produce una y otra vez a lo largo de todo el axón, el potencial de acción viaja hacia el extremo del axón sin perder voltaje. Conforme el potencial de acción se mueve por un punto dado, el potencial de reposo se restaura conforme se

de reposo se mueve más lejos del umbral. Este cambio en voltaje se llama **potencial postsináptico inhibitorio (PPSI)** porque inhibe la neurona postsináptica, lo que hace menos probable que dispare un potencial de acción. Si la neurona postsináptica se vuelve menos negativa (la desviación ascendente en la Fig. 39-2 ②), su potencial de reposo se acerca más al umbral. En consecuencia, este cambio de voltaje se conoce como **potencial postsináptico excitatorio (PPSE)** porque excita la neurona postsináptica, lo que hace más probable que se dispare un potencial de acción. En el “Con más detalle: Transmisión sináptica” de la página 740 se explican los mecanismos mediante los cuales los neurotransmisores se unen a receptores que producen PPS.

La integración de potenciales postsinápticos determina la actividad de una neurona

Las dendritas de una sola neurona pueden producir PPSE y PPSI en respuesta a transmisores recibidos de las terminales sinápticas de cientos o incluso miles de neuronas presinápticas. La mayoría de estos PPS son señales pequeñas que se desvanecen con rapidez, pero viajan suficientemente lejos como para alcanzar el cuerpo celular de la neurona postsináptica. Los voltajes de todos los PPS que llegan al cuerpo celular casi al mismo tiempo se suman, un proceso llamado **integración**. Si los potenciales postsinápticos excitatorios e inhibidores, cuando se suman,



▲ **FIGURA E39-1 Mecanismos subyacentes a los potenciales de reposo y de acción** Las ilustraciones superiores en cada parte de la figura muestran una sección de un axón, con los movimientos iónicos importantes a través de la porción en recuadro de la membrana plasmática durante **(a)** el potencial de reposo, **(b)** la fase de subida de un potencial de acción y **(c)** la fase de caída de un potencial de acción. En la ilustración superior de la parte (c), comenzó un nuevo potencial de acción, más lejos a lo largo del axón (Na^+ entra al axón). Las ilustraciones inferiores muestran la distribución de iones dentro y fuera del axón, los canales iónicos importantes que controlan los potenciales de reposo y de acción, y los movimientos de iones a través de los canales en la porción del recuadro del axón.

abren los canales K^+ con puertas de voltaje y K^+ fluye afuera (véase Fig. E39-1c).

La bomba Na^+-K^+ no interviene en un potencial de acción individual. Sólo una pequeña fracción de K^+ y Na^+ totales dentro y alrededor de una neurona se intercambian

durante cada potencial de acción, de modo que los gradientes de concentración de K^+ y Na^+ apenas cambian. Por tanto, no se necesita la actividad de la bomba Na^+-K^+ para restaurar el potencial de reposo que, como has visto, resulta de la apertura de los

canales K^+ con puertas de voltaje al final del potencial de acción. Sin embargo, a largo plazo (minutos a horas), la actividad de la bomba Na^+-K^+ es crucial porque mantiene los gradientes de concentración tanto de K^+ como de Na^+ .

elevan el potencial eléctrico dentro de la neurona arriba del umbral, la célula postsináptica producirá un potencial de acción.

La acción neurotransmisora por lo general es breve

Considera lo que ocurriría si transmisores de una neurona presináptica estimularan una célula postsináptica y ésta nunca dejara de responder. Por ejemplo, podrías contraer tu músculo bíceps, flexionar tu brazo, y mantenerlo flexionado por siempre! Por fortuna, el sistema nervioso tiene varias formas de terminar la acción neurotransmisora (**FIG. 39-4** 6). Muchos neurotransmisores se transportan de vuelta hacia la neurona presináptica. Algunos neurotransmisores (notablemente acetilcolina, el transmisor que estimula las células de

los músculos esqueléticos) se descomponen con rapidez mediante enzimas en la hendidura sináptica. Los neurotransmisores también se difunden fuera de la hendidura sináptica.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo un potencial de acción en una neurona presináptica produce una respuesta en una neurona postsináptica?
- explicar la diferencia entre potenciales postsinápticos inhibidores y potenciales postsinápticos excitatorios?

CON MÁS DETALLE | Transmisión sináptica

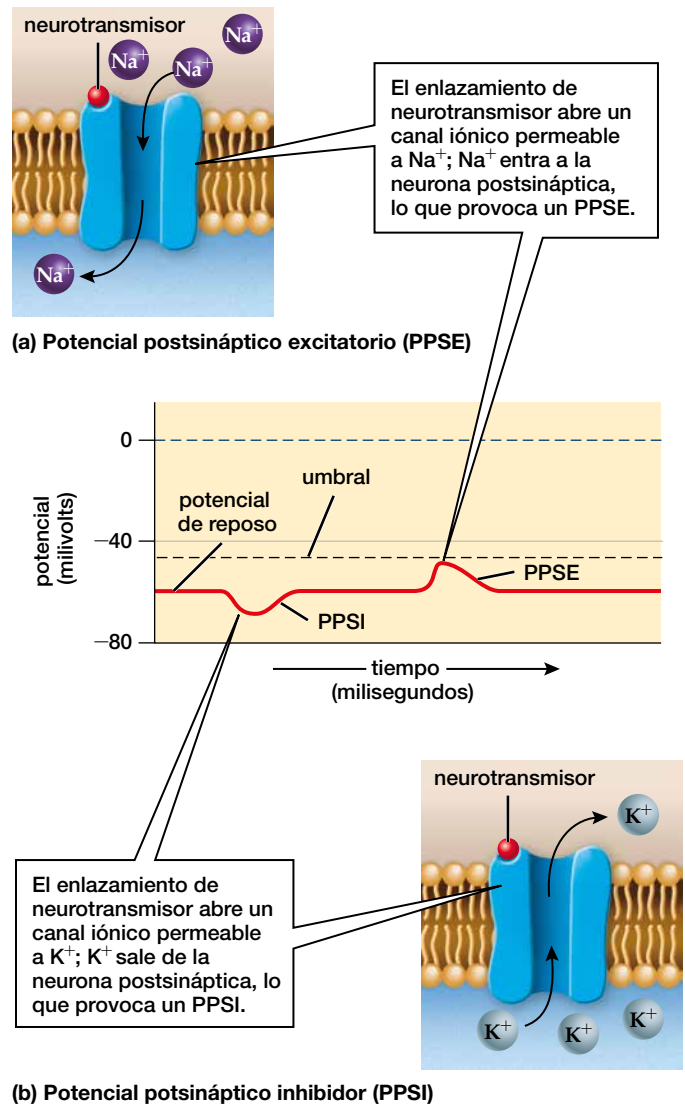
Cuando un potencial de acción llega a una terminal presináptica, la carga positiva dentro de la terminal abre los canales iónicos con puertas de voltaje que son selectivamente permeables a calcio (Ca^{2+}). La concentración de Ca^{2+} afuera de la terminal es alrededor de 10 mil veces mayor que la concentración adentro. Por tanto, Ca^{2+} se difunde hacia la terminal, lo que establece una cascada de eventos que hacen que las vesículas liberen sus neurotransmisores en la hendidura sináptica.

Los transmisores se difunden a través de la hendidura y se ligan a proteínas receptoras sobre la célula postsináptica. Esto en general tiene uno de dos efectos. En algunas sinapsis, el resultado del enlazamiento transmisor-receptor es similar a lo que ocurre cuando una hormona peptídica se liga a su receptor (véase Fig. 38-3): se sintetizan mensajeros intracelulares y el metabolismo de la célula postsináptica cambia. Sin embargo, en la mayoría de las sinapsis, las proteínas receptoras se ligan a canales iónicos, y el enlazamiento neurotransmisor abre los canales, lo que produce potenciales postsinápticos (PPS; FIG. E39-2).

Si los canales son permeables a Na^+ (FIG. E39-2a), entonces Na^+ se difunde por su gradiente de concentración hacia la neurona postsináptica. La entrada de Na^+ hace que el interior de la célula sea menos negativo. Tales cambios de voltaje se llaman potenciales postsinápticos excitatorios (PPSE) porque, si la neurona postsináptica se vuelve suficientemente menos negativa, alcanzará el umbral y producirá un potencial de acción.

Si los canales son permeables a K^+ (FIG. E39-2b), entonces K^+ se difunde fuera de la célula, lo que la vuelve más negativa. Hacer la célula más negativa inhibe la producción de potenciales de acción en la célula postsináptica, de modo que este cambio de voltaje se llama potencial postsináptico inhibitorio (PPSI).

► **FIGURA E39-2** enlazamiento de neurotransmisor a proteínas receptoras abre canales iónicos (a) El mecanismo iónico de un PPSE. (b) El mecanismo iónico de un PPSI.



ESTUDIO DE CASO | CONTINUACIÓN

¿Cómo te amo?

Distintas especies animales tienen diferente cantidad y tipo de receptores para neurotransmisores. Además, los receptores de neurotransmisor pueden variar entre los individuos de la misma especie. En los seres humanos, las personas con fobias sociales, quienes evitan muchas situaciones sociales por temor de avergonzarse, tienen relativamente pocos receptores de dopamina en áreas de recompensa del encéfalo; las personas que son buenas en las interacciones sociales tienen muchas más. ¿Cómo las señales eléctricas y químicas en el sistema nervioso permiten a los animales percibir sus ambientes y generar comportamientos adecuados?

39.3 ¿CÓMO PROCESA LA INFORMACIÓN Y CONTROLA EL COMPORTAMIENTO EL SISTEMA NERVIOSO?

El sistema nervioso realiza hazañas maravillosas de cálculo, almacena cantidades prodigiosas de información, y dirige comportamientos complejos. Estos logros surgen a partir de tres propiedades en interacción: especialización de neuronas individuales; enormes redes de conexiones entre neuronas, aunque ordenadas, y salidas desde el sistema nervioso hacia músculos específicos que realizan los comportamientos dictados por el sistema nervioso.

La mayoría de los comportamientos están controlados por rutas compuestas de cuatro elementos:

1. **Neuronas sensoriales** que responden a los estímulos provenientes del interior o el exterior del cuerpo.

2. **Interneuronas** que reciben las señales de neuronas sensoriales, hormonas, neuronas que almacenan recuerdos y muchas otras fuentes.
3. **Motoneuronas** que reciben instrucciones provenientes de las neuronas sensoriales o las interneuronas y activan músculos o glándulas.
4. **Efectores**, por lo general músculos, que realizan el comportamiento dirigido por el sistema nervioso. Las glándulas, que son otro tipo de efector, pueden contribuir a las respuestas al liberar hormonas que cambian el estado fisiológico del cuerpo. Por ejemplo, la epinefrina proveniente de la glándula suprarrenal mejora el rendimiento cuando un animal corre para alejarse de un depredador.

Estos cuatro elementos, cuando se conectan de manera adecuada, realizan las operaciones básicas requeridas por cualquier sistema nervioso:

1. Determinar el tipo de estímulo (neuronas sensoriales).
2. Determinar y señalar la intensidad de un estímulo (neuronas sensoriales e interneuronas).
3. Integrar información proveniente de muchas fuentes (interneuronas).
4. Dirigir los comportamientos adecuados (interneuronas, motoneuronas y efectores).

La naturaleza de un estímulo está codificada por neuronas sensoriales y sus conexiones hacia partes específicas del encéfalo

Los sentidos informan al encéfalo acerca de las propiedades del ambiente, tanto afuera del cuerpo (como imágenes, sonidos u olores), como adentro del cuerpo (como la temperatura corporal o la concentración de sales en la sangre). La información recopilada por los sentidos se convierte en potenciales de acción, ya sea directamente en las neuronas sensoriales, como en los receptores de tacto en la piel, o en

las interneuronas, como la retina. La información sensorial se envía entonces al encéfalo en forma de estos potenciales de acción. Dado que todos los potenciales de acción son fundamentalmente iguales, ¿cómo puede determinar el encéfalo la naturaleza de un estímulo?

Las neuronas sensoriales están especializadas para responder a estímulos específicos. Por ejemplo, algunas neuronas sensoriales responden a la luz, mas no a la temperatura, el tacto o los químicos; otras responden a químicos específicos mas no al tacto o a la luz, o incluso a otros químicos (véase el Capítulo 40). El sistema nervioso codifica el tipo de estímulo mediante dos procesos: primero, cuáles neuronas sensoriales responden a los estímulos, y segundo, cuáles partes del encéfalo se activan cuando se estimulan dichas neuronas sensoriales. Por ejemplo, la luz estimula fotorreceptores en tu retina, que producen señales eléctricas que hacen que los potenciales de acción se disparen en interneuronas cuyos axones constituyen los nervios ópticos. El encéfalo interpreta todos los potenciales de acción en los axones del nervio óptico como la sensación de luz. Esto se demostró hace mucho tiempo, cuando un fisiólogo alemán se sentó en una habitación oscura y se picó el ojo. El daño menor resultante a su retina hizo que las neuronas produjeran potenciales de acción que viajaron en su nervio óptico hasta su encéfalo. (Como dicen en televisión: ¡no intentes esto!) ¿El resultado? Vio “estrellas” porque su encéfalo interpretó los potenciales de acción en su nervio óptico como luz. Por ende, tú distingues las temperaturas calientes de las frías, o lo amargo del café de lo dulce del azúcar, porque estos estímulos diversos activan diferentes neuronas sensoriales que conectan, en ocasiones por vía de interneuronas, áreas tan diferentes de tu encéfalo.

La intensidad de un estímulo está codificada por la frecuencia de los potenciales de acción

Puesto que todos los potenciales de acción tienen aproximadamente el mismo tamaño y duración, ninguna información acerca de la fuerza, o intensidad, de un estímulo (por ejemplo, cuán duro un objeto empuja sobre tu piel) puede codificarse en un solo potencial de acción. La intensidad se codifica de dos maneras (**FIG. 39-5**). Primera,

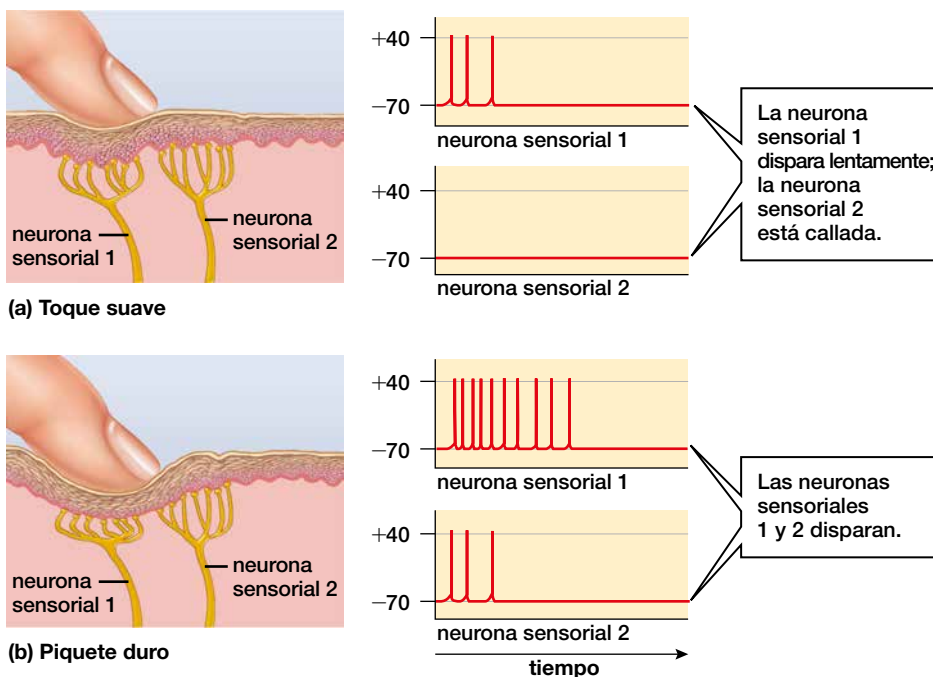


FIGURA 39-5 Señalización de la intensidad de un estímulo

La intensidad de un estímulo se señala mediante la tasa a la que neuronas sensoriales individuales producen potenciales de acción y mediante el número de neuronas sensoriales activadas. **(a)** Un toque suave sólo activa la neurona sensorial más cercana, que dispara potenciales de acción a baja tasa. **(b)** Un piquete duro activa múltiples neuronas sensoriales, lo que provoca que la más cercana dispare rápidamente y las más distantes disparen con más lentitud.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Cómo crees que las áreas de la piel que son especialmente sensibles al tacto difieren de las áreas menos sensibles?

la intensidad puede señalarse por la frecuencia de los potenciales de acción en una sola neurona. Mientras más intenso sea el estímulo, más rápido la neurona dispara los potenciales de acción. Segunda, muchas neuronas pueden responder al mismo tipo de estímulo. Los estímulos más fuertes excitan más de estas neuronas, mientras que los estímulos más débiles excitan menos. Estas dos vías de codificar la intensidad funcionan en conjunto. Por ejemplo, un toque suave puede hacer que un solo receptor de tacto de tu piel dispare potenciales de acción muy lentamente (**FIG. 39-5a**), mientras que un piquete duro puede hacer que varios receptores de tacto disparen, algunos muy rápidamente (**FIG. 39-5b**).

El sistema nervioso procesa información de muchas fuentes

El encéfalo de un animal continuamente es bombardeado por estímulos sensoriales tanto del interior como del exterior del cuerpo. Las interneuronas en el encéfalo evalúan estos estímulos, determinan cuáles son importantes, y dirigen una respuesta adecuada. Un ratón, por ejemplo, al mismo tiempo puede recibir entradas visuales desde semillas de girasol en un comedero, estímulos de hambre desde su tracto digestivo y entradas auditivas de un gato cercano que se arrastra por el césped. Las interneuronas en varias partes del encéfalo del ratón integran estas entradas y dirigen los comportamientos adecuados (en este caso, probablemente huya, sin importar cuánta hambre pueda tener).

El sistema nervioso produce salidas hacia efectores

Las motoneuronas en el encéfalo, la médula espinal, o los sistemas nerviosos simpático y parasimpático (que se describen más adelante) estimulan la actividad en efectores. Los mismos principios de codificación de conectividad e intensidad descritos para las entradas sensoriales se usan para las salidas del encéfalo hacia los efectores. Cuáles efectores se activan está determinado por sus conexiones con el encéfalo o la médula espinal. Por ejemplo, diferentes motoneuronas activan tus bíceps y los músculos de tu rostro. Cuán intensamente se contrae un músculo está determinado por cuántas motoneuronas se conectan a él y cuán rápido disparan potenciales de acción.

Los comportamientos están controlados mediante redes de neuronas en el sistema nervioso

Los comportamientos simples, como los reflejos (véase la Sección 39.5), pueden controlarse mediante actividad en tan pocas como dos o tres neuronas (una sensorial, una motoneurona y acaso una interneurona intermedia) lo que a final de cuentas estimula un solo músculo. Los comportamientos más complejos están organizados mediante rutas neuronales interconectadas, en las cuales varios tipos de entrada sensorial (junto con recuerdos, hormonas y otros factores) convergen sobre un conjunto de interneuronas. Las interneuronas integran los PPS provenientes de estas múltiples fuentes y estimulan motoneuronas que dirigen actividad en los músculos y glándulas adecuados. Pueden requerirse millones de neuronas, sobre todo en el encéfalo, para realizar acciones complejas como tocar el piano.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

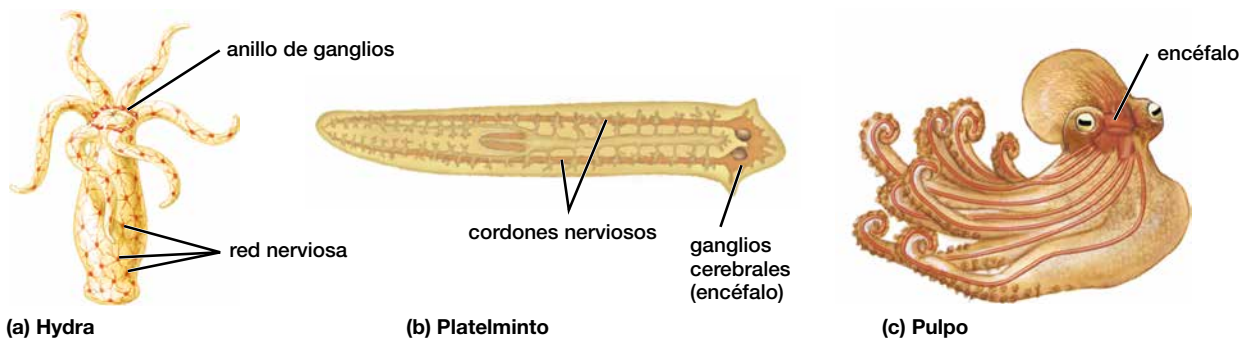
¿Puedes...

- mencionar los cuatro componentes de una ruta neuronal y explicar cómo estos componentes realizan las funciones de un sistema nervioso?
- explicar cómo el encéfalo interpreta el tipo y la intensidad de un estímulo sensorial?
- explicar cómo el encéfalo determina cuáles músculos contraer y cuán fuertemente contraerlos?

39.4 ¿CÓMO ESTÁ ORGANIZADO EL SISTEMA NERVIOSO?

Todos los animales tienen uno o dos tipos básicos de sistemas nerviosos: un sistema nervioso difuso, como el de los cnidarios (*Hydra*, medusa, anémona y sus parientes; **FIG. 39-6a**), o un sistema nervioso centralizado, que se encuentra en los organismos más complejos. La arquitectura del sistema nervioso está enormemente correlacionada con el plan corporal y el estilo de vida de un animal.

Los cnidarios tienen simetría radial (véase el Capítulo 24). Puesto que no tienen “extremo frontal”, la selección natural no



▲ **FIGURA 39-6 Organización del sistema nervioso** (a) El sistema nervioso difuso de *Hydra* contiene algunos cúmulos de neuronas en las bases de los tentáculos, mas no encéfalo. (b) El platelminto tiene un sistema nervioso que es menos difuso, con un cúmulo de ganglios en la cabeza. (c) Un pulpo tiene un gran encéfalo complejo y capacidades de aprendizaje que rivalizan con las de algunos mamíferos.

favoreció la concentración de sentidos en un lugar. Por ejemplo, una *Hydra* se ancla a una roca en el fondo de un estanque, de modo que presas o depredadores tienen igual probabilidad de llegar desde cualquier dirección. El sistema nervioso de un cnidario está formado por una red de neuronas, con frecuencia llamada **red nerviosa**, devanada más o menos equitativamente a lo largo de los tejidos del animal, lo cual produce una capacidad casi igual para detectar y responder a los estímulos en todas direcciones. Aquí y allá se encuentra un cúmulo de neuronas, llamados **ganglios**, pero nada recuerda un encéfalo real.

Casi todos los demás animales tienen simetría bilateral, con extremos cefálico y caudal definidos. Puesto que la cabeza por lo general es la primera parte del cuerpo en encontrar alimento, peligro y potenciales parejas, es ventajoso tener órganos sensoriales concentrados ahí. Evolucionaron ganglios grandes que integran la información recopilada por los sentidos y dirigen acciones apropiadas. Durante el tiempo evolutivo, los principales órganos sensoriales se ubicaron en la cabeza, y los ganglios se centralizaron en un encéfalo. Esta tendencia se ve con claridad en los invertebrados (**FIGS. 39-6b, c**), pero alcanza su clímax en los vertebrados, en los cuales casi todas las células corporales del sistema nervioso residen en el encéfalo o la médula espinal.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir la anatomía de los sistemas nerviosos difusos y centralizados, y ofrecer ejemplos de animales con cada tipo?

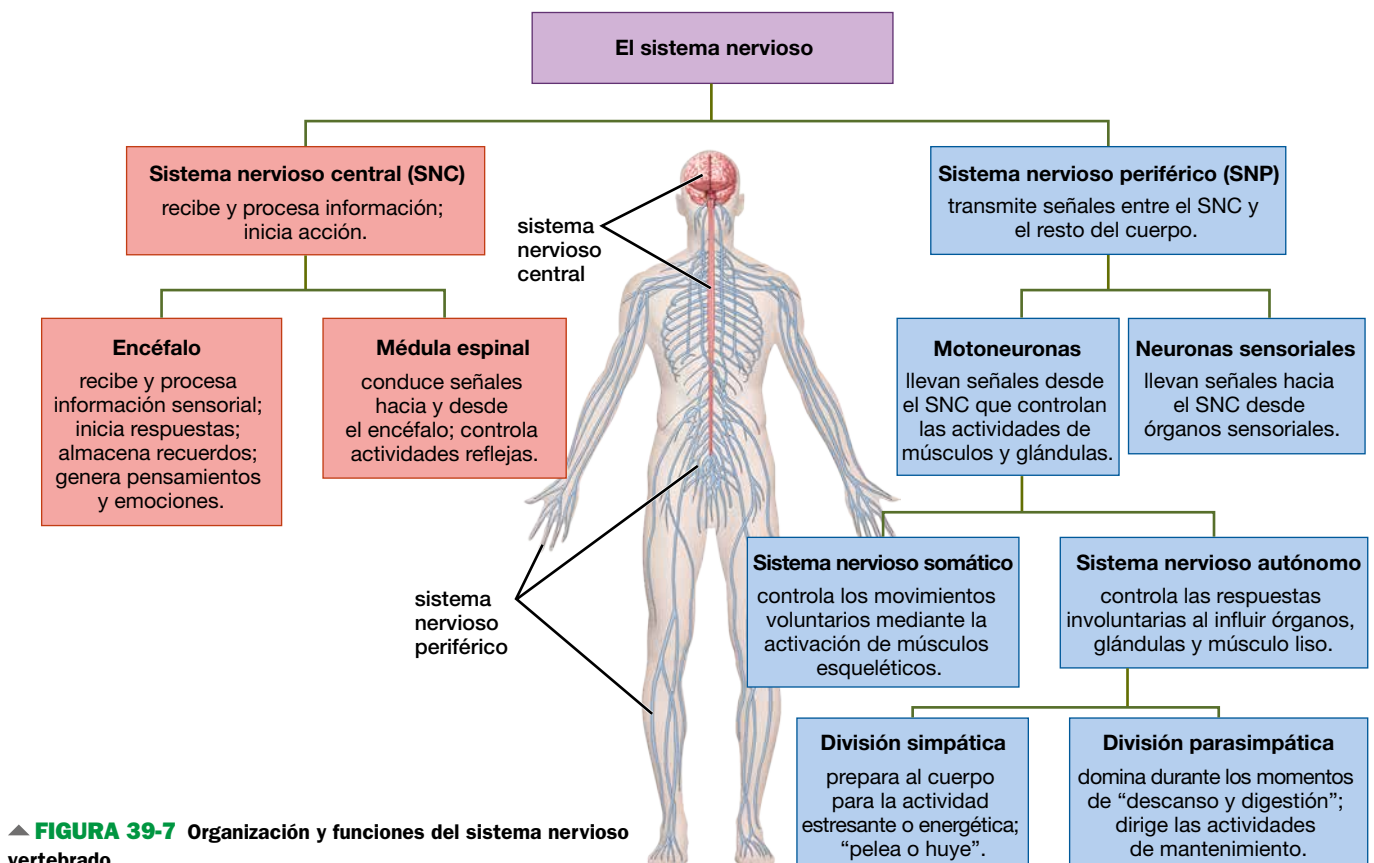
39.5 ¿CUÁLES SON LAS ESTRUCTURAS Y FUNCIONES DEL SISTEMA NERVIOSO HUMANO?

Los sistemas nerviosos de todos los mamíferos, incluidos los seres humanos, pueden dividirse en dos partes: central y periférico. Cada uno de éstos tiene más subdivisiones (**FIG. 39-7**). El **sistema nervioso central (SNC)** consta del **encéfalo** y la **médula espinal**. El **sistema nervioso periférico (SNP)** consta de neuronas y axones que se encuentran fuera del SNC.

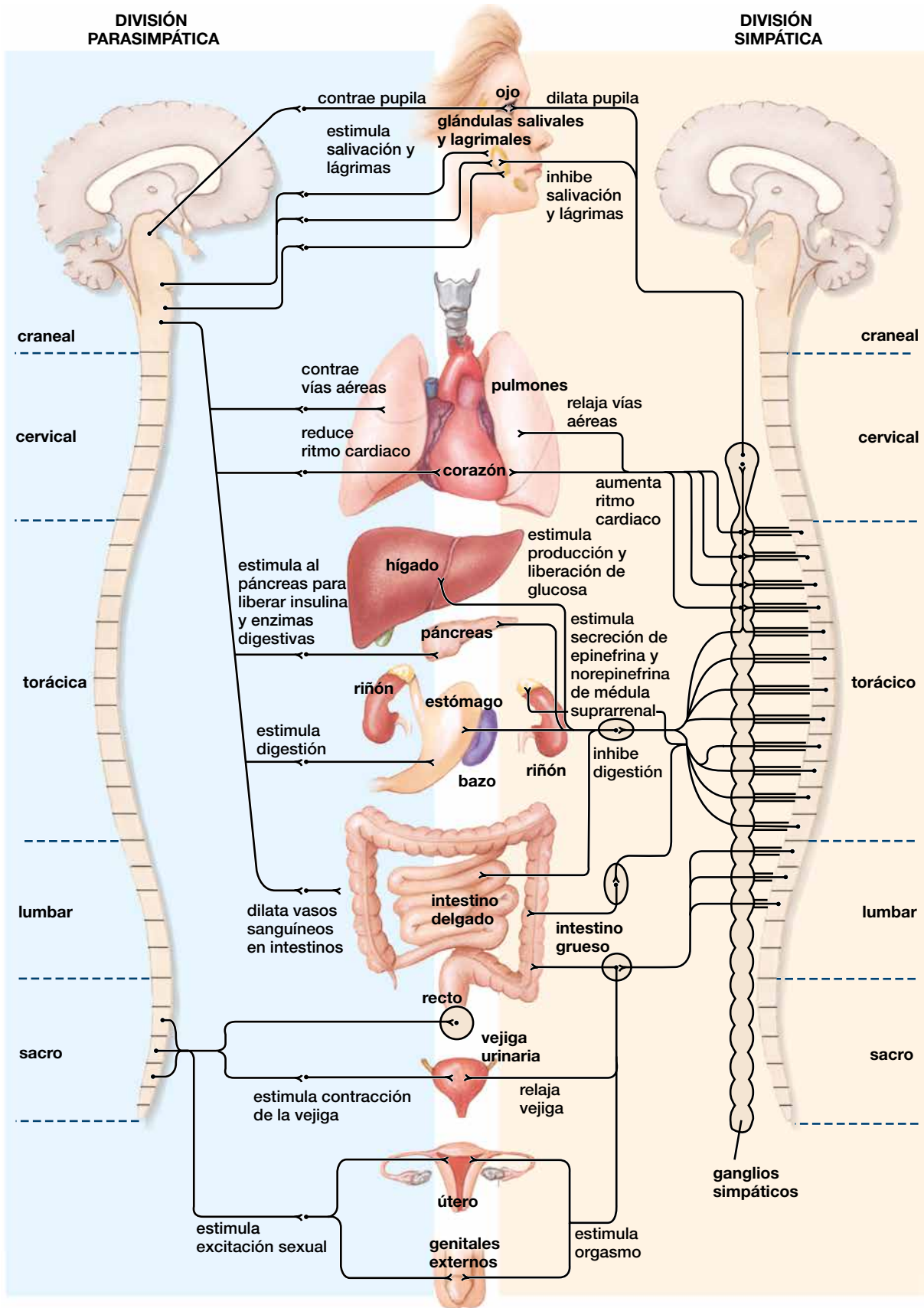
El sistema nervioso periférico liga el sistema nervioso central con el resto del cuerpo

Los cuerpos celulares de algunas neuronas sensoriales, incluidas muchas que dirigen tacto, presión, temperatura, estiramiento y dolor, están en el SNP, con frecuencia en cúmulos llamados ganglios de la raíz dorsal, ubicados a lo largo de la médula espinal (véase la Fig. 39-9). Los cuerpos celulares de las neuronas que controlan los movimientos y las actividades involuntarios, como la dilatación o contracción de las pupilas y las vías aéreas, la secreción de saliva y la excitación sexual, se encuentran sobre todo, mas no de manera exclusiva, en el SNP.

Los nervios periféricos constan de tres categorías principales de axones: (1) axones de neuronas sensoriales que llevan información hacia el SNC, (2) axones de motoneuronas que inervan los músculos esqueléticos, y en consecuencia controlan los movimientos voluntarios, y (3) axones de neuronas que controlan movimientos y actividades involuntarios.



▲ **FIGURA 39-7** Organización y funciones del sistema nervioso vertebrado



▲ **FIGURA 39-8 El sistema nervioso autónomo** El sistema nervioso autónomo tiene dos divisiones: simpático y parasimpático, que inervan a muchos de los mismos órganos pero, en general, producen efectos opuestos.

Las actividades motoras del SNP están controladas o por el sistema nervioso somático o por el sistema nervioso autónomo.

El sistema nervioso autónomo controla el movimiento voluntario

Las motoneuronas del **sistema nervioso somático** forman sinapsis con músculos esqueléticos y controlan el movimiento voluntario. Mientras tomas notas o levantas tu taza de café, tu sistema nervioso somático está a cargo. Los cuerpos celulares de la mayoría de las motoneuronas somáticas se ubican en la médula espinal (parte del SNC); sus axones (parte del SNP) se extienden hacia los músculos que controlan.

El sistema nervioso autónomo controla las acciones involuntarias

Las neuronas del **sistema nervioso autónomo** inervan muchas partes del cuerpo, incluidos corazón, músculos lisos en el tracto respiratorio y vasos sanguíneos, y muchas glándulas. Estas neuronas producen acciones principalmente involuntarias. El sistema nervioso autónomo consta de dos partes: la **división simpática** y la **división parasimpática** (FIG. 39-8). En general, estas dos divisiones inervan los mismos órganos, pero producen efectos opuestos.

Las neuronas de la división simpática liberan el neurotransmisor norepinefrina (también llamada noradrenalina) en sus órganos diana, y preparan al cuerpo para actividad estresante o energética, como pelear, escapar o presentar un examen. Durante tales actividades de “pelea o huye”, el sistema nervioso simpático reduce la actividad en el tracto digestivo y redirigen parte de su suministro sanguíneo hacia los músculos de brazos y piernas. El ritmo cardíaco se acelera. Las pupilas de los ojos se abren ampliamente y admiten más luz, y los pasos de aire en los pulmones se expanden, lo que permite entrar más aire.

Las neuronas de la división parasimpática liberan el neurotransmisor acetilcolina en sus órganos diana. La división parasimpática domina durante las actividades de mantenimiento que pueden realizarse en el ocio, con frecuencia llamadas “descanso y digestión”. Bajo control parasimpático, el tracto digestivo se vuelve activo. El ritmo cardíaco se lentifica y los pasos de aire en los pulmones se contraen, porque el cuerpo requiere menos flujo de sangre y menos oxígeno.

El sistema nervioso central consta de la médula espinal y el encéfalo

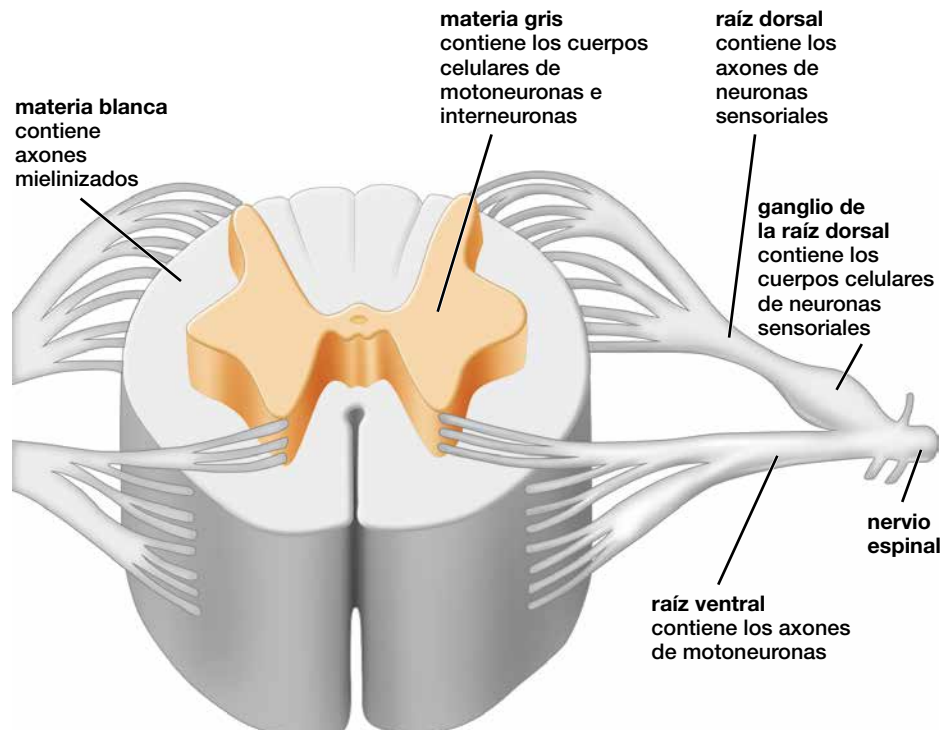
La médula espinal y el encéfalo constituyen el sistema nervioso central (SNC). El SNC recibe y procesa información sensorial, genera pensamientos y emociones, y dirige respuestas. El SNC consta sobre todo de interneuronas, tal vez de alrededor de 100 mil millones de ellas.

El encéfalo y la médula espinal están protegidos del daño físico en tres formas. La primera línea de defensa es una armadura ósea, que consta del cráneo, que rodea al encéfalo, y una cadena de vértebras que protegen la médula espinal. La segunda defensa consta de tres capas de tejido conectivo, llamadas meninges, que se encuentran bajo estos huesos y rodean al SNC (véase la Fig. 39-12a). La tercera defensa, que yace entre las capas de las meninges, es el fluido cerebroespinal, un líquido claro similar al plasma sanguíneo, que acolchona al encéfalo y la médula espinal y nutre al SNC.

El encéfalo está protegido de daños químicos en el torrente sanguíneo porque las células que forman las paredes de los capilares cerebrales están selladas juntas con uniones estrechas (véase el Capítulo 5), que hacen a los capilares cerebrales mucho menos permeables que los del resto del cuerpo. Esta **barrera hematoencefálica** transporta de manera selectiva los materiales necesarios al encéfalo, mientras mantiene fuera muchas sustancias peligrosas.

La médula espinal controla muchos reflejos y conduce información hacia y desde el encéfalo

La médula espinal (FIG. 39-9) se extiende desde la base del encéfalo hasta la espalda baja. Nervios que llevan axones de neuronas sensoriales surgen de la parte dorsal (posterior) de la médula espinal, y nervios que llevan axones de motoneuronas surgen de la parte ventral (frontal). Estos nervios se juntan para formar los nervios espinales que inervan la mayoría del cuerpo. Puesto que los nervios parecen raíces de un árbol que se funden en un solo



▲ **FIGURA 39-9** La médula espinal En sección transversal, la médula espinal tiene una región exterior de axones mielinizados (materia blanca) que viajan hacia y desde el encéfalo, y una región interior con forma de mariposa de dendritas y los cuerpos celulares de interneuronas y motoneuronas (materia gris). Los cuerpos celulares de las neuronas sensoriales están afuera de la médula espinal en los ganglios de la raíz dorsal y por ende son parte del sistema nervioso periférico.

tronco, se llaman raíces dorsal y ventral de los nervios espinales. Protuberancias en cada raíz dorsal, llamadas **ganglios de la raíz dorsal**, contienen los cuerpos celulares de las neuronas sensoriales.

En el centro de la médula espinal hay un área con forma de mariposa de **materia gris**. (En realidad, “materia gris” es un nombre equivocado, porque la mayor parte del tejido nervioso tiene un tono rosado. Se vuelve gris cuando se preserva.) La materia gris en la médula espinal consta de los cuerpos celulares de las motoneuronas que controlan los músculos voluntarios y el sistema nervioso autónomo, más interneuronas que comunican con el cerebro y otras partes de la médula espinal. La materia gris está rodeada con **materia blanca**, que contiene axones recubiertos con mielina que se extienden arriba y abajo de la médula espinal, la mielina grasa que cubre los axones es blanca. Algunos axones llevan señales sensoriales desde los órganos internos, músculos y la piel hacia el encéfalo. Otros axones se extienden hacia abajo desde el encéfalo y llevan señales que regulan la actividad de las motoneuronas.

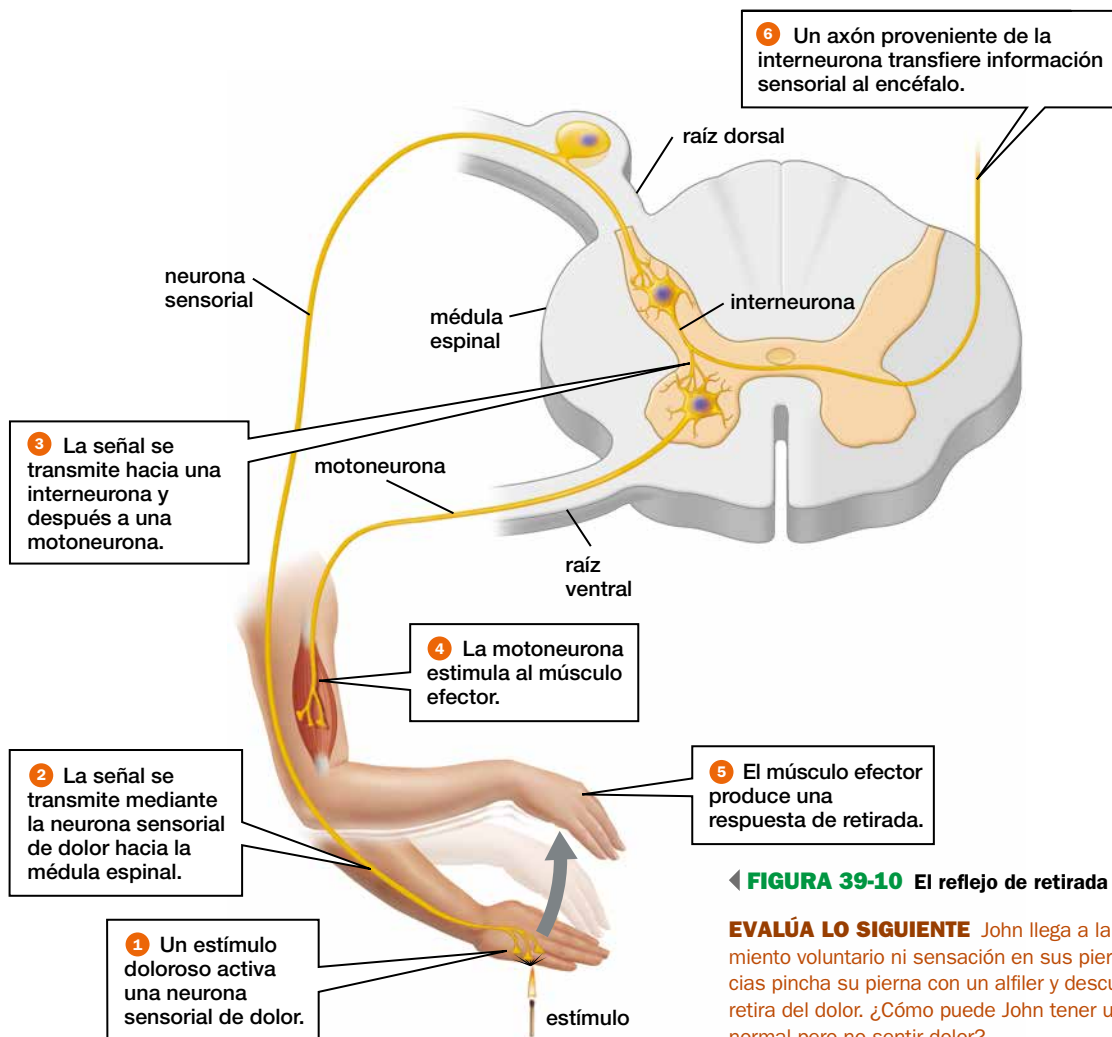
Si la médula espinal se corta, la entrada sensorial desde abajo del corte no puede llegar al encéfalo, y la salida motora desde el encéfalo no puede llegar a las motoneuronas ubicadas abajo del corte. Por tanto, las partes corporales que están inervadas mediante motoneuronas y neuronas sensoriales ubicadas abajo de la lesión se paralizan y no tienen sensación, aun cuando las

motoneuronas y neuronas sensoriales, los nervios espinales y los músculos permanezcan intactos.

Las neuronas que controlan muchos reflejos residen en la médula espinal y el sistema nervioso periférico

El tipo más simple de comportamiento es el **reflejo**, un movimiento básicamente involuntario de una parte corporal en respuesta a un estímulo. En los vertebrados, muchos reflejos se producen mediante neuronas en la médula espinal y el sistema nervioso periférico.

Examina el reflejo de retirada de dolor (**FIG. 39-10**). Si acercas tu mano a una flama, el daño tisular resultante activa una neurona sensorial de dolor ①. Potenciales de acción en los axones de estas neuronas viajan por un nervio espinal y entran a la médula espinal a través de una raíz dorsal ②. Dentro de la materia gris de la médula, la neurona sensorial de dolor estimula una interneurona, que estimula una motoneurona ③. Los potenciales de acción en el axón de la motoneurona dejan la médula espinal a través de una raíz ventral y viaja en un nervio espinal hacia un músculo ④, lo que produce su contracción y retiras tu mano de la flama ⑤.



◀ **FIGURA 39-10** El reflejo de retirada de dolor

EVALÚA LO SIGUIENTE John llega a la sala de emergencia sin movimiento voluntario ni sensación en sus piernas. El médico de emergencias pincha su pierna con un alfiler y descubre que su pierna todavía se retira del dolor. ¿Cómo puede John tener un reflejo de retirada de dolor normal pero no sentir dolor?

Muchas interneuronas de médula espinal también tienen axones que se extienden hacia el encéfalo **6**. Los potenciales de acción en estos axones informan al encéfalo acerca de las manos quemadas y pueden disparar comportamientos más complejos, como alaridos y aprender acerca de los peligros de las flamas abiertas. El encéfalo a su vez envía potenciales de acción por los axones que conectan a interneuronas y motoneuronas en la médula espinal. Estas señales provenientes del encéfalo pueden modificar los reflejos espinales. Con suficiente entrenamiento o motivación, puedes suprimir el reflejo de retirada del dolor: para rescatar a un niño de una cuna que se quema, podrías meter las manos en las llamas.

Algunas acciones complejas están coordinadas dentro de la médula espinal

El alambrado de algunas actividades bastante complejas, como caminar, reside en la médula espinal. La ventaja de este arreglo tal vez es un aumento en rapidez y coordinación, porque los mensajes no tienen que viajar todo el camino hasta el encéfalo y regresar de nuevo sólo para balancear una pierna hacia adelante. El papel del encéfalo en estos comportamientos es iniciar, guiar y modificar el disparo de motoneuronas espinales, con base en decisiones conscientes (¿a dónde vas? ¿cuán rápido debes caminar?). Para mantener el equilibrio, el encéfalo también usa entrada sensorial desde los músculos para regular la actividad motoneurona y ajustar la forma en cómo se mueve el músculo.

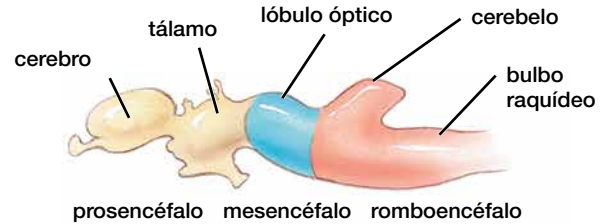
El encéfalo consta de muchas partes que realizan funciones específicas

Todos los encéfalos vertebrados constan de tres partes principales: **rombencéfalo**, **mesencéfalo** y **prosencefalo** (**FIG. 39-11a**). Los científicos hipotetizan que, en los vertebrados primitivos, estas tres divisiones anatómicas también eran divisiones funcionales: el rombencéfalo gobernaba los comportamientos automáticos como respiración y ritmo cardíaco, el mesencéfalo controlaba la visión, y el prosencefalo lidiaba sobre todo con el sentido del olfato. En los vertebrados no mamíferos, las tres divisiones permanecen prominentes (**FIGS. 39-11b, c**). Sin embargo, en los mamíferos, en particular en los humanos, el mesencéfalo se encogió, mientras que el prosencefalo se expandió enormemente (**FIGS. 39-11d, e**). En la **FIGURA 39-12** se muestran las principales estructuras del encéfalo humano.

El rombencéfalo consta del bulbo raquídeo, la protuberancia (puente de Varolio) y el cerebelo

En los seres humanos y otros mamíferos, el rombencéfalo está compuesto por el bulbo raquídeo, la protuberancia (puente de Varolio) y el cerebelo (**FIG. 39-12a**). El **bulbo raquídeo** parece una extensión alargada de la médula espinal, con cuerpos celulares neuronales en su centro, rodeados por una capa de axones mielinizados. El bulbo raquídeo y la **protuberancia**, ubicada justo arriba del bulbo raquídeo, controlan funciones automáticas como la respiración, el ritmo cardíaco, la presión arterial y el tragar. Otros cúmulos de neuronas en la protuberancia influyen el control de la vejiga, el equilibrio, la postura y el sueño.

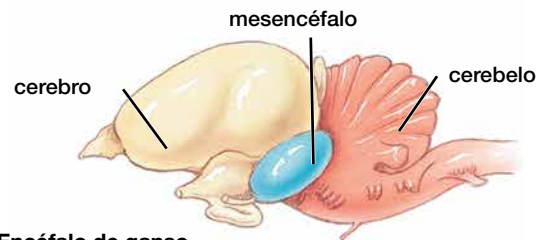
El **cerebelo** es crucial para la coordinación de movimientos. Recibe información tanto desde centros de comando en el prosencefalo que controlan el movimiento, como desde sensores de posición en músculos y articulaciones. Al comparar información



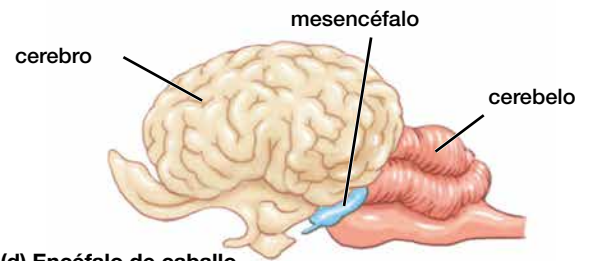
(a) Encéfalo vertebrado embrionario



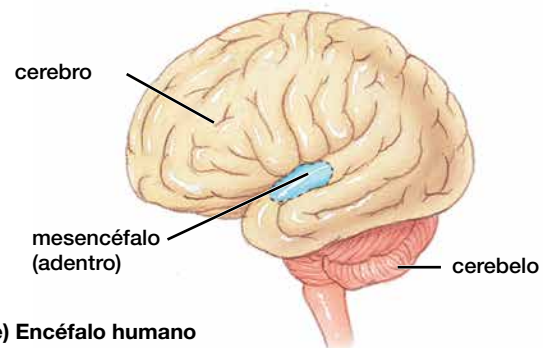
(b) Encéfalo de tiburón



(c) Encéfalo de ganso

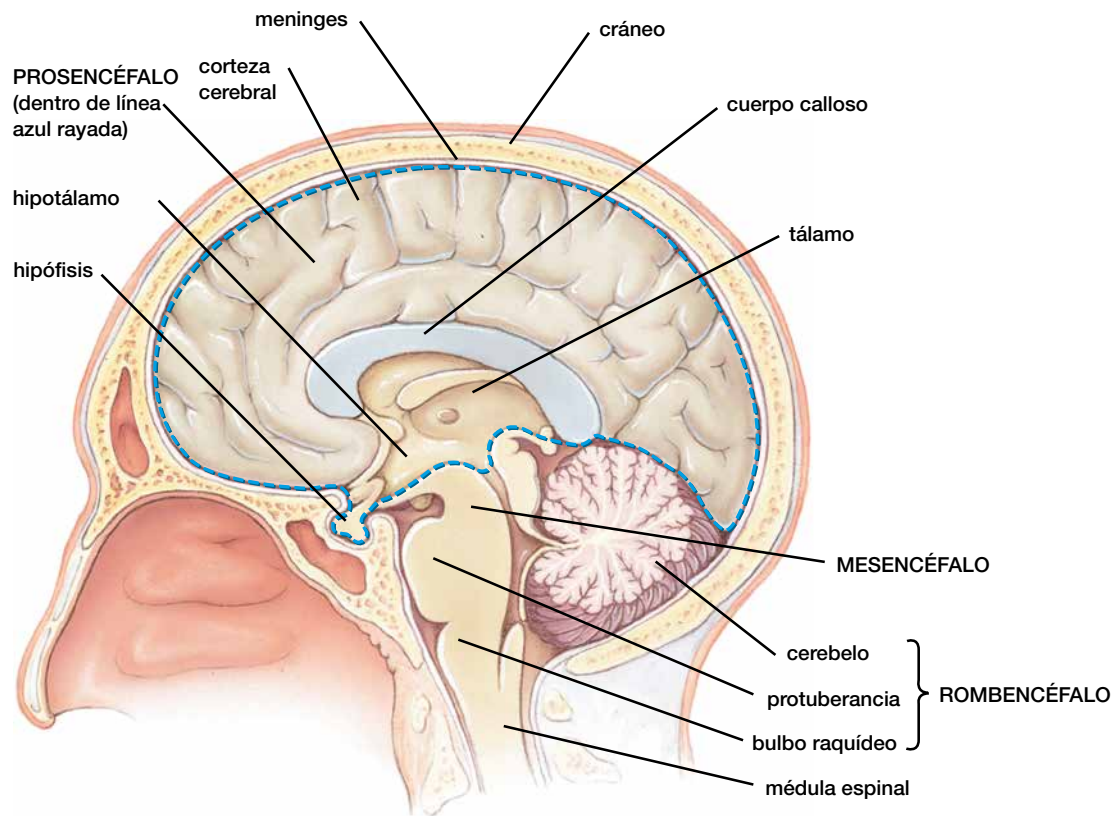


(d) Encéfalo de caballo

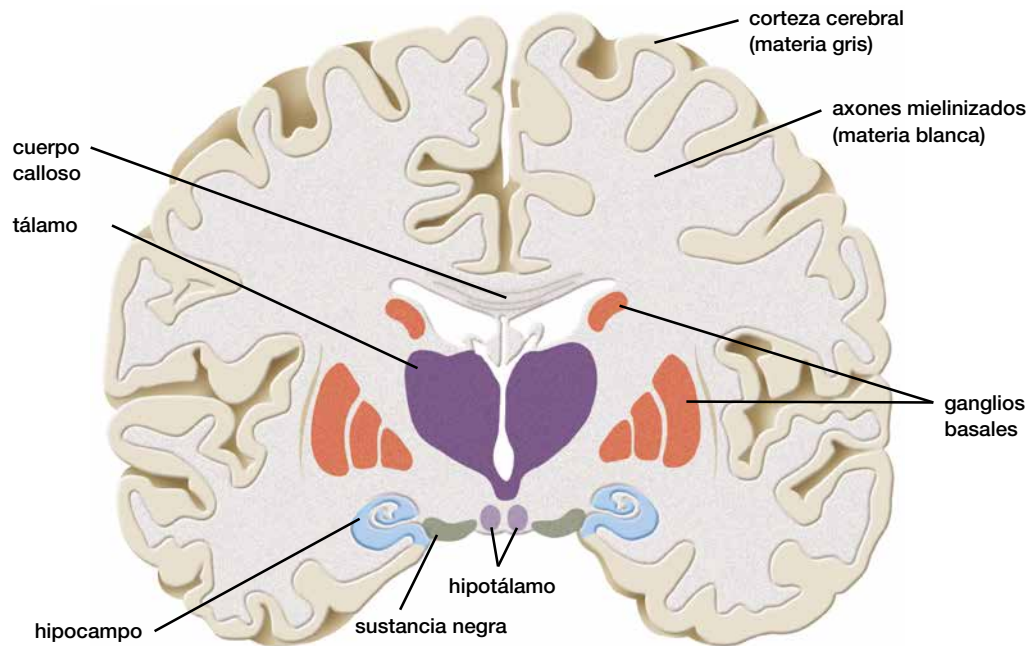


(e) Encéfalo humano

▲ **FIGURA 39-11 Comparación de encéfalos vertebrados** (a) Los encéfalos de embriones vertebrados constan de tres regiones: el prosencefalo, el mesencéfalo y el rombencéfalo. (b) El encéfalo de un tiburón adulto mantienen esta organización básica, aunque el mesencéfalo es más pequeño. (c) En el ganso, el mesencéfalo permanece pequeño, mientras que el cerebro y el cerebelo están agrandados. (d, e) En los mamíferos, especialmente los seres humanos, el cerebro es muy grande comparado con las otras regiones del encéfalo.



(a) Sección lateral del encéfalo humano



(b) Sección transversal del encéfalo

▲ **FIGURA 39-12 El encéfalo humano** Estructuras del encéfalo humano, vistas como si el encéfalo se cortara **(a)** a través de la línea media entre los hemisferios cerebrales, lo que muestra el rombencéfalo, mesencéfalo y prosencéfalo, y **(b)** de oreja a oreja, lo que muestra principalmente el cerebro. No todas las estructuras del encéfalo son visibles en estas secciones.

proveniente de estas dos fuentes, el cerebelo guía movimientos suaves y precisos y la posición del cuerpo. También está involucrado en el *aprendizaje motor*. Conforme aprendes a escribir o a tocar la guitarra, tu prosencéfalo dirige cada movimiento separado. Después de que adquieres la habilidad, tu prosencéfalo todavía determina cuál comportamiento realizar (por ejemplo, qué palabras escribir), pero tu cerebelo se convierte en el principal responsable de garantizar que las acciones se realizan de manera adecuada. No es de sorprender que el cerebelo sea especialmente grande en los animales que vuelan, como murciélagos y aves (véase la Fig. 39-11c), quienes realizan intrincadas maniobras aéreas mientras navegan alrededor de obstáculos y capturan presas.

El mesencéfalo contiene cúmulos de neuronas que contribuyen al movimiento, la excitación y la emoción

El mesencéfalo es bastante pequeño en los seres humanos (véanse las Figs. 39-11e y 39-12a). Contiene un centro de relevo auditivo y cúmulos de neuronas que controlan los movimientos reflejos de los ojos. Por ejemplo, si estás sentado en clase y alguien entra corriendo por la puerta, la vista y el sonido resultantes activan los centros visual y auditivo en tu mesencéfalo, lo cual dirige tu vista hacia la llegada inesperada y sigues su movimiento a través de la habitación. El mesencéfalo también contiene neuronas que producen el transmisor dopamina. Uno de estos cúmulos de neuronas, llamado *sustancia negra* (**FIG. 39-12b**), ayuda a controlar los movimientos, como se describirá en la discusión del prosencéfalo, más adelante. Otro cúmulo de neuronas de dopamina es una parte esencial del “circuito de recompensa” que es responsable de las sensaciones de placer y, por desgracia, la adicción, como se explorará en el “Guardián de la salud: Drogas, neurotransmisores y adicción” en la página 750.

El mesencéfalo también contiene una porción de la **formación reticular**, que tiene un papel en el sueño y el insomnio, las emociones, y algunos movimientos y reflejos. La formación reticular consta de grupos interconectados de neuronas en el bulbo raquídeo, la protuberancia y el mesencéfalo, muchas de las cuales envían axones hacia el prosencéfalo. Estas neuronas reciben entrada de casi cada sentido, desde cada parte del cuerpo, y también desde muchas áreas del encéfalo. La formación reticular filtra las entradas sensoriales antes de llegar a regiones conscientes del encéfalo, lo que te permite leer y concentrarte ante la presencia de una variedad de estímulos distractores, como la música o el olor del café. El hecho de que una madre despierte al escuchar el llanto apagado de su bebé pero duerme a testifera de ruido de tráfico intenso en el exterior de su ventana demuestra la efectividad de la formación reticular en el tamizado de las entradas sensoriales.

El prosencéfalo incluye el tálamo, el hipotálamo y el cerebro

El **tálamo** canaliza la información sensorial desde todas partes del cuerpo hacia la corteza cerebral (véanse las Figs. 39-12a, b). De hecho, la entrada de todos los sentidos, excepto el olfato, pasan a través del tálamo en su camino hacia la corteza cerebral. Las señales que viajan desde la médula espinal, el cerebelo, el bulbo raquídeo, la protuberancia y la formación reticular también pasan a través del tálamo.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

¿Cómo te amo?

Aunque lejos de entenderse por completo, la emoción del amor en los seres humanos produce cambios en la actividad eléctrica y química del encéfalo que son similares a los que ocurren durante el enlazamiento de pares en los topillos de las praderas. Cuando las personas se enamoran, la oxitocina estimula la liberación de dopamina por parte de las neuronas en el mesencéfalo, que envía axones hacia varias partes del prosencéfalo. En el prosencéfalo, la dopamina contribuye a la vinculación emocional, la falta de miedo y juicio crítico del amado, y recuerdos cariñosos de los momentos pasados juntos. ¿Cuáles partes del prosencéfalo permiten experimentar estas emociones y recuerdos?

El **hipotálamo** (literalmente, “bajo el tálamo”) contiene muchos cúmulos de neuronas. Algunas liberan hormonas en la sangre o controlan la liberación de hormonas desde la hipófisis (véase el Capítulo 38). Otras partes del hipotálamo dirigen las actividades del sistema nervioso autónomo. El hipotálamo ayuda a mantener la homeostasis al influir la temperatura corporal, la ingesta de alimento, el equilibrio de agua, el ritmo cardíaco, la presión arterial, el ciclo menstrual y los ritmos circadianos.

El **cerebro** consta de dos **hemisferios cerebrales**. Cada hemisferio está compuesto por una **corteza cerebral** exterior; haces de axones, algunos que interconectan los dos hemisferios y otros que ligan los hemisferios con el mesencéfalo y el rombencéfalo; y varios cúmulos de neuronas bajo la corteza cerca del tálamo, que se describe a continuación (véanse las Figs. 39-12a, b).

Estructuras en el interior del cerebro Los **hipocampos** pareados, anidados en la base del cerebro (véase la Fig. 39-12b), son cruciales para la formación de recuerdos a largo plazo y por tanto se requieren para el aprendizaje, como se estudia más adelante en este capítulo. Los hipocampos son en particular importantes para el “aprendizaje de lugares” en la mayoría de los vertebrados, acaso en todos. Por ejemplo, los arrendajos azules, los arrendajos de Steller y los cascanueces almacenan semillas para el invierno y deben recordar dónde están sus escondites. Estas aves tienen hipocampos más grandes que la mayoría de las aves. En los seres humanos, los conductores de taxi de Londres, quienes deben recordar el laberinto de la ciudad de más de 25 mil calles, tienen hipocampos más grandes que el promedio; el aprendizaje repetido e intensivo de lugares hace que los hipocampos se vuelvan más grandes.

Los **ganglios basales** constan de estructuras profundas dentro del cerebro, así como la sustancia negra en el mesencéfalo (véase la Fig. 39-12b). Estas estructuras son importantes en el control global del movimiento. La parte motora de la corteza cerebral dirige movimientos específicos, como cuáles



Drogas, neurotransmisores y adicción

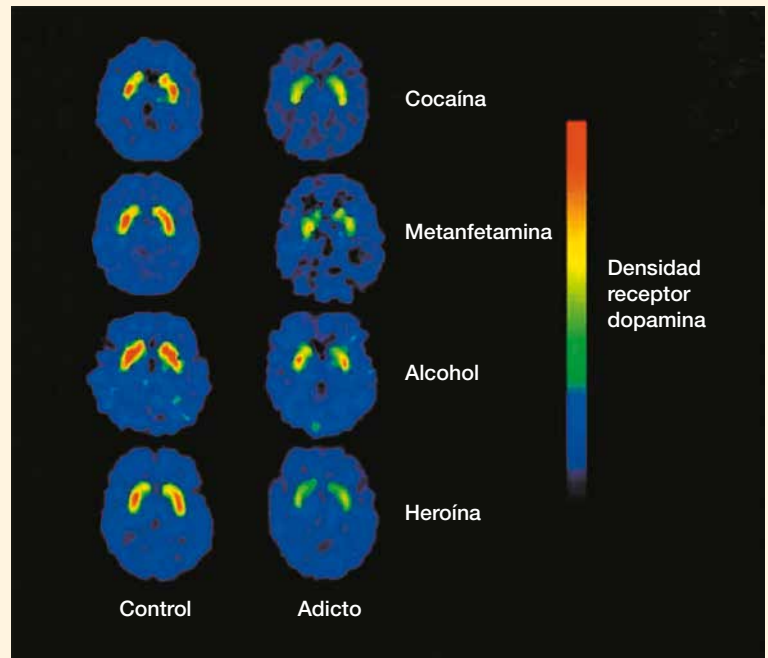
Es probable que conozcas a alguien que sea adicto. ¿Cómo es que sustancias como cocaína, alcohol y nicotina alteran tan profundamente las vidas de las personas? La respuesta se encuentra en cómo estas drogas afectan la acción neurotransmisora y cómo el sistema nervioso se adapta a dichos efectos.

Muchas drogas adictivas, incluyendo la cocaína, las metanfetaminas y el éxtasis (MDMA), se dirigen a sinapsis en el circuito de recompensa del encéfalo que usa los transmisores dopamina o serotonina. Por lo general, después de liberar un transmisor, las neuronas presinápticas en dichas sinapsis rápidamente bombean de vuelta la mayoría del transmisor, lo que en consecuencia limita sus efectos. Cocaína, metanfetaminas y éxtasis bloquean las bombas de dopamina o serotonina, o ambas, de modo que la concentración de transmisor aumenta alrededor de los receptores postsinápticos, lo que mejora la transmisión sináptica y aumenta los sentimientos de placer.

Cocaína y metanfetamina producen adicción sobre todo al bloquear las bombas de dopamina. Puesto que la dopamina hace que las personas se sientan bien, la cocaína y las metanfetaminas son enormemente gratificantes, lo que hace que los usuarios quieran repetir la experiencia. Mientras tanto, el encéfalo, en respuesta a la estimulación excesiva de dopamina, reduce el número de receptores de dopamina en las sinapsis y aumenta el número de bombas de dopamina (FIG. E39-3). Por tanto, cuando no se toman las drogas, el usuario siente un “bajón”, porque su circuito de recompensa tiene menos dopamina disponible (el número creciente de bombas remueve con rapidez dopamina de la hendidura sináptica) y menos receptores para responder a la poca dopamina que permanece. Con el tiempo, necesita más y más cocaína o metanfetamina sólo para sentirse bien, no para viajar: la persona se convierte en adicta.

Al bloquear las bombas de serotonina, el éxtasis produce un aumento temporal, pero masivo, de serotonina, la cual a su vez provoca el aumento en la liberación de oxitocina. Los usuarios reportan sensaciones de placer, energía creciente, sensibilidad aumentada, y mejor compenetración con otras personas. Los usuarios de éxtasis pueden incurrir en daño a largo plazo a las neuronas productoras de serotonina y pueden sufrir déficit de aprendizaje y memoria. El éxtasis también puede dañar las neuronas productoras de dopamina. Puesto que el éxtasis por lo general se toma en combinación con otras drogas recreativas, es difícil valorar su potencial para causar adicción. Sin embargo, aunque el éxtasis parece ser menos adictivo que la cocaína, metanfetamina o heroína, los usuarios de éxtasis con frecuencia necesitan mayores dosis con el paso del tiempo para lograr la misma recompensa y sufrir síndrome de abstinencia si se priven de la droga, los cuales son dos sellos prominentes de la adicción.

El alcohol estimula los receptores del neurotransmisor ácido gamma-aminobutírico (GABA), lo que en consecuencia mejora las señales neuronales inhibitorias, y bloquea los receptores de glutamato, lo que reduce las señales excitatorias. En conjunto, estos cambios producen los bien conocidos efectos relajantes del alcohol. Sin embargo, cuando una persona bebe con frecuencia, el encéfalo compensa al reducir los receptores de GABA y aumentar los receptores de glutamato. Sin alcohol, un alcohólico se siente agitado y nervioso; en resumen: sobreestimulado. Al inicio, el alcohol también aumenta la neurotransmisión de dopamina, de modo que el bebedor se siente



▲ **FIGURA E39-3 La adicción cambia el encéfalo** La exposición repetida a muchas drogas de abuso, incluidas cocaína, metanfetaminas, alcohol y heroína, produce una reducción en el número de receptores de dopamina en las áreas de recompensa del encéfalo, lo que conduce a la adicción. En estos escaneos TEP, rojo y amarillo representan las mayores concentraciones de receptores de dopamina; verde, azul y negro representan concentraciones decrecientes.

bien. Sin embargo, el consumo crónico de alcohol tanto suprime la liberación de dopamina como reduce el número de receptores de dopamina (véase Fig. E39-3). Estos efectos se combinan para producir adicción: un alcohólico necesita alcohol sólo para sentirse normal, y cada vez más para sentirse bien.

La nicotina en el humo de cigarrillo estimula receptores que por lo general responden a acetilcolina. La sobreestimulación de estos receptores activa otras neuronas que aumentan la liberación de dopamina, lo que en consecuencia contribuye a las propiedades agradables y adictivas del tabaquismo.

Para superar la adicción, los usuarios de drogas deben experimentar la miseria de un sistema nervioso privado de una droga a la cual se adaptaron. Aunque la liberación de transmisores y las concentraciones de receptores con el tiempo regresan a lo normal, el antojo de droga con frecuencia recurre de manera periódica, lo que sugiere que los encéfalos de los adictos se alteraron de manera permanente, en formas pobremente entendidas pero importantes.

EVALÚA LO SIGUIENTE Una compañía novel de medicamentos espera hacer su fortuna con una droga que bloquee receptores de dopamina, y anuncia una rápida cura para la adicción. Sin embargo, la mayoría de los pacientes abandonan los primeros ensayos clínicos. Si la compañía te contrata para resolver este problema, ¿cómo explicarías a los directores de la compañía que una alta tasa de abandonos es inevitable?

motoneuronas disparar para activar justo los músculos correctos para levantar un bolígrafo. Los ganglios basales son esenciales para la decisión de iniciar un movimiento particular y suprimir otros movimientos, por ejemplo, levantar el bolígrafo mas no intentar de manera simultánea peinar su cabello con la misma mano. Esta función se ilustra con más claridad mediante dos trastornos importantes de los ganglios basales. En la enfermedad de Parkinson, la sustancia negra se degenera, y las personas afectadas tienen muchos problemas para iniciar un movimiento: el síntoma de “congelación”. En la enfermedad de Huntington, los ganglios basales en el cerebro se degeneran, y las personas afectadas realizan movimientos involuntarios sin dirección.

La corteza cerebral es la delgada capa exterior de cada hemisferio cerebral, en la cual miles de millones de neuronas están empaçadas en una forma enormemente organizada en una hoja de apenas algunos milímetros de espesor. La corteza está plegada en *circunvoluciones*, que son crestas arrugadas que aumentan su área superficial a más de 1.6 m², ¡aproximadamente el área de una cama individual! Las neuronas en la corteza reciben información sensorial, la procesan, dirigen movimientos voluntarios, crean recuerdos y te permiten ser creativo e incluso vislumbrar el futuro. Las cortezas en los dos hemisferios se comunican mutuamente a través de una gran banda de axones, el **cuerpo calloso** (véanse las Figs. 38-12a, b).

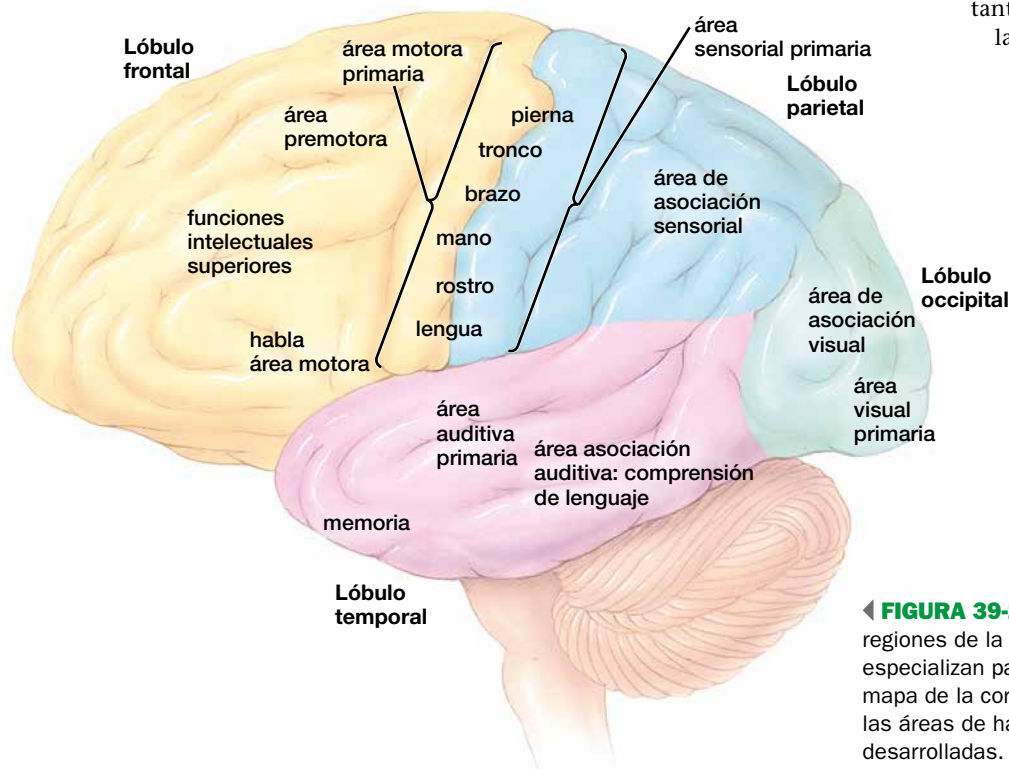
Cada hemisferio de la corteza cerebral está dividido en cuatro regiones anatómicas: los lóbulos frontales, parietales, occipitales y temporales (**FIG. 39-13**). La corteza también puede dividirse en regiones funcionales. Las áreas sensoriales primarias son regiones de los lóbulos parietal, temporal y occipital que reciben entrada desde sentidos como oídos, ojos, receptores de temperatura en la

piel, etcétera. En las áreas sensoriales primarias, estas entradas se convierten en impresiones subjetivas, como sonido, luz, calor o frío. Áreas de asociación cercanas interpretan los estímulos. Los sonidos, por ejemplo, pueden interpretarse como habla, música, ladridos de perro, y así por el estilo. Las áreas motoras primarias en el lóbulo frontal ordenan movimientos al estimular motoneuronas en la médula espinal que activan músculos, lo que te permite caminar a clase o jugar un videojuego. Un área adyacente en el lóbulo frontal, llamada área premotora, recibe entradas de las áreas de asociación sensorial y otras partes de la corteza y dirige el área motora para producir movimientos. La corteza prefrontal, la parte del lóbulo frontal situada justo detrás de los huesos de la frente, está involucrada en complejas funciones cerebrales como recuerdo a corto plazo, toma de decisiones, planificación para el futuro, y comportamientos sociales como predecir las consecuencias de las acciones y el control de la agresión.

Las neuronas en las áreas motoras de cada hemisferio de la corteza cerebral envían axones a través del rombencéfalo hacia la médula espinal. Los axones cruzan la línea media hacia el lado opuesto de la médula espinal, donde estimulan motoneuronas que inervan los músculos esqueléticos (véanse las Figs. 39-9 y 39-10). De igual modo, las rutas sensoriales desde la mayor parte del cuerpo entran a la médula espinal y cruzan sobre el lado opuesto en su camino hacia los dos hemisferios. Dado que las rutas sensorial y motora cruzan la línea media en su camino hacia y desde la corteza cerebral, el hemisferio izquierdo de la corteza recibe sensación del lado derecho del cuerpo y controla el movimiento del lado derecho del cuerpo. El hemisferio derecho percibe y controla el lado izquierdo del cuerpo.

El daño a la corteza producto de trauma, ictus o un tumor resulta en déficits específicos, como problemas con el habla, dificultad para leer, o la incapacidad para percibir o mover partes específicas del cuerpo, dependiendo de dónde ocurra el daño.

Históricamente, las capacidades de los pacientes con daño cerebral ofrecieron importante comprensión en la ubicación de las funciones cerebrales. Ahora, los neurocientíficos tienen avanzados métodos no invasivos para examinar el funcionamiento cerebral, como se describe en el “¿Cómo sabes eso? Neuroimagenología: Observación del cerebro en acción” en la página 752.

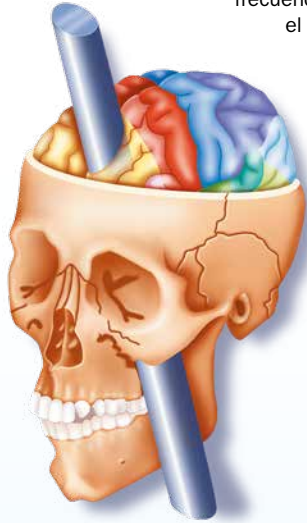


◀ **FIGURA 39-13** La corteza cerebral Diferentes regiones de la corteza cerebral izquierda humana se especializan para realizar funciones específicas. Un mapa de la corteza derecha sería similar, excepto que las áreas de habla y lenguaje no estarían tan bien desarrolladas.

¿CÓMO SABES ESO?

Neuroimagenología: Observación del cerebro en acción

Hasta hace unos 30 años, la única forma de estudiar las funciones de las diferentes partes del encéfalo era examinar los comportamientos y habilidades de las personas que sufrían lesiones cerebrales, con frecuencia en accidentes o guerras. Considera el caso de Phineas Gage. En 1848, Gage colocaba explosivos para limpiar



▲ **FIGURA E39-4 Un accidente revelador** Estudios del cráneo de Phineas Gage permitieron a los científicos recrear la ruta que tomó la barra de acero que atravesó su cabeza.

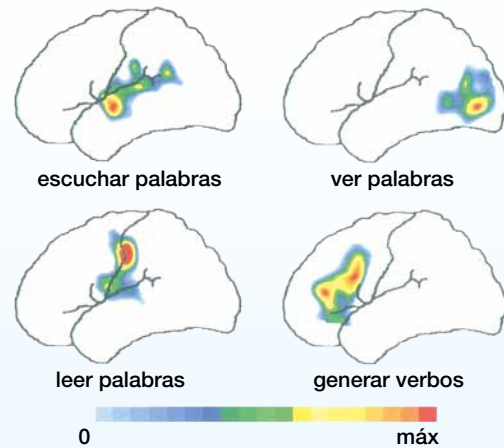
rocas de un tendido ferrocarrilero bajo construcción cuando la pólvora encendió de manera prematura. La explosión envió una barra de acero de 6 kilos a través de su cráneo, lo que dañó seriamente sus dos lóbulos frontales (**FIG. E39-4**). De manera sorprendente, Gage sobrevivió a sus heridas. Sin embargo, su personalidad cambió de manera radical. Antes del accidente, Gage era consciente, industrioso y agradable. Después de su recuperación, se volvió impetuoso, soez e incapaz de trabajar hacia una meta. Otros estudios de personas con lesiones cerebrales revelaron que muchas partes del encéfalo están enormemente especializadas. Un paciente con daño muy localizado en el lóbulo frontal izquierdo era incapaz de nombrar frutas y vegetales, aunque podía nombrar todo lo

demás. Algunas otras víctimas de daño cerebral localizado son incapaces de reconocer rostros.

Sin embargo, neurocientíficos modernos no necesitan depender de accidentes y enfermedades para revelar el funcionamiento cerebral. Tienen poderosas técnicas no invasivas para visualizar la

actividad en el cerebro intacto, incluidas la tomografía por emisión de positrones (TEP) y la imagenología por resonancia magnética funcional (IRMf, o fMRI por sus siglas en inglés). Ambas se apoyan en el hecho de que las regiones del cerebro que son más activas necesitan más energía; por tanto, usan más glucosa y atraen mayor flujo de sangre oxigenada que las regiones menos activas.

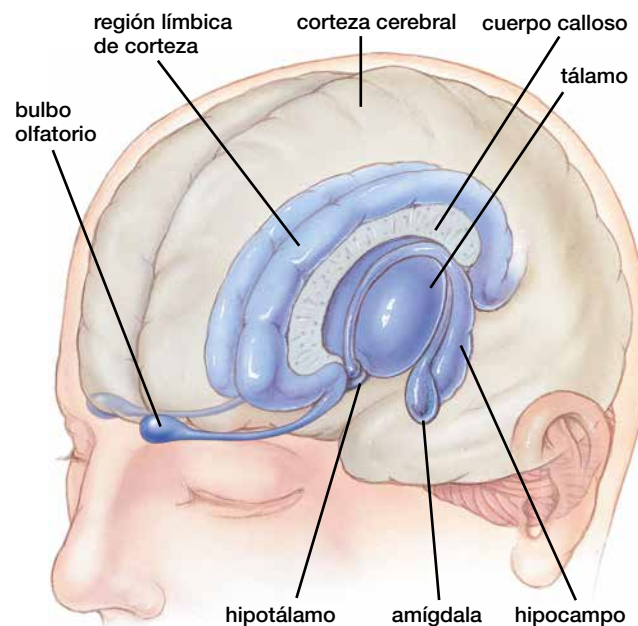
En un escaneo TEP típico, los científicos inyectan al sujeto con una forma radiactiva de glucosa y monitorizan los niveles de radiactividad, los cuales reflejan las diferencias en metabolismo de glucosa y por ende en actividad cerebral. Estas diferencias se traducen mediante una computadora en colores sobre imágenes del cerebro. Por ejemplo, escaneos TEP confirmaron que aspectos específicos del lenguaje ocurren en distintas áreas de la corteza cerebral (**FIG. E39-5**).



▲ **FIGURA E39-5 Ubicación de las tareas del lenguaje** Escaneos TEP revelan las diferentes regiones corticales involucradas en tareas relacionadas con el lenguaje. La escala varía de blanco (menor actividad cerebral) a rojo (mayor).

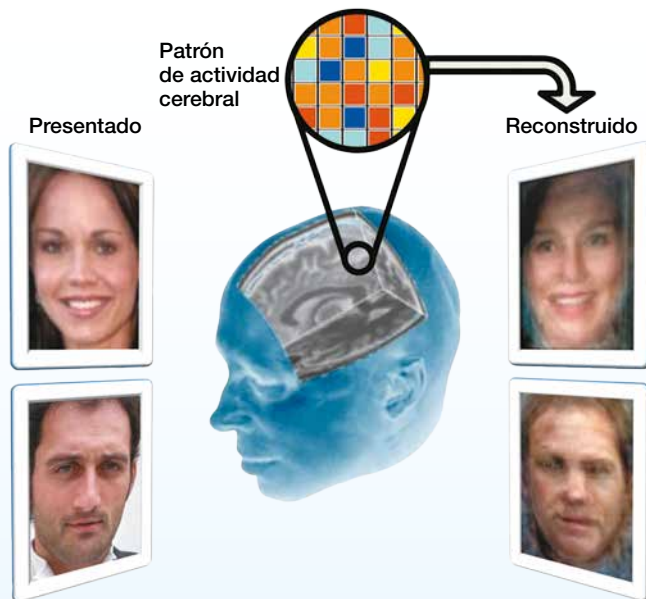
El sistema límbico contribuye a las emociones, los recuerdos y el mantenimiento de la homeostasis

El **sistema límbico** es un grupo diverso de estructuras del prosencéfalo, incluidos el hipotálamo, el hipocampo y la amígdala, así como regiones cercanas de la corteza cerebral, ubicadas en un anillo entre el tálamo y la corteza cerebral (**FIG. 39-14**). Estas estructuras ayudan a generar emociones como miedo, ira y deseo sexual. Por ejemplo, la estimulación eléctrica de cúmulos de neuronas en la **amígdala** produce sensaciones de placer, miedo o excitación sexual. El daño a la amígdala temprano en la vida elimina la capacidad tanto de sentir temor como de reconocer expresiones faciales de temor en otras personas. Varias áreas en el sistema límbico están innervadas mediante neuronas que contienen dopamina desde el mesencéfalo, y forman parte del circuito de recompensa responsable del placer, el amor y la adicción. El sistema límbico, en especial el hipotálamo, también es responsable de generar instintos, como hambre y sed, que son cruciales para mantener la



► **FIGURA 39-14 El sistema límbico**

La IRM funcional detecta diferencias en la forma en que la sangre oxigenada y desoxigenada responde a un poderoso campo magnético. Las regiones cerebrales activas pueden distinguirse con IRMf sin usar radiactividad. La IRM funcional también puede detectar actividad cerebral rápidamente cambiante mucho mejor que las TEP. En consecuencia, la IRMf se ha convertido en la herramienta favorita para ubicar las funciones cerebrales. Los escaneos con IRM se han usado para determinar las partes del cerebro que son más activas durante varios estados emocionales. Por ejemplo, cuando una persona está atemorizada, la amígdala se enciende. Cuando las personas enamoradas ven fotografías de sus amados, otras áreas en el cerebro se activan. La



▲ **FIGURA E39-6** La IRM funcional reconstruye rostros a partir de escaneos cerebrales. Algoritmos de computadora pueden usar datos de IRMf para traducir fotografías de rostros (izquierda) en copias razonables (derecha).

mayoría de estas mismas áreas también se activan mediante abuso de drogas, como la cocaína.

¿Cuánta información puede proporcionar una IRMf acerca de la actividad cerebral de las personas? Bueno, cuando se acopla con computadoras poderosas, la IRMf parece ser capaz de leer las mentes de las personas, al menos a nivel superficial. En 2014, motivados por una idea de investigación de estudiantes de pregrado, neurocientíficos de la Universidad Yale recolectaron datos de IRMf mientras las personas veían 300 “rostros de entrenamiento”. Computadoras usaron estos datos para asociar patrones específicos de actividad cerebral con características faciales particulares. Cuando los sujetos vieron después los rostros nuevos, la computadora pudo construir una aproximación burda de cómo se veían los nuevos rostros (**FIG. E39-6**). Cuando se les pidió elegir cuál de los dos rostros intentaba reconstruir la computadora, tanto personas inocentes como algoritmos de computadora eligieron el rostro correcto entre 60 y 70% de las veces.

CONSIDERA ESTO Al menos dos compañías comerciales, Sin Mentira IRM y Cephus, intentan desarrollar IRMf como detector de mentiras. Los detectores de mentiras convencionales (polígrafos) miden respiración, presión arterial, pulso y sudoración. Sobre el principio de que mentir es estresante, la expectativa es que un mentiroso mostrará respiración y pulso más rápidos, mayor presión arterial y más sudor. El Consejo Nacional de Investigación de Estados Unidos descubrió que las pruebas de polígrafo son de 80 a 90% precisas: mucho mejor que el azar, pero lejos de ser perfectas. Además, muchas personas pueden entrenarse para permanecer calmadas mientras mienten y engañan a los detectores de mentiras. La idea de usar IRMf para la detección de mentiras es intrigante porque la actividad cerebral es muy probable que difiera si alguien dice la verdad o dice una mentira. Si supones que la IRMf puede aplicarse a la detección de mentiras, ¿qué nivel de precisión crees que se debería requerir antes de permitir la IRMf como evidencia en los juzgados? ¿Y qué hay de las personas que pueden ser especialmente hábiles para mentir o que parecen ser incapaces de distinguir (o son indiferentes a) verdad y mentira?

homeostasis del cuerpo. Finalmente, se requieren algunas partes del sistema límbico para varios tipos de recuerdos, incluidos recuerdos de lugares (hipocampo) y situaciones de temor (amígdala).

Los lados izquierdo y derecho del cerebro están especializados para diferentes funciones

Aunque los dos hemisferios cerebrales son muy similares en apariencia, esta simetría no se extiende a las funciones. Ya viste que los dos hemisferios reciben información sensorial proveniente, y controlan movimientos, de lados opuestos del cuerpo. También existen grandes diferencias en el control de las funciones intelectuales.

A comienzos de la década de 1950, Roger Sperry, Michael Gazzaniga y otros investigadores estudiaron personas cuyos hemisferios fueron separados al cortar el cuerpo calloso para evitar la dispersión de epilepsia de un hemisferio al otro. Cortar el cuerpo calloso también evita que los dos hemisferios se comuniquen mutuamente. Sin embargo, la cirugía no afecta la entrada a los hemisferios desde los nervios ópticos, que siguen una

¿TE HAS PREGUNTADO ...

Uno de los fundamentos de la sociedad humana es la confianza en las buenas intenciones de otras personas. La oxitocina silencia la amígdala, lo que permite confiar en lugar de temer. Ello también ayuda a sentirse bien cuando haces cosas buenas por otras personas. Por desgracia, los artistas del engaño sacan ventaja de esto. Ellos parecen serviciales, amables y en ocasiones necesitados. Pretenden ofrecer a sus víctimas recompensas a cambio de confianza, lo que en consecuencia activa el sistema de confianza de oxitocina de la víctima.

por qué los artistas de la estafa engañan a sus víctimas?

ruta que hace que la mitad izquierda de cada campo visual se “vea” en el hemisferio derecho y la mitad derecha, en el hemisferio izquierdo (**FIG. 39-15**). Bajo condiciones cotidianas, incluso en alguien con un cuerpo calloso seccionado, los movimientos

oculares rápidos informan a ambos hemisferios acerca de los campos visuales izquierdo y derecho. Para investigar las respuestas individuales de cada hemisferio ante las entradas visuales, los investigadores diseñaron un ingenioso artefacto que proyecta diferentes imágenes en los campos visuales izquierdo y derecho y por tanto envía diferentes señales a cada hemisferio.

Cuando los neurocientíficos proyectaron una imagen de una figura desnuda hacia el campo visual izquierdo, los sujetos o sonreían o se sonrojaban, pero afirmaban no haber visto nada. La misma figura proyectada hacia el campo visual derecho se describía con facilidad de manera verbal. Esto y experimentos posteriores más complejos en personas con cerebros intactos revelaron que el cerebro humano está *lateralizado*: el hemisferio izquierdo domina la realización de algunas funciones, y el hemisferio derecho domina otras. En la mayoría de las personas, el hemisferio izquierdo domina sobre el habla, la lectura, la escritura, la comprensión de lenguaje y las matemáticas de repetición (como sumar o multiplicar números). El hemisferio derecho es superior al izquierdo en habilidades musicales, habilidad artística, reconocimiento de rostros, visualización espacial y la capacidad para reconocer y expresar emociones.

Sin embargo, la dicotomía izquierdo-derecho no es completa. Por ejemplo, los medios de comunicación con frecuencia dicen que el hemisferio izquierdo es dominante para matemáticas. Sin embargo, aunque el hemisferio izquierdo por lo general domina en matemáticas de repetición, el hemisferio derecho

tiende a ser dominante en tareas como estimar cantidades, por ejemplo, que las personas adivinen cuántas canicas hay en un frasco. Más aún: a pesar del frecuente consejo de autosuperación de “usar el lado creativo (derecho) de tu cerebro”, es incorrecta una dualidad simple cerebro izquierdo lógico/cerebro derecho creativo.

Si es necesario, los hemisferios pueden reestructurarse para asumir nuevas funciones. Una persona que haya sufrido un ictus que dañó el hemisferio izquierdo por lo general muestra síntomas como pérdida de la capacidad de habla. Estos déficits con frecuencia pueden superarse en parte a través de entrenamiento, aun cuando el hemisferio izquierdo en sí no se haya recuperado. Esta observación sugiere que el hemisferio derecho tiene ciertas capacidades de lenguaje que pueden desarrollarse aún más, si es necesario.

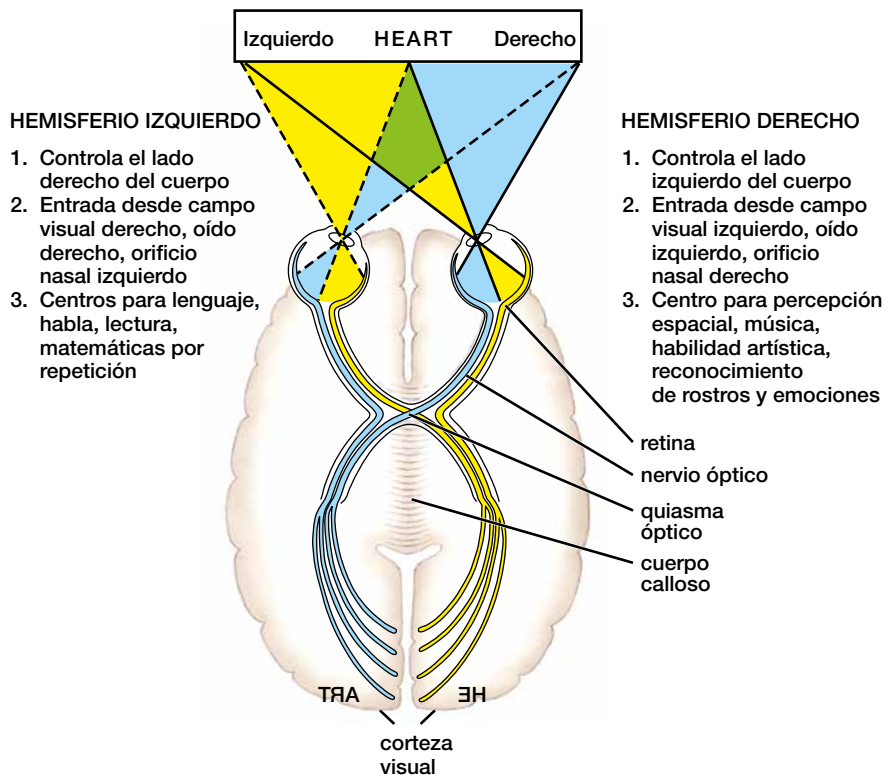
La mayoría de los vertebrados tienen cerebros lateralizados

Las personas no son los únicos animales con cerebros lateralizados. Muchos peces, reptiles y anfibios de manera preferente atrapan a sus presas en su lado derecho, y usan su hemisferio izquierdo para controlar el movimiento. Alrededor de 80% de las ballenas jorobadas también se alimenta en su lado derecho; es interesante que esto no sea muy diferente del porcentaje de personas diestras, que varios estudios colocan en 70 a 95%. La mayoría de las aves controlan el canto, más o menos el equivalente aviar

del habla, con sus hemisferios izquierdos. ¿Por qué los cerebros vertebrados están lateralizados? Experimentos en pollos sugieren con fuerza que los cerebros lateralizados procesan la información de manera más eficiente que los cerebros simétricos, lo que ofrece una ventaja selectiva que ha persistido a lo largo de la evolución vertebrada.

Aprendizaje y memoria involucran cambios bioquímicos y estructurales en partes específicas del cerebro

La mayoría de neurobiólogos y psicólogos están de acuerdo en que el aprendizaje tiene dos fases: **memoria a corto plazo** y **memoria a largo plazo**. Por ejemplo, cuando lees una receta para galletas con chispas de chocolate, tal vez recuerdes “2¼ tazas de harina” el tiempo suficiente como para medir la harina y ponerla en el tazón, pero es probable que no recuerdes la cantidad correcta meses después. Esto es memoria a corto plazo, la cual por lo general dura minutos o menos y tiene una capacidad muy limitada para almacenar información. Sin embargo, si haces las mismas galletas dos veces a la semana durante varios meses, probablemente ya no necesitarás la receta: se almacenó en memoria a largo plazo. Un chef profesional puede tener varias recetas, e información acerca de cientos de ingredientes, almacenados en la memoria a largo plazo, que parece no tener limitaciones prácticas de tamaño.



▲ **FIGURA 39-15 Especialización de los hemisferios cerebrales** Cada mitad de la retina de cada ojo “ve” el campo visual opuesto. Los axones de las medias retinas que ven el campo visual izquierdo envían información hacia el hemisferio derecho, y viceversa. Por tanto, con un rápido vistazo a la palabra “heart” (corazón; antes de que tengas la oportunidad de mover tus ojos), el hemisferio derecho percibiría “he” y el hemisferio izquierdo percibiría “art”. Además de recibir entradas de diferentes partes del campo visual, los dos hemisferios en general controlan los lados opuestos del cuerpo y están especializados para varias funciones.

Los lóbulos frontal y parietal de la corteza cerebral, el hipocampo y algunos de los ganglios basales en lo profundo del cerebro son sitios importantes de memoria a corto plazo. La mayoría de la memoria a corto plazo tal vez requiere la actividad repetida de un circuito neuronal particular en el cerebro. En tanto el circuito esté activo, la memoria permanece. En otros casos, la memoria a corto plazo puede depender de cambios bioquímicos de corta duración que temporalmente refuerzan las sinapsis entre neuronas específicas.

En contraste, la memoria a largo plazo parece ser estructural. Puede requerir la formación de nuevas conexiones sinápticas de larga duración entre neuronas o reforzamiento a largo plazo de las sinapsis existentes (por ejemplo, al aumentar la liberación de neurotransmisores o aumentar el número de receptores para el neurotransmisor). Para muchos recuerdos, incluidos los de lugares, hechos y eventos específicos, convertir la memoria a corto plazo en memoria a largo plazo involucra al hipocampo, que se cree procesa los recuerdos nuevos y tanto los almacena en la memoria a largo plazo como los transfiere a la corteza cerebral para almacenamiento de incluso más largo plazo. Aunque la memoria a largo plazo tal vez reside en muchas áreas del cerebro, alguna

investigación sugiere que los lóbulos temporal y frontal son en particular importantes. El cerebelo y los ganglios basales son cruciales para el aprendizaje y el almacenamiento de hábitos y habilidades físicas (aprendizaje motor).

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- distinguir entre los sistemas nerviosos central y periférico, y los sistemas nerviosos somático y autónomo?
- describir el sistema nervioso autónomo y sus divisiones, y ofrecer algunos ejemplos de actividades controladas por cada división?
- etiquetar diagramas del cerebro humano y médula espinal, mencionar las estructuras principales y describir sus funciones?
- describir las diferentes funciones que por lo general están controladas por las mitades izquierda y derecha de los hemisferios cerebrales humanos?
- distinguir entre las memorias a corto y largo plazos?

ESTUDIO DE CASO / OTRO VISTAZO

¿Cómo te amo?

“... el cielo está aquí,
donde vive Julieta.”

—Romeo y Julieta,
acto III, escena III

¿Qué ocurre en el cerebro humano cuando uno se enamora? Aunque las personas no sólo son grandes topillos de las praderas, las personas y los topillos muestran sorprendentes semejanzas tanto en funcionamiento cerebral como en hormonas durante los encuentros emocionales. Por ejemplo, los niveles de oxitocina aumentan en mujeres y hombres durante el sexo, tal como ocurre en los topillos de las praderas. La oxitocina también reduce el estrés e inhibe la amígdala, lo que reduce el temor a otros, lo cual probablemente es un prerrequisito importante para la formación de lazos emocionales de larga duración con otra persona. Las imágenes por resonancia magnética muestran que partes del cerebro humano que contienen oxitocina y dopamina, incluidas las áreas de recompensa, se activan fuertemente cuando a las personas se les muestran imágenes de sus amantes, mas no tanto cuando se les muestran imágenes de personas igualmente atractivas por quienes no sienten lazos emocionales. Por ende, en los seres humanos, como en los topillos, la oxitocina probablemente tiene un importante papel en la atracción

y el compromiso. Dada la prevalencia de los amoríos de una noche y el adulterio, la oxitocina no garantiza la monogamia, pero parece ayudar.

¿Y qué hay de los diferentes tipos de amor? Escaneos cerebrales revelan que algunas de las mismas áreas cerebrales se activan con fotografías de amantes y de hijos. Otras áreas se activan por uno o el otro, mas no por ambos. Incluso otras áreas cerebrales, en particular las involucradas en la toma de decisiones cruciales y el juicio social, se apagan, al menos mientras se observan amantes o hijos.

CONSIDERA ESTO Cuando se rocía en la nariz, lo cual proporciona acceso directo a las neuronas olfatorias y el cerebro, la oxitocina aumenta la confianza, incluso entre completos extraños. Tú puedes comprar oxitocina en línea, en forma de colonia, perfume o aerosol nasal. La afirmación es que estos productos de oxitocina harán que otras personas confíen más en ti, lo que en consecuencia ayudará tanto en los negocios como en las conquistas sexuales. Si supones que usar colonia de oxitocina produce una concentración suficientemente alta de oxitocina en el aire que afecta el cerebro de alguien, ¿la usarías? ¿Por qué sí o por qué no?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

39.1 ¿Cuáles son las estructuras y funciones de las neuronas?

Una neurona tiene cuatro funciones principales, que se reflejan en su estructura: (1) las dendritas reciben información del ambiente o desde

otras neuronas; (2) el cuerpo celular suma las señales eléctricas de las sinapsis en las dendritas y en el mismo cuerpo celular, y el potencial eléctrico resultante determina si la neurona produce o no un potencial de acción; (3) el axón conduce el potencial de acción hacia su terminal sináptica, y (4) las terminales sinápticas liberan neurotransmisores que transmiten la señal hacia otras neuronas, músculos o glándulas.

39.2 ¿Cómo producen y transmiten información las neuronas?

Una neurona no estimulada mantiene un potencial de reposo negativo dentro de la célula. Las señales recibidas desde otras neuronas son pequeños cambios en potencial que se desvanecen rápidamente, llamados potenciales postsinápticos. Los potenciales postsinápticos inhibitor y excitatorio (PPSI y PPSE) hacen que la neurona tenga menos o más probabilidad, respectivamente, para producir un potencial de acción. Si los potenciales postsinápticos, sumados dentro del cuerpo celular, llevan la neurona a un umbral, se disparará un potencial de acción. Un potencial de acción es una ola de carga positiva que viaja, sin disminuir su magnitud, a lo largo de un axón hacia sus terminales sinápticas.

Una sinapsis consta de la terminal sináptica de la neurona presináptica, una región especializada de la neurona postsináptica y la hendidura sináptica entre las neuronas. Neurotransmisores desde la neurona presináptica, liberados en respuesta a un potencial de acción, se difunden a través de la hendidura sináptica, se ligan a receptores en la membrana plasmática de la célula postsináptica y producen o un PPSE o un PPSI.

39.3 ¿Cómo procesa la información y controla el comportamiento el sistema nervioso?

Las rutas neuronales por lo general tienen cuatro elementos: (1) neuronas sensoriales, (2) interneuronas, (3) motoneuronas y (4) efectores (musculares o glándulas). Estos elementos realizan cuatro operaciones: (1) determinan el tipo de estímulo, (2) determinan y señalan la intensidad del estímulo, (3) integran información proveniente de muchas fuentes y (4) dirigen comportamientos adecuados.

39.4 ¿Cómo está organizado el sistema nervioso?

Los sistemas nerviosos pueden ser difusos (distribuidos a lo largo del cuerpo, por lo general en animales con simetría radial) o centralizados (con la mayoría de los sentidos y el sistema nervioso en la cabeza, en los animales con simetría bilateral). Los sistemas nerviosos complejos son centralizados.

39.5 ¿Cuáles son las estructuras y funciones del sistema nervioso humano?

El sistema nervioso de los seres humanos y otros mamíferos consta del sistema nervioso central y el sistema nervioso periférico. Este último está dividido en porciones sensorial y motora. La porción motora consta del sistema nervioso somático (que controla el movimiento voluntario) y el sistema nervioso autónomo (que dirige las respuestas involuntarias). El sistema nervioso autónomo se subdivide aún más en las divisiones simpática y parasimpática.

El sistema nervioso central consta del encéfalo y la médula espinal, la cual contiene neuronas que controlan los músculos voluntarios y el sistema nervioso autónomo; neuronas que se comunican con el encéfalo y otras partes de la médula espinal; axones que se dirigen hacia y desde el encéfalo, y rutas neuronales para reflejos y ciertos comportamientos simples.

El encéfalo consta de tres partes: rombencéfalo, mesencéfalo y prosencéfalo. El rombencéfalo consta del bulbo raquídeo y la protuberancia (puente de Varolio), que controlan funciones involuntarias, y el cerebelo, que coordina actividades motoras complejas. En los seres humanos, el pequeño mesencéfalo contiene cúmulos de neuronas que ayudan a controlar el movimiento, la excitación y las emociones. El mesencéfalo y el rombencéfalo contienen la formación reticular, que es un filtro y relevo para los estímulos sensoriales. El prosencéfalo incluye el tálamo, una estación de relevo sensorial que envía información hacia y desde centros conscientes en el prosencéfalo; el hipotálamo, que es responsable de mantener la homeostasis y dirige gran parte de

la actividad del sistema nervioso autónomo, y el cerebro, el centro para el procesamiento de información, la memoria y el inicio de acciones voluntarias. La corteza cerebral incluye áreas sensoriales y motoras primarias, junto con áreas de asociación que analizan la información sensorial y planifican movimientos. Un grupo de estructuras del prosencéfalo llamadas sistema límbico contribuyen al mantenimiento de la homeostasis, el aprendizaje y el almacenamiento de recuerdos, y la percepción y expresión de emociones.

Los hemisferios cerebrales están especializados. En general, el hemisferio izquierdo controla el lado derecho del cuerpo y domina el habla, la lectura, la escritura, la comprensión de lenguaje y la capacidad matemática por repetición. El hemisferio derecho controla el lado izquierdo del cuerpo y se especializa en el reconocimiento de rostros y las relaciones espaciales, la producción de habilidades artísticas y musicales, y el reconocimiento y la expresión de emociones.

La memoria tiene dos etapas: la memoria a corto plazo es eléctrica o química, mientras que la memoria a largo plazo tal vez involucra cambios estructurales que aumentan la efectividad o el número de sinapsis. El hipocampo es un importante sitio para la transferencia de información desde la memoria a corto plazo hacia la memoria a largo plazo.

Términos clave

amígdala	752	nervio	735
axón	735	neurona	734
barrera hematoencefálica	745	neurona	
bomba sodio-potasio		postsináptica	737
(Na ⁺ -K ⁺)	738	neurona	
bulbo raquídeo	747	presináptica	737
cerebelo	747	neurona sensorial	740
cerebro	749	neurotransmisor	735
corteza cerebral	749	potencial de acción	735
cuerpo caloso	751	potencial de reposo	736
cuerpo celular	735	potencial postsináptico	
dendrita	735	(PPS)	737
división parasimpática	745	potencial postsináptico	
división simpática	745	excitatorio (PPSE)	738
efector	741	potencial postsináptico	
encéfalo	743	inhibidor (PPSI)	738
formación reticular	749	prosencefalo	747
ganglio	743	protuberancia (puente	
ganglio basal	749	de Varolio)	747
ganglio de la raíz dorsal	746	red nerviosa	743
glía	734	reflejo	746
hemisferio cerebral	749	rombencéfalo	747
hendidura sináptica	737	sinapsis	735
hipocampo	749	sistema límbico	752
hipotálamo	749	sistema nervioso	
integración	738	autónomo	745
interneurona	741	sistema nervioso central	
materia blanca	746	(SNC)	743
materia gris	746	sistema nervioso periférico	
médula espinal	743	(SNP)	743
memoria a corto plazo	754	sistema nervioso	
memoria a largo plazo	754	somático	745
mesencéfalo	747	tálamo	749
mielina	736	terminal sináptica	735
motoneurona	741	umbral	736

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- Un cambio en el voltaje a través de la membrana plasmática de una neurona que hace que la neurona tenga menos probabilidad para disparar un potencial de acción es
 - un cambio que hace menos negativo el potencial de reposo.
 - un potencial postsináptico excitatorio.
 - un potencial postsináptico inhibitorio.
 - un cambio que reduce el umbral.
- Por lo general, los neurotransmisores los libera una
 - neurona presináptica.
 - neurona postsináptica.
 - célula muscular.
 - célula glandular.
- Las funciones corporales autónomas como la respiración y el tragar están controladas por
 - la protuberancia y el bulbo raquídeo.
 - el tálamo.
 - el mesencéfalo.
 - la corteza cerebral.
- Jane sufre un ictus y ya no puede hablar o comprender el lenguaje. El ictus muy probablemente dañó su
 - hemisferio cerebral izquierdo.
 - hemisferio cerebral derecho.
 - bulbo raquídeo.
 - cerebelo.
- El aprendizaje de lugares requiere el _____, mientras que el aprendizaje motor por lo general requiere el _____.
 - mesencéfalo; cerebelo
 - hipotálamo; lóbulo occipital
 - cerebelo; hipocampo
 - hipocampo; cerebelo
- Cuando un potencial de acción llega a una terminal sináptica, produce la liberación de un químico llamado _____. Este químico se liga a proteína _____ sobre la célula postsináptica, lo produce un cambio en potencial. Si la célula postsináptica se vuelve menos negativa, este cambio en potencial se llama _____. Si la célula postsináptica se vuelve más negativa, se llama _____.
 - _____ es parte del sistema nervioso periférico que inerva músculos esqueléticos. Los músculos lisos y glándulas están inervadas por _____, que tiene dos divisiones: el _____, activo durante "pelea o huida", y el _____, activo durante "descanso y digestión".
 - El rombencéfalo humano consta de tres partes: _____, _____ y _____. Uno de éstos, _____ es importante para coordinar movimientos complejos como escribir en un teclado.
 - La corteza cerebral consta de cuatro lóbulos: _____, _____, _____ y _____. Los centros visuales se ubican en el lóbulo _____. Las áreas motoras primarias están en el lóbulo _____.

Preguntas de repaso

- Elabora el diagrama de una sinapsis. ¿Cómo se transmiten las señales desde una neurona hasta otra en una sinapsis?
- ¿Cómo el encéfalo percibe la intensidad de un estímulo? ¿El tipo de estímulo?
- ¿Cuáles son los cuatro elementos de una ruta neuronal, comenzando con una neurona sensorial y terminando con un músculo? Describe cómo funcionan estos elementos en el reflejo de retirada de dolor en los seres humanos.
- Dibuja una sección transversal de la médula espinal. ¿Qué tipos de neuronas se ubican en la médula espinal? Explica por qué cortar la médula espinal paraliza el cuerpo abajo de donde ocurre el corte.
- Describe las funciones de las siguientes partes del encéfalo humano: bulbo raquídeo, cerebelo, formación reticular, tálamo, amígdala y corteza cerebral.
- ¿Qué estructura conecta los dos hemisferios cerebrales? Describe las funciones usuales de cada hemisferio.
- Explica las diferencias entre memoria a corto plazo y memoria a largo plazo.

Llena los espacios

- Una célula nerviosa individual, también llamada _____, incluye estructuras especializadas para realizar diferentes funciones. El extremo de "entrada" de una célula nerviosa, llamado _____, recibe información del ambiente o desde otras células nerviosas. El _____ contiene el núcleo y otros organelos típicos de una célula eucarionte. Las señales eléctricas se envían a través de _____, una larga hebra delgada que conduce hacia _____, donde la célula nerviosa envía su señal hacia otras células.
- Cuando no se estimulan, las neuronas tienen una carga eléctrica a través de sus membranas llamada potencial de reposo. Este potencial es carga _____ interior. Cuando una neurona recibe un estímulo suficientemente grande, y alcanza un potencial llamado _____, produce un potencial de acción. Esto hace que la neurona adquiera carga _____ en su interior.

Aplicación de conceptos

- Si los axones de las neuronas de la médula espinal humana no estuvieran mielinizados, ¿esperarías que la médula espinal fuese más larga o más corta? ¿Te moverías más rápido o más lento? Explica tus respuestas.
- ¿Cuál es el valor adaptativo de los reflejos? ¿Por qué todos los comportamientos no podrían estar controlados mediante reflejos?

40

LOS SENTIDOS

ESTUDIO DE CASO

Oídos biónicos

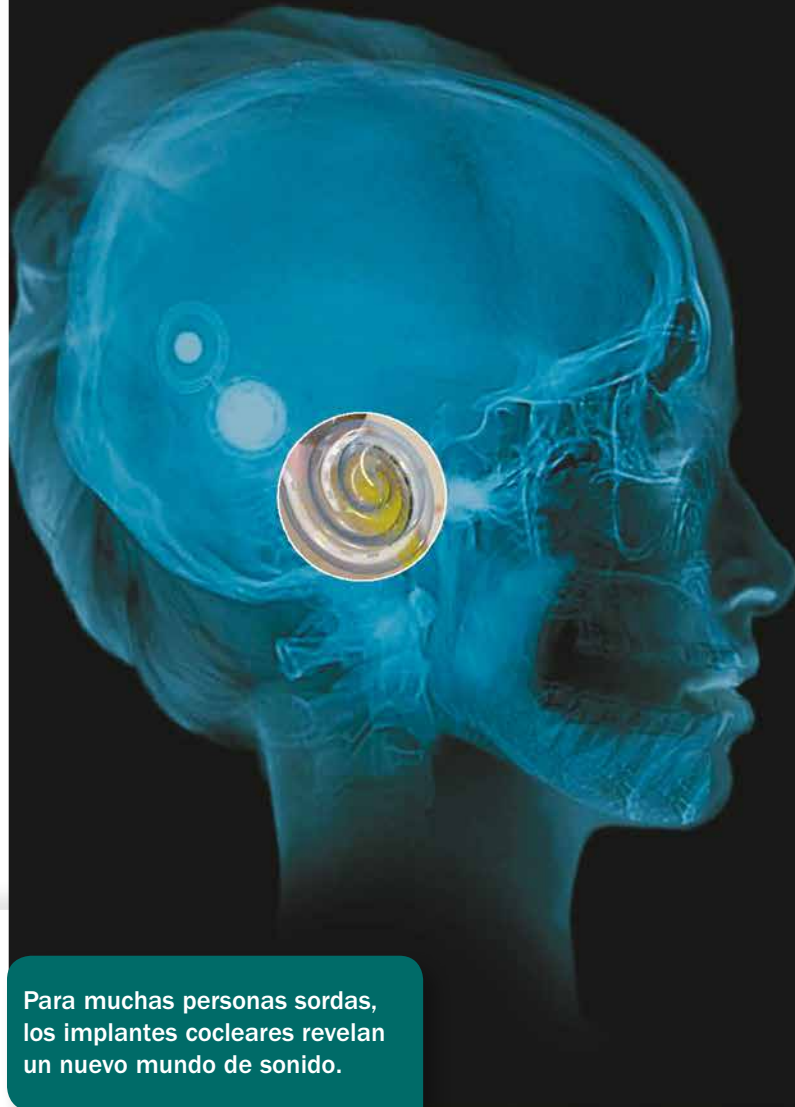
SAMANTHA BRILLING DOWNTON nació con deterioro auditivo, aunque no totalmente sorda. Ella usó auxiliares auditivos durante muchos años, pero no le proporcionaban audición normal. Los sonidos que la mayoría de las personas dan por sentados le faltaban a Samantha, incluyendo música y conversaciones con sus amigos. En la actualidad, ella puede escuchar casi de manera normal, gracias a un implante coclear. Como aprenderás en este capítulo, la cóclea es la parte del oído que convierte el sonido en señales eléctricas, que luego viajan en el nervio auditivo hacia el encéfalo. Un implante coclear es un dispositivo controlado mediante microprocesador que en forma parcial sustituye la función de la cóclea en las personas con deterioro auditivo al convertir el sonido en pulsos eléctricos que estimulan el nervio auditivo.

Aunque no tiene audición perfecta, Samantha ahora puede disfrutar la música, sostener una conversación en una habitación ruidosa y saber cuando alguien fuera de su vista la llama. De hecho, puede escuchar tan bien que ha tenido empleos exitosos que requieren

Para muchas personas sordas, los implantes cocleares revelan un nuevo mundo de sonido.

comunicación verbal precisa, incluidos fungir como recepcionista en el centro de alumnos de su universidad, servir como voluntaria en un hospital y ahora trabajar como coordinadora de mercadeo en el Centro Auditivo-Verbal de Atlanta.

¿Cómo los oídos producen la sensación de sonido? ¿Cómo puede el encéfalo entender los impulsos eléctricos, ya sean generados biológica o biómicamente, como el habla, los cantos de aves o la música? ¿Y qué hay de los otros sentidos: cómo percibes el olor de los pinos, los colores de las flores que florecen, la sensación sedosa de la piel de un bebé o la “quemadura” de la pimienta?



DE UN VISTAZO

- 40.1** ¿Cómo perciben su entorno los animales?

40.2 ¿Cómo se percibe la temperatura?

40.3 ¿Cómo se detectan los estímulos mecánicos?
- 40.4** ¿Cómo se detecta el sonido?

40.5 ¿Cómo se detectan la gravedad y el movimiento?

40.6 ¿Cómo se percibe la luz?
- 40.7** ¿Cómo se perciben los químicos?

40.8 ¿Cómo se percibe el dolor?

40.1 ¿CÓMO PERCIBEN SU ENTORNO LOS ANIMALES?

Tal vez tú estás acostumbrado a la noción de que los animales tienen cinco sentidos: tacto, oído, vista, olfato y gusto. Sin embargo, casi todos los animales también detectan muchos otros estímulos, como temperatura y gravedad. Algunos pueden detectar campos magnéticos o eléctricos y usar esta información para moverse en agua turbia, migrar o encontrar presas. Los animales también necesitan evaluar su ambiente interno, incluso condiciones como los niveles de oxígeno, el pH sanguíneo, la temperatura corporal y cuán llenas están sus vejigas.

Toda percepción sensorial comienza con un **receptor**: una molécula, célula o estructura multicelular que produce una respuesta cuando sobre ella actúa un estímulo. Un **receptor sensorial** es una célula especializada (con frecuencia una neurona) que produce una señal eléctrica en respuesta a un estímulo ambiental; esto es: traduce un estímulo ambiental en el lenguaje del sistema nervioso. Los receptores sensoriales pueden agruparse en cinco grandes categorías, de acuerdo con los estímulos a los que responden (**TABLA 40-1**).

Muchos receptores sensoriales son células nerviosas con dendritas especializadas, con frecuencia llamadas terminaciones nerviosas libres, que se ubican en la piel, los tractos digestivo y respiratorio, la vejiga y muchas otras partes corporales. Las membranas plasmáticas de dichas dendritas contienen proteínas receptoras que responden a estímulos como calor, frío o contacto. Otros receptores sensoriales se alojan en **órganos sensoriales**, una estructura que incluye tanto receptores sensoriales como estructuras accesorias que tienen papeles esenciales en la detección

de estímulos específicos. Los órganos sensoriales más familiares son los ojos y los oídos, que contienen estructuras accesorias como el cristalino y el tímpano. Sin embargo, los receptores sensoriales para vibración, presión, olores y sabores también se ubican dentro de órganos sensoriales. Quizás el ejemplo más sorprendente de la importancia de las estructuras accesorias para la recepción sensorial ocurre en el oído interno mamífero. Como se describirá en las secciones 40.4 y 40.5, las estructuras accesorias que encierran células receptores sensoriales idénticas determinan si dichas células responden al tirón de la gravedad, al movimiento de la cabeza o a notas musicales.

Los sentidos informan al cerebro acerca de la naturaleza y la intensidad de los estímulos ambientales

Para que la información sensorial acerca del ambiente sea útil, el encéfalo debe determinar la naturaleza del estímulo (por ejemplo, luz o sonido) y la fuerza, o **intensidad**, del estímulo (luz brillante o apagada, sonidos fuertes o tenues, etcétera). Todos los receptores sensoriales producen señales eléctricas en respuesta a estímulos ambientales, y toda la información sensorial a final de cuentas llega al encéfalo como potenciales de acción que viajan en axones que conectan el órgano sensorial al encéfalo (véase el Capítulo 39). Dado que todos los potenciales de acción son fundamentalmente iguales, ¿cómo puede el encéfalo reconocer la naturaleza e intensidad de un estímulo?

Toda célula receptora sensorial contiene moléculas receptoras que responden a algunos estímulos y no a otros. Más aún: cada receptor sensorial está ligado a un conjunto específico de

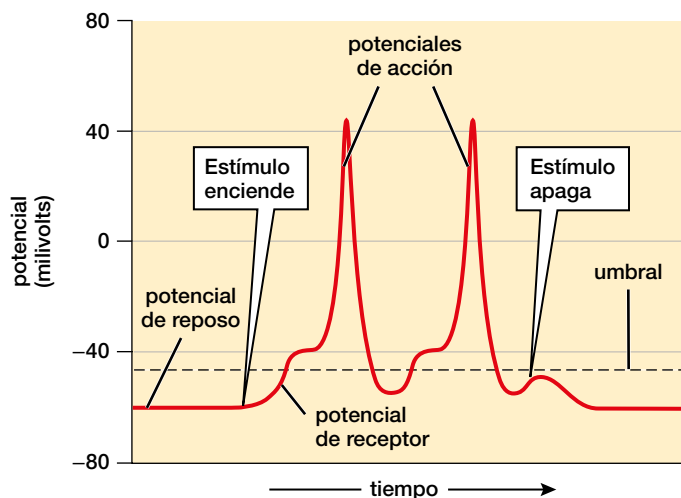
TABLA 40-1 Principales categorías de receptores sensoriales vertebrados			
Categoría de receptor	Estímulos	Tipo de célula sensorial	Ubicación
Termorreceptor	Calor, frío	Terminación nerviosa libre	Piel, encéfalo
Mecanorreceptor	Vibración producida por ondas sonoras, movimiento o gravedad	Célula pilosa	Oído interno
	Vibración, presión, contacto	Terminaciones nerviosas libres y terminaciones rodeadas por estructuras accesorias	Piel
	Estiramiento	Terminaciones nerviosas especializadas en músculos o articulaciones	Músculos, tendones
Fotorreceptor	Luz	Barras, conos	Retina del ojo
Quimiorreceptor	Olor (moléculas transportadas en aire)	Receptor olfatorio	Cavidad nasal
	Gusto (moléculas transportadas en agua)	Receptor de gusto	Lengua y cavidad oral
Receptor de dolor	Químicos liberados por lesión tisular; calor o frío extremos; estiramiento excesivo; ácido	Terminación nerviosa libre	Dispersas en el cuerpo

axones que conectan a ubicaciones particulares en el encéfalo o la médula espinal. La actividad eléctrica en estas regiones cerebrales se interpreta entonces como una forma específica de percepción sensorial. En los mamíferos, por ejemplo, las neuronas que detectan olores envían axones hacia una parte del encéfalo llamado bulbo olfatorio. La actividad de conjuntos específicos de neuronas en el bulbo olfatorio resulta en la percepción de olores únicos, como café o rosas.

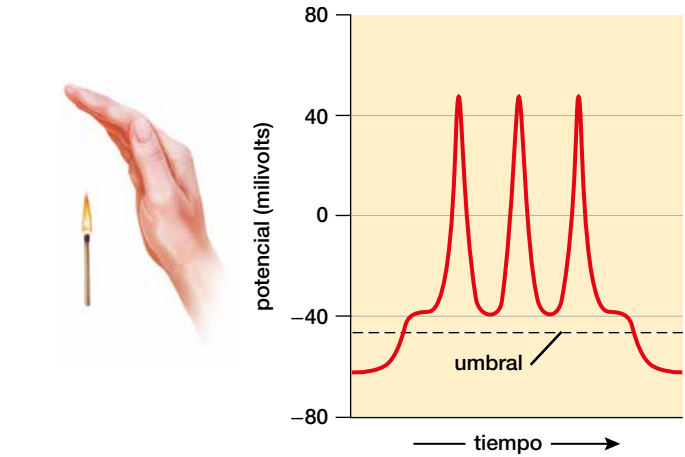
La vinculación de tipo de estímulo con receptor sensorial con axones que conducen hacia una región cerebral particular proporciona el primer principio de la percepción sensorial. La naturaleza de un estímulo está codificada por cuáles neuronas se activan en el encéfalo.

Cuando una célula receptora sensorial se estimula, produce una señal eléctrica llamada **potencial de receptor** (FIG. 40-1). A diferencia de los potenciales de acción, que siempre tienen el mismo tamaño (véase el Capítulo 39), los potenciales de receptor varían en tamaño con la intensidad de un estímulo: mientras más fuerte es el estímulo, más grande es el potencial de receptor (FIG. 40-2). Algunas células receptoras sensoriales, como las que detectan el contacto o la temperatura de la piel, son neuronas con axones que conectan hacia el sistema nervioso central (SNC). En estas células, un potencial de receptor puede cruzar el umbral y disparar potenciales de acción. Un pequeño potencial de receptor puede apenas alcanzar el umbral y producir sólo algunos potenciales de acción, mientras que un gran potencial de receptor va más arriba del umbral, lo que produce una alta frecuencia de potenciales de acción.

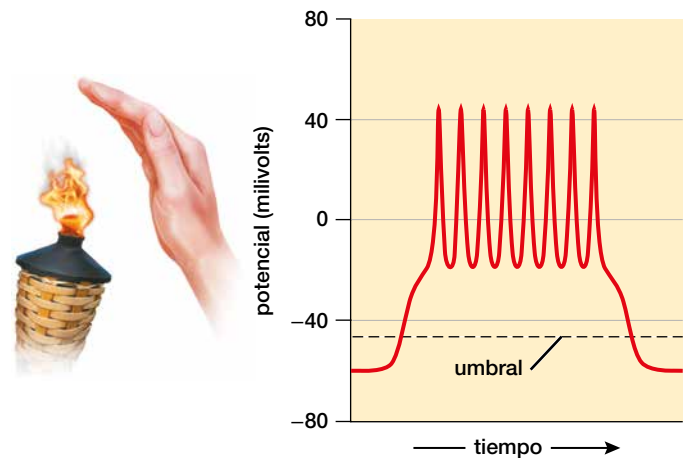
Otras células receptoras sensoriales, como las del oído interno, no tienen axones. La mayoría de estas células receptoras forman sinapsis con neuronas que tienen axones que conectan con el SNC (véase la Fig. 39-4 para una descripción de la anatomía y función de una sinapsis). Un potencial de receptor en este tipo de célula receptora sensorial hace que se liberen neurotransmisores en una neurona, lo que a final de cuentas estimula potenciales de acción que se mueven por el axón de la neurona hacia el SNC. En tales casos, mientras más fuerte sea el estímulo, más grande



▲ **FIGURA 40-1** Conversión de un estímulo ambiental en potenciales de acción En la mayoría de las neuronas receptoras sensoriales, un estímulo ambiental genera un potencial de receptor que vuelve menos negativo el potencial de reposo. Si el potencial de receptor es suficientemente grande, alcanza el umbral y dispara potenciales de acción.



(a) Estímulo débil



(b) Estímulo fuerte

▲ **FIGURA 40-2** La intensidad del estímulo está codificada por la frecuencia de los potenciales de acción (a) Estímulos débiles producen pequeños potenciales de receptor que apenas alcanzan el umbral (línea rayada) y sólo producen algunos potenciales de acción. (b) Los estímulos fuertes producen grandes potenciales de receptor que llegan muy por arriba del umbral, lo que produce muchos potenciales de acción.

será el potencial de receptor, lo que producirá la liberación de mayores cantidades de transmisor en las neuronas y esto generará una mayor frecuencia de potenciales de acción que viajen hacia el sistema nervioso central.

La vinculación de intensidad de estímulo con tamaño de potencial de receptor con frecuencia de potencial de acción proporciona el segundo principio de percepción sensorial: la intensidad de un estímulo está codificada por la frecuencia de los potenciales de acción que llegan al encéfalo.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- elaborar una lista y describir los cinco tipos principales de receptores sensoriales y dar un ejemplo de cada uno?
- describir cómo el sistema nervioso codifica la naturaleza de un estímulo y la intensidad de un estímulo?

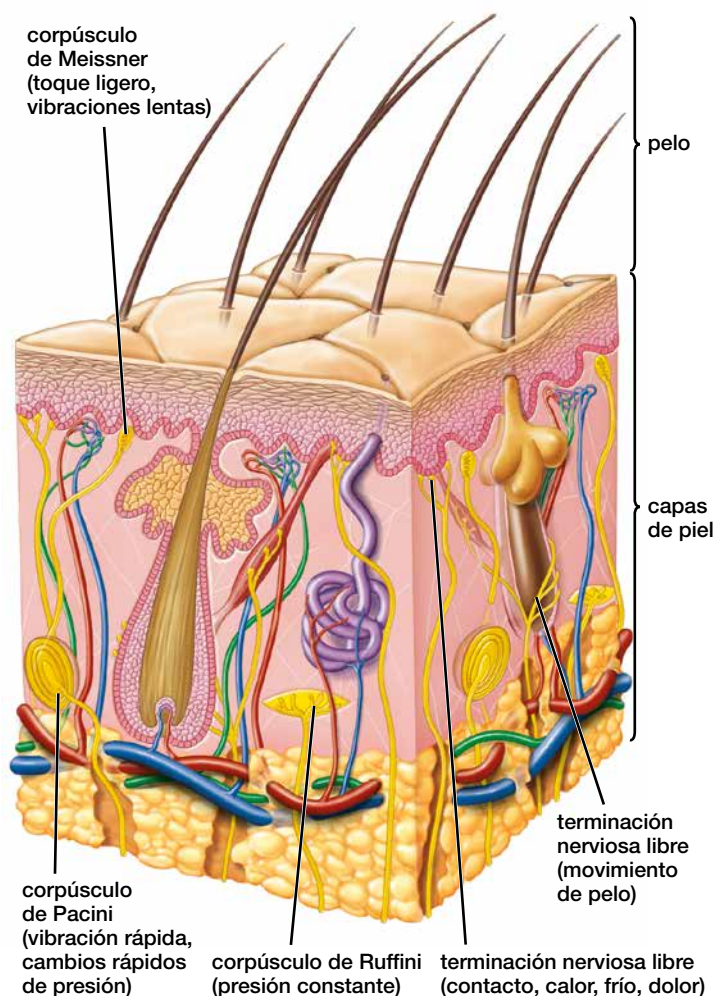
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Oídos biónicos

Los implantes cocleares funcionan porque el encéfalo interpreta los potenciales de acción en los axones del nervio auditivo como sonido, sin importar el estímulo real que los dispare. Alessandro Volta, quien inventó la batería en 1800, descubrió este principio. Él colocó una barra metálica en su oído y la conectó a una batería. Sintió una descarga y escuchó un sonido parecido al del agua hirviendo. Como la barra de Volta, un moderno implante coclear estimula potenciales de acción en axones del nervio auditivo, aunque con mucha más sensibilidad y precisión. En la Sección 40.4 verás cómo el oído detecta el sonido usualmente.

40.2 ¿CÓMO SE PERCIBE LA TEMPERATURA?

Los **termorreceptores** responden al calor o al frío. Las temperaturas externas que en general no son dañinas para el cuerpo se perciben sobre todo mediante terminaciones nerviosas libres en la piel y la cavidad oral. (Los daños extremos de temperatura activan receptores de olor, que se describen en la Sección 40.8.) Por lo



general, los receptores de calor y frío disparan potenciales de acción de manera espontánea a temperaturas de piel usuales de alrededor de 25 a 33 °C (a temperaturas ambiente típicas, la piel está más fría que el centro del cuerpo). Los receptores de frío se disparan más rápido a temperaturas por abajo de 25 °C, mientras que los receptores de calor se disparan más rápido a temperaturas por arriba de 33 °C. Estos receptores también pueden activarse mediante ciertos químicos. El mentol, por ejemplo, estimula los receptores de frío, mientras que el alcanfor y el aceite de clavo estimulan receptores de calor, lo cual explica su uso en ungüentos a los que por lo regular se les conoce como calor profundo o “calor frío”.

Los termorreceptores en el encéfalo detectan la temperatura corporal central y activan respuestas homeostáticas para mantener una temperatura corporal apropiada (véase el Capítulo 32).

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- definir el término termorreceptor y describir cómo los termorreceptores responden a las temperaturas variables?

40.3 ¿CÓMO SE DETECTAN LOS ESTÍMULOS MECÁNICOS?

Los **mecanorreceptores**, que se encuentran en todo el cuerpo humano, responden a deformaciones físicas como estiramiento, abolladuras o plegamientos de varias partes del cuerpo. Los mecanorreceptores producen potenciales de receptor cuando sus membranas se estiran o pellizcan. El cuerpo contiene muchos tipos de mecanorreceptores, incluidos receptores en la piel que responden al contacto, la vibración o la presión; los receptores de estiramiento en muchos órganos internos, incluidos intestinos, estómago, vejiga urinaria y músculos, y receptores en el oído interno que responden a sonido, gravedad o movimiento (véanse las secciones 40.4 y 40.5).

En la piel, terminaciones nerviosas libres de algunos mecanorreceptores producen sensaciones de contacto, comezón o cosquillas (**FIG. 40.3**). Las terminaciones de otros mecanorreceptores están encerradas en estructuras accesorias (por ejemplo, corpúsculos de Pacini, que responden a cambios en la presión como pueden ser vibraciones rápidas o un piquete agudo; los corpúsculos de Meissner, que responden a toques ligeros o vibraciones lentas, y los corpúsculos de Ruffini, que responden a presión constante. La densidad de los mecanorreceptores en la piel varía mucho sobre la superficie del cuerpo. Por ejemplo, cada centímetro cuadrado de la punta del dedo tiene cientos de receptores de tacto, pero en la espalda puede haber menos de uno por centímetro cuadrado.

Los mecanorreceptores en muchos órganos huecos, como el estómago y la vejiga urinaria, señalan que están llenos al responder al estiramiento. Los mecanorreceptores en las articulaciones y los músculos, que también responden principalmente al estiramiento, te hacen saber si las articulaciones están rectas o

◀ **FIGURA 40-3 Receptores en la piel humana** La diversidad de receptores en la piel permite percibir estímulos mecánicos como contacto, presión y vibración, así como otras sensaciones como dolor, calor y frío.

dobladas y cuánta fuerza se aplica. Por tanto, en general no tienes que mirar tus manos, brazos, piernas o pies para decir dónde están o pensar conscientemente acerca de qué están haciendo. ¡Imagina cuán molesto sería si tuvieras que vigilar tu tenedor de esta forma hasta tu boca para evitar clavártelo en la cara!

Los mecanorreceptores son importantes para todos los animales. Las arañas, por ejemplo, usan mecanorreceptores en sus patas para detectar vibraciones de sus redes. Una araña puede percibir si las vibraciones provienen de pequeños objetos que se agitan que pudieran ser buenos para comer, como moscas o polillas; de animales más grandes, posiblemente depredadores, o de potenciales parejas. Los peces tienen mecanorreceptores en órganos llamados líneas laterales. Estos mecanorreceptores detectan movimiento y vibración del agua alrededor de ellos, lo que permite al pez detectar presas, evitar objetos y orientarse con respecto a otros peces en un banco.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los tipos de estímulos que detectan los mecanorreceptores?
- ofrecer algunos ejemplos de mecanorreceptores en tu cuerpo y sus funciones?

40.4 ¿CÓMO SE DETECTA EL SONIDO?

El oído mamífero realiza varias funciones diferentes: percibir sonidos, determinar la dirección de la gravedad y detectar la orientación y el movimiento de la cabeza. En esta sección se describirá el papel del oído en la percepción del sonido.

El oído convierte ondas sonoras en señales eléctricas

El sonido se produce por parte de objetos en vibración: tambores, cuerdas vocales o la bocina en tu teléfono celular. Los oídos convierten las ondas sonoras resultantes en señales eléctricas que el encéfalo interpreta como sonido, incluyendo su dirección, altura y sonoridad.

Los oídos de los seres humanos y otros mamíferos constan de tres partes: los oídos externo, medio e interno (**FIG. 40-4a**). El **oído externo** consta del pabellón auricular y el canal auditivo. El **pabellón auricular**, un alerón de cartílago cubierto con piel unido a la superficie de la cabeza, recolecta las ondas sonoras. Los seres humanos y otros animales grandes determinan la dirección del sonido mediante diferencias en cuándo el sonido llega a los dos oídos y en cuán sonoro es el sonido en cada oído. La forma de la oreja y, en muchos animales, la capacidad de girarlas ayuda aún más a localizar la fuente de un sonido.

El **canal auditivo** conduce las ondas sonoras desde la oreja hacia el **oído medio**, que consta del **tímpano**; tres pequeños huesos llamados **martillo**, **yunque** y **estribo**, y el **conducto auditivo** (trompa de Eustaquio). El conducto auditivo conecta el oído medio con la faringe e iguala la presión del aire a través del tímpano, entre el oído medio y la atmósfera exterior. El conducto auditivo puede inflamarse si tienes resfriado o una infección del oído. Si esto ocurre, los cambios en presión del aire (como los experimentados durante el despegue y el aterrizaje en un avión) hacen que la presión en un lado del tímpano sea mayor que en

el otro lado. La diferencia de presión resultante empuja dolorosamente sobre el tímpano.

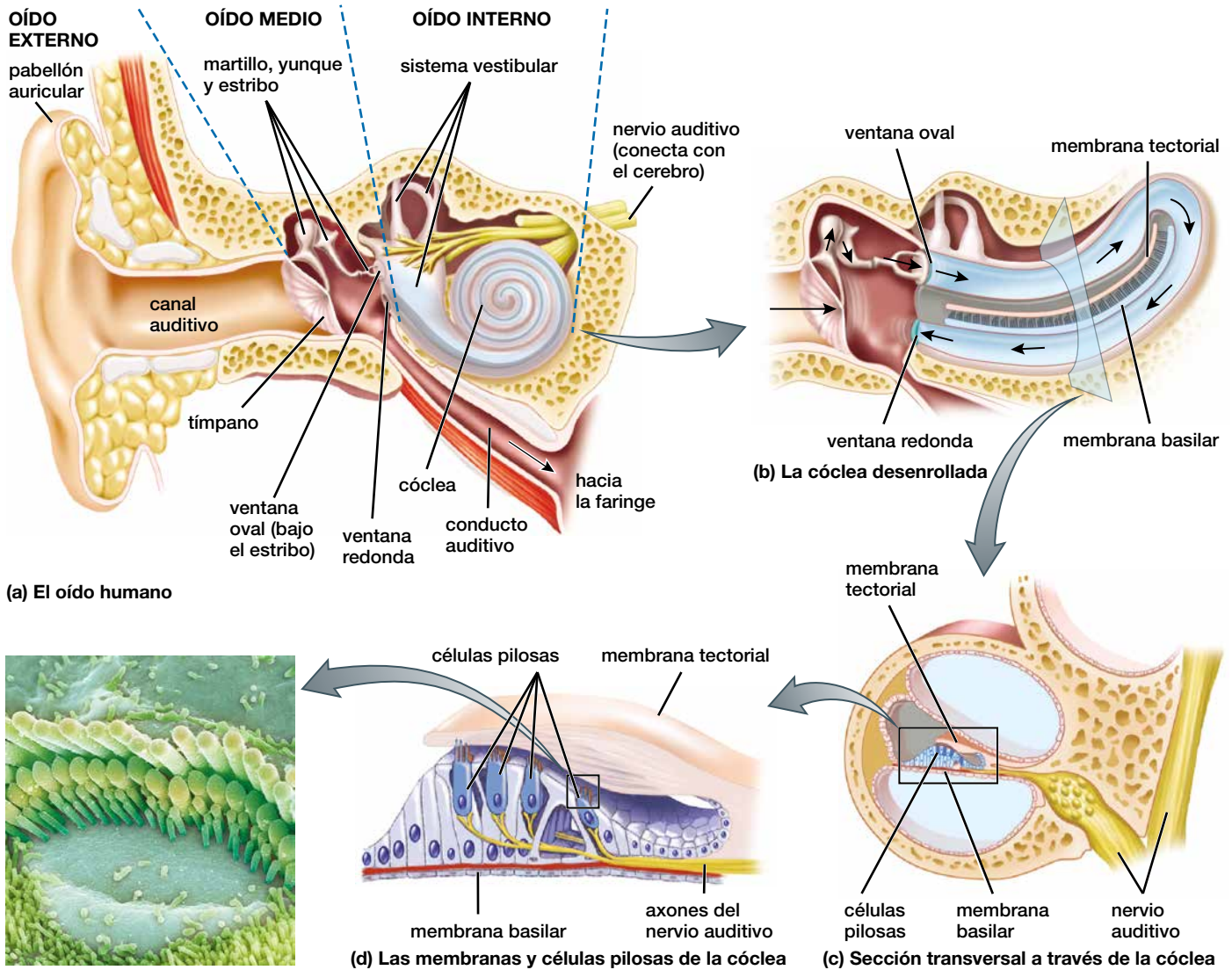
Las ondas sonoras que viajan a través del canal auditivo hacen vibrar el tímpano, que a su vez hace vibrar el martillo, el yunque y el estribo. Estos pequeños huesos transmiten las vibraciones hacia el **oído interno**. Los huesos huecos del oído interno forman una estructura con forma de espiral llamada **cóclea** (latín para “caracol”). La cóclea contiene dos compartimientos llenos con fluido, que se visualizan con más facilidad si mentalmente desenrollas la cóclea (**FIG. 40-4b**): (1) un conducto con forma de U (de color azul en la Fig. 40-4b) que encierra (2) un conducto central (de color gris).

El estribo transmite ondas sonoras hacia el fluido en el conducto con forma de U mediante la vibración de la **ventana oval**, una membrana flexible que cubre la abertura al comienzo del conducto. Una segunda membrana, la **ventana redonda**, cubre una abertura en el extremo lejano del conducto. Cuando la cresta de una onda sonora empuja hacia adentro la ventana oval, el fluido se mueve alrededor de la punta de la cóclea (flecha negra en Fig. 40-4b) y empuja hacia afuera la ventana redonda; cuando el valle de una onda sonora jala hacia afuera la ventana oval, la ventana redonda se flexiona hacia adentro. Por ende, el fluido en la cóclea se mueve de ida y vuelta conforme el estribo hace vibrar la ventana oval.

Las vibraciones se convierten en señales eléctricas en la cóclea

En una sección transversal de la cóclea (**FIG. 40-4c**) puedes ver los dos brazos del conducto con forma de U (azul) rodeando al compartimiento central (gris). El piso del compartimiento central es la **membrana basilar**, encima de la cual se asientan mecanorreceptores llamados **células pilosas**. Las células pilosas tienen cuerpos celulares cubiertos con proyecciones parecidas a pelo que parecen cilios rígidos. Algunos de estos pelos están incrustados en una estructura gelatinosa llamada **membrana tectorial** (**FIGS. 40-4c, d**). Conforme el fluido en el conducto con forma de U se mueve de ida y vuelta en sincronía con las ondas sonoras entrantes, mueve la membrana basilar en relación con la membrana tectorial. El movimiento de las membranas dobla los pelos, lo que produce potenciales de receptor en las células pilosas. Los potenciales de receptor hacen que las células pilosas liberen neurotransmisores en las neuronas cuyos axones forman el **nervio auditivo**. Estos axones producen potenciales de acción que viajan hacia centros auditivos en el cerebro.

¿Cómo se perciben la sonoridad (la magnitud de las vibraciones sonoras) y el tono (la nota musical, o la frecuencia de las vibraciones sonoras)? Recuerda que la intensidad de un estímulo está codificada mediante la tasa de potenciales de acción que viajan hacia el cerebro, y el tipo de estímulo está codificado mediante cuáles células nerviosas disparan potenciales de acción. Los sonidos suaves producen vibraciones pequeñas del tímpano, los huesos del oído medio, la ventana oval y la membrana basilar. En respuesta, los pelos se doblan sólo un poco. Por tanto, las células pilosas producen pequeños potenciales de receptor que disparan la liberación de un pequeño trozo de neurotransmisor, lo que resulta en una baja tasa de potenciales de acción en axones del nervio auditivo. Los sonidos fuertes producen vibraciones grandes, lo que produce mayor plegamiento de los pelos y un potencial de receptor más grande, lo que produce una alta tasa de potenciales de acción en el nervio auditivo. Los sonidos



▲ **FIGURA 40-4 El oído humano** (a) Anatomía general del oído. (b) Si pudieras desenrollar la cóclea, verías que consta de un compartimiento con forma en U lleno con fluido, con un compartimiento central anidado entre los brazos de la U. (c) Las células pilosas se asientan encima de la membrana basilar en el compartimiento central de la cóclea. (d) Los pelos de las células pilosas cubren la brecha entre las membranas basilar y tectorial. Las vibraciones sonoras mueven las membranas una en relación con la otra, lo que dobla los pelos y produce un potencial de receptor en las células pilosas. Las células pilosas liberan entonces neurotransmisores que estimulan potenciales de acción en los axones del nervio auditivo.

muy fuertes dañan las células pilosas, lo que resulta en pérdida auditiva, un destino que sufren algunos músicos de rock y sus fanáticos. Muchos sonidos en el ambiente moderno, incluidos los provenientes de jets, trenes, podadoras y reproductores MP3, tienen el potencial de causar pérdida auditiva.

La percepción del tono es un poco más compleja. La membrana basilar es estrecha y rígida en el extremo cercano a la ventana oval, y más ancha y más flexible cerca de la punta de la cóclea. Este cambio progresivo en anchura y rigidez hace que cada porción de la membrana vibre con más fuerza cuando la estimula una frecuencia particular de sonido: las notas altas cerca de la ventana oval y las notas bajas cerca de la punta de la cóclea. El cerebro interpreta las señales originadas en las células pilosas cerca de la ventana oval como sonido con tono alto; las señales de

las células pilosas ubicadas progresivamente más cerca de la punta de la cóclea se interpretan como progresivamente más bajas en tono. Los jóvenes con cócleas no dañadas pueden escuchar sonidos desde alrededor 20 vibraciones por segundo (grave muy bajo) hasta unas 20 mil vibraciones por segundo (agudo muy, muy alto) y distinguir entre más o menos 1 400 tonos diferentes.

El complejo procesamiento del tono y la sonoridad por parte del cerebro te permite comprender el lenguaje y apreciar la música. Sin embargo, si los alrededores se volvieran muy ruidosos, podría ser difícil mantener una conversación o saber cuál canción se toca. Los seres humanos no son los únicos animales en sufrir de contaminación sonora, como se explora en el “Guardián de la Tierra: ¿Lo repites? La contaminación sonora en los océanos interfiere con la comunicación de las ballenas”.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

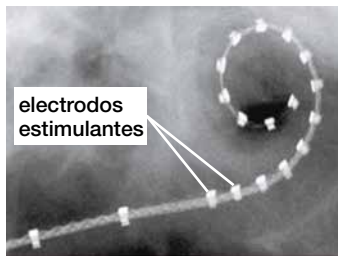
¿Puedes...

- describir las partes del oído humano y explicar cómo las ondas sonoras se mueven a través del oído?
- describir las estructuras y mecanismos mediante los cuales las ondas sonoras se convierten en actividad eléctrica en oído interno?
- explicar cómo están codificados tono y sonoridad?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Oídos biónicos

Un implante coclear funciona sobre los mismos principios mediante los cuales un oído interno funcional percibe la sonoridad y el tono. El implante contiene de 16 a 22 electrodos de platino enhebrados a través de la cóclea. Cada electrodo puede activarse de manera independiente de los demás. Una unidad receptora de sonido, que se usa en el exterior de la cabeza, recoge los sonidos y envía pequeñas corrientes eléctricas hacia los electrodos adecuados en la cóclea. Las corrientes estimulan potenciales de acción en axones del nervio auditivo. Mientras más fuerte es el sonido, más fuerte es la corriente y más rápido se disparan los axones del nervio auditivo.



Un implante coclear

Cuáles electrodos se activan depende del tono: para notas bajas, los electrodos cerca de la punta de la cóclea se encienden. Para notas cada vez más altas, las corrientes pasan a través de electrodos cada vez más cercanos a la ventana oval. Las corrientes eléctricas estimulan potenciales de acción aproximadamente en los mismos axones que se habrían estimulado mediante células pilosas en dichas ubicaciones en una cóclea funcional. Como se describe en el Estudio de caso Otro vistazo, incluso un pequeño arreglo de electrodos proporciona al cerebro información útil acerca del sonido.

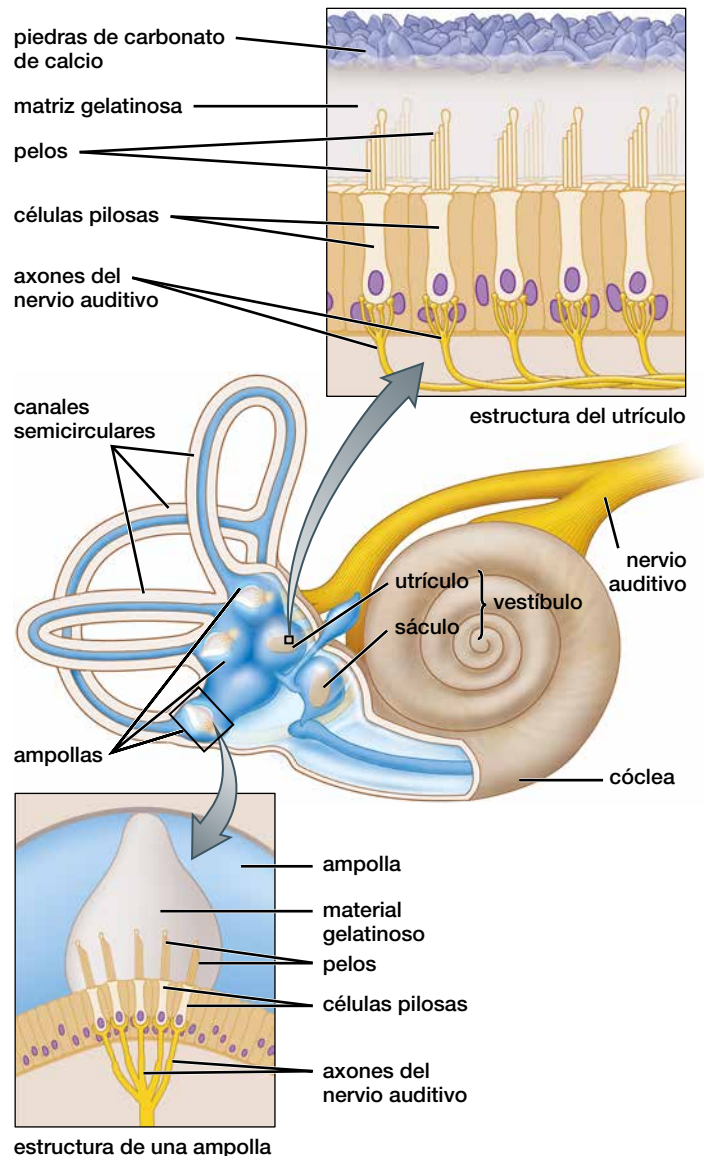
40.5 ¿CÓMO SE DETECTAN LA GRAVEDAD Y EL MOVIMIENTO?

El oído interno no sólo detecta sonido; también contiene estructuras, que colectivamente se llaman **aparato vestibular**, que detectan la gravedad y la orientación y el movimiento de la cabeza. El aparato vestibular es un conducto lleno con fluido incrustado en los huesos del cráneo, que consta del vestíbulo (una pequeña cámara en la entrada al aparato) y los canales semicirculares (**FIG. 40-5**).

El vestíbulo contiene el **utrículo** y el **sáculo**, que detectan la dirección de la gravedad y la orientación de la cabeza. Utrículo y sáculo contienen cada uno un cúmulo de células pilosas, con los pelos incrustados en una matriz gelatinosa que contiene

pequeñas piedras de carbonato de calcio. Los pelos en el utrículo son verticales, mientras que los del sáculo son horizontales. La gravedad jala las piedras hacia abajo, lo que hace que los pelos se doblen en varias direcciones dependiendo del ángulo de la cabeza. Las personas pueden detectar una inclinación de aproximadamente medio grado.

Más allá del vestíbulo hay tres **canales semicirculares**, que detectan el movimiento de la cabeza. Cada canal semicircular consta de un conducto lleno con fluido con una protuberancia



▲ **FIGURA 40-5** El aparato vestibular detecta la gravedad y la orientación y el movimiento de la cabeza (Arriba) Los pelos de las células pilosas en el utrículo y el sáculo se doblan bajo el peso de piedras de carbonato de calcio, lo que ofrece información acerca de la dirección de la gravedad y la orientación de la cabeza. (Abajo) Los pelos de las células pilosas en las ampollas de los canales semicirculares se doblan cuando el movimiento de cabeza hace que el fluido en los canales chapotee.

PENSAMIENTO CRÍTICO El aparato vestibular se ubica por completo adentro de la cabeza. Si cierras los ojos, ¿cómo puedes decir si el resto de tu cuerpo está inclinado con respecto a la gravedad?

¿Lo repites? La contaminación sonora de los océanos interfiere con la comunicación de las ballenas

“En cualquier cosa que haga o produzca el hombre, el ruido parece ser un subproducto inevitable. Quizá pueda, como ahora tiende a creer, hacer todo. Pero no puede hacerlo silenciosamente.”

—Joseph Wood Krutch
Grand Canyon: Today and All Its Yesterdays (1957)

¿Alguna vez has tenido problemas para seguir una conversación en un restaurante atestado debido a todo el ruido de fondo? Eso es lo que enfrentan las ballenas en los océanos de hoy.

Aunque los sonidos de las ballenas varían mucho, caen en dos categorías principales: ecolocalización y comunicación. La mayoría de las ballenas dentadas (incluyendo orcas, delfines nariz de botella y cachalotes) ubican sus presas mediante ecolocalización. Como muchos murciélagos, emiten chasquidos y chirridos de alta frecuencia, a menudo muy por arriba del rango de audición humana. Las ondas sonoras rebotan en la presa potencial, y las ballenas usan los ecos que regresan para determinar la distancia, dirección y rapidez de la presa. Tanto las ballenas dentadas como las barbadas (como las ballenas azules, jorobadas y rorcuales) se comunican entre sí usando sonidos de frecuencia más baja que viajan más lejos en el agua que los sonidos de alta frecuencia. Algunas ballenas barbadas pueden comunicarse a través de grandes distancias, al menos cientos de kilómetros, usando sonido de muy baja frecuencia. Las ballenas tal vez se comunican entre ellas para avisar de una rica fuente de alimento, para coordinar el ataque sobre las presas o para encontrar parejas (**FIG. E40-1**).

Los oídos internos de las ballenas son muy similares a los de otros mamíferos, pero la selección natural para percibir el sonido submarino condujo a la evolución de estructuras muy diferentes en los oídos externo y medio. Las ballenas no tienen pabellones auriculares externos, y sus canales auditivos por lo general están taponados con cera. En lugar de pasar por el canal auditivo, el sonido viaja a través de regiones llenas con grasa de la mandíbula inferior directamente hacia un delgado hueso llamado placa timpánica, que hace vibrar los huesos del oído medio que transfieren las ondas sonoras hacia la



▲ **FIGURA E40-1 Apareamiento de ballenas jorobadas** Si la contaminación sonora oceánica sigue en aumento, la comunicación perturbada de las ballenas puede hacer más difícil que encuentren parejas sexuales.

ventana oval y el oído interno. Las ballenas barbadas, que en general se comunican con sonido con frecuencia extremadamente baja, tienen membranas basilares delgadas muy anchas, adecuadas para vibrar en respuesta a, y por tanto detectar, sonido de baja frecuencia. Las ballenas dentadas, que usan sonido con frecuencia extremadamente alta para la detección de presas, tienen membranas basilares gruesas, con rigidez adicional proporcionada por soporte óseos.

Por desgracia para las ballenas, los seres humanos aumentaron enormemente el ruido de fondo del océano. Las enormes hélices de los grandes buques producen intensos sonidos prolongados, con frecuencias similares de las de los llamados de comunicación de las ballenas barbadas; este ruido tal vez aumentó en un factor de 15 a 20 desde que los motores sustituyeron a las velas en los buques que viajan por el océano. Los investigadores creen que la distancia a la que las ballenas azules pueden escuchar sus llamados se redujo

de 1 600 kilómetros en el siglo XIX a sólo un par de cientos de kilómetros en la actualidad. El sonar naval de frecuencia media se traslapa ampliamente con las señales de ecolocalización de las ballenas dentadas. Este sonar parece alarmar a las ballenas azules, que son presas de las orcas. Las ballenas azules dejan de alimentarse, detienen sus llamados y nadan para alejarse de la fuente del sonar. Los investigadores hipotetizan que las ballenas azules pueden confundir el sonar con los sonidos de ecolocalización de la orca y reaccionan con comportamientos de escape.

Explosiones de sonidos extremadamente intensos pueden dañar a las ballenas. Por ejemplo, la armada estadounidense pone a prueba sonar activo de baja frecuencia, a niveles increíblemente intensos, para detectar submarinos distantes. Existe cierta evidencia de que las ballenas cercanas sufren daño a sus órganos internos, incluidos sus oídos, y como resultado tienen más probabilidad de varar en la playa ellas mismas.

PENSAMIENTO CRÍTICO Las ballenas no son los únicos animales afectados por los sonidos humanos. ¿Qué animales pueden resultar impactados por los ambientes ruidos en tierra? ¿Qué efectos en cascada puede tener sobre las comunidades ecológicas la comunicación animal alterada?

en un extremo, llamada ampolla. Células pilosas se asientan dentro de cada ampolla, con sus pelos incrustados en una cápsula gelatinosa (pero sin las piedras que se encuentran en el utrículo y el sáculo). La aceleración de la cabeza (por ejemplo, si te sacudes hacia los lados en una montaña rusa) empuja el fluido contra la cápsula, lo que dobla los pelos. Los tres canales semicirculares están ordenados mutuamente perpendiculares, similar a las dos paredes y el piso en la esquina de una habitación, lo que te permite detectar el movimiento de cabeza en cualquier dirección.

Como en la cóclea, los axones del nervio auditivo inervan las células pilosas del aparato vestibular. Cuando los pelos se doblan,

las células pilosas liberan neurotransmisor en las terminaciones de estos axones, lo que dispara potenciales de acción que viajan en los axones hacia centros de equilibrio y movimiento en el cerebro.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir las estructuras que se usan para detectar la gravedad y la orientación y el movimiento de la cabeza?
- explicar cómo un solo tipo de receptor sensorial, la célula pilosa, puede responder a sonido, gravedad o movimiento?

40.6 ¿CÓMO SE PERCIBE LA LUZ?

La gran mayoría de los animales pueden detectar la luz. Algunos, como los platelmintos y las medusas, pueden distinguir luz de oscuridad, pero sus manchas oculares, como se llaman sus órganos para percibir la luz, no pueden formar una imagen. La mayoría de los artrópodos, algunos moluscos como los pulpos y los calamares, y casi todos los vertebrados tienen ojos que forman imágenes del mundo a su alrededor.

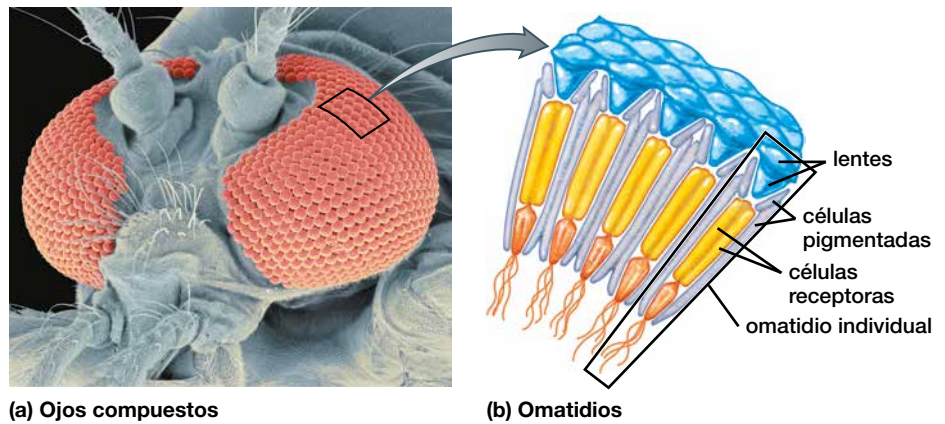
En todos los animales, la visión comienza con células llamadas **fotorreceptores**. Estas células contienen **fotopigmentos**, moléculas receptoras que cambian de forma cuando absorben luz. Este cambio de forma establece reacciones químicas dentro de los fotorreceptores que resultan en potenciales de receptor.

Los ojos compuestos de los artrópodos producen una imagen pixelada

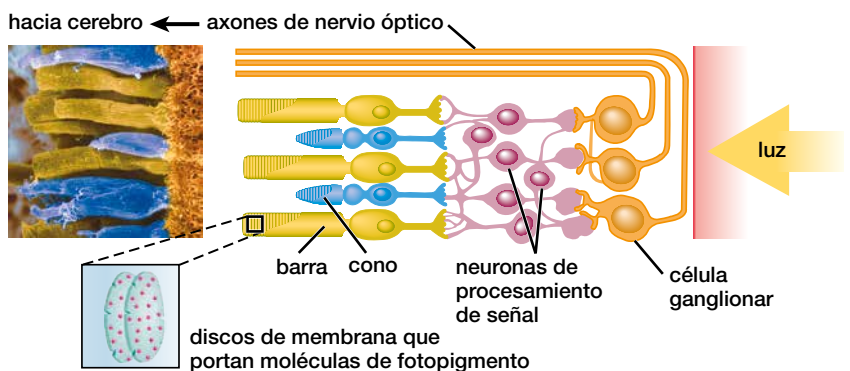
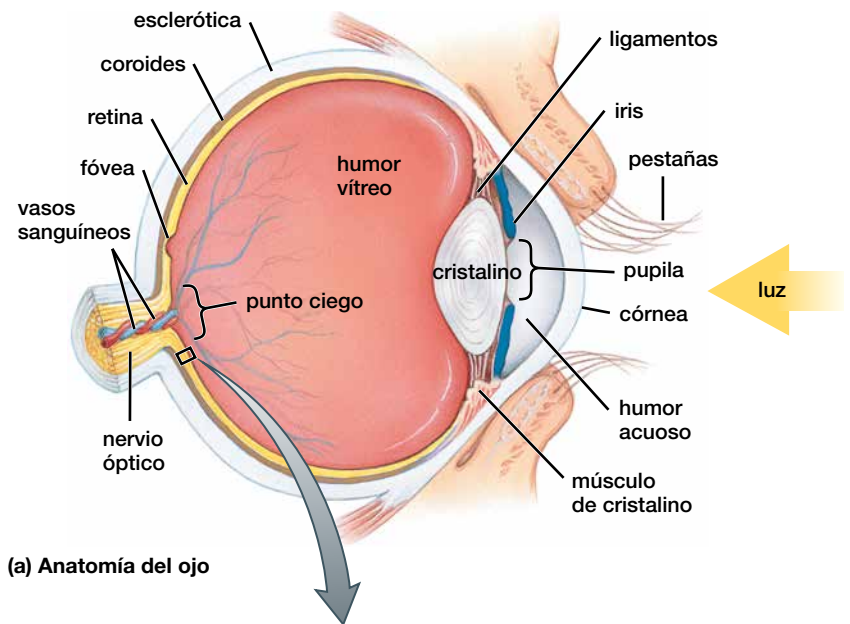
Muchos artrópodos, incluidos insectos y crustáceos, tienen **ojos compuestos**, que constan de un arreglo de subunidades sensibles a la luz llamadas **ommatidios** (FIG. 40-6). Cada ommatidio funciona como un detector de luz individual, como los píxeles en una cámara digital. Sin embargo, incluso los mejores ojos de artrópodos (por ejemplo, los de las libélulas) sólo contienen alrededor de 30 mil ommatidios. En contraste, un ojo humano contiene más de 100 millones de fotorreceptores. Por tanto, para los estándares humanos, la imagen formada por un ojo compuesto está muy pixelada, como una imagen digital con una resolución extremadamente baja. Sin embargo, los ojos compuestos son excelentes para detectar el movimiento, conforme luz y sombra parpadea a través de ommatidios adyacentes, lo cual es una ventaja para evitar depredadores y para cazar. Muchos insectos también pueden ver luz ultravioleta; los patrones UV en muchas flores guían a las abejas hacia fuentes de néctar y polen (véase el Capítulo 45).

El ojo de los mamíferos recolecta y enfoca la luz y la convierte en señales eléctricas

Un ojo mamífero está estructurado un poco como una cámara (FIG. 40-7). El ojo consta de dos módulos principales: (1) estructuras accesorias que mantienen el ojo en una forma bastante fija, controlan la cantidad de luz que entra, y enfocan los rayos de luz (comparable al cuerpo y el lente de una cámara), y (2) la retina, que contiene los fotorreceptores (comparable a los sensores de imagen en una cámara digital).



▲ **FIGURA 40-6 Ojos compuestos** (a) Micrografía electrónica de barrido de la cabeza de un mosquito, que muestra un ojo compuesto en cada lado de la cabeza. (b) Cada ojo está formado por numerosos ommatidios. Dentro de cada ommatidio hay varias células receptoras, cubiertas con un lente. Células pigmentadas que rodean cada ommatidio evitan el paso de luz hacia receptores adyacentes.



▲ **FIGURA 40-7 El ojo humano** (a) Anatomía del ojo humano. (b) La retina contiene fotorreceptores (barras y conos), neuronas de procesamiento de señal, y células ganglionares. En la micrografía electrónica de barrido, las barras son de color verde y los conos, de color azul.

El globo ocular está rodeado por la **esclerótica**, una dura capa de tejido conectivo que es visible como el blanco del ojo y es continua con la **córnea** transparente en el frente. La luz entra al ojo a través de la córnea y luego viaja a través de una cámara llena con un fluido acuoso llamado **humor acuoso**, que proporciona nutrimento a las células tanto del cristalino como de la córnea. La luz continúa a través de la **pupila**, una abertura circular en el centro del **iris** coloreado. La contracción y relajación de los músculos del iris regulan el tamaño de la pupila y, en consecuencia, la cantidad de luz que entra al resto del ojo. A continuación la luz encuentra el **cristalino**, una estructura compuesta de proteínas transparentes y con forma de esfera aplanada. El cristalino está suspendido detrás de la pupila mediante un anillo de músculo liso. Detrás del cristalino hay una gran cámara llena con **humor vítreo**, una sustancia clara con forma de gelatina que ayuda a mantener la forma del globo ocular.

Después de pasar a través del humor vítreo, la luz golpea la **retina**. Aquí, la energía luminosa se convierte en potenciales de acción que se conducen hacia el cerebro. Detrás de la retina está la **coroides**. El rico suministro sanguíneo de la coroides ayuda a nutrir las células de la retina. En las personas, la coroides tiene un pigmento oscuro. Absorbe luz recta, lo que evita que la luz rebote en el interior del globo ocular e interfiera con la visión clara. En los animales nocturnos, la coroides con frecuencia es reflejante más que oscura. Al reflejar la luz de vuelta a través de la retina, una coroides con forma de espejo da a los fotorreceptores una segunda oportunidad de capturar los fotones dispersos de luz que

podieron haber fallado para entrar la primera vez. Aunque la luz reflejada de ida y vuelta dentro del globo ocular degrada la imagen, durante la noche, es mejor tener visión borrosa que nada de visión en absoluto.

El cristalino enfoca la luz sobre la retina

El cristalino enfoca la luz entrante sobre una pequeña área de la retina llamada **fóvea**. Aunque el enfoque comienza en la córnea, cuyo contorno redondeado dobla los rayos de luz, el cristalino es responsable del enfoque claro final. La forma del cristalino se ajusta mediante su músculo que la rodea. Cuando ves de lado, el cristalino o está redondeado, para enfocar los objetos cercanos, o aplanado, para enfocar los objetos distantes (**FIG. 40-8a**).

Si tu globo ocular es muy largo o tu córnea muy redonda, serás **miope**: la luz proveniente de los objetos distantes se enfocará en frente de la retina, de modo que no los verás claramente. Si tu globo ocular es muy corto o tu córnea muy plana, serás **hipermétrope**: la luz proveniente de los objetos cercanos se enfocará detrás de la retina. Estas condiciones pueden corregirse mediante lentes de contacto o gafas con lentes de la forma adecuada (**FIGS. 40-8b, c**). Tanto miopía como hipermetropía también pueden corregirse con cirugía láser que vuelve a dar forma a la córnea. Conforme la gente envejece, el cristalino se endurece. Como resultado, el cristalino ya no puede redondearse lo suficiente como para enfocar los objetos cercanos. Hacia mediados de sus 40, la mayoría de las personas requiere gafas para trabajos cercanos.

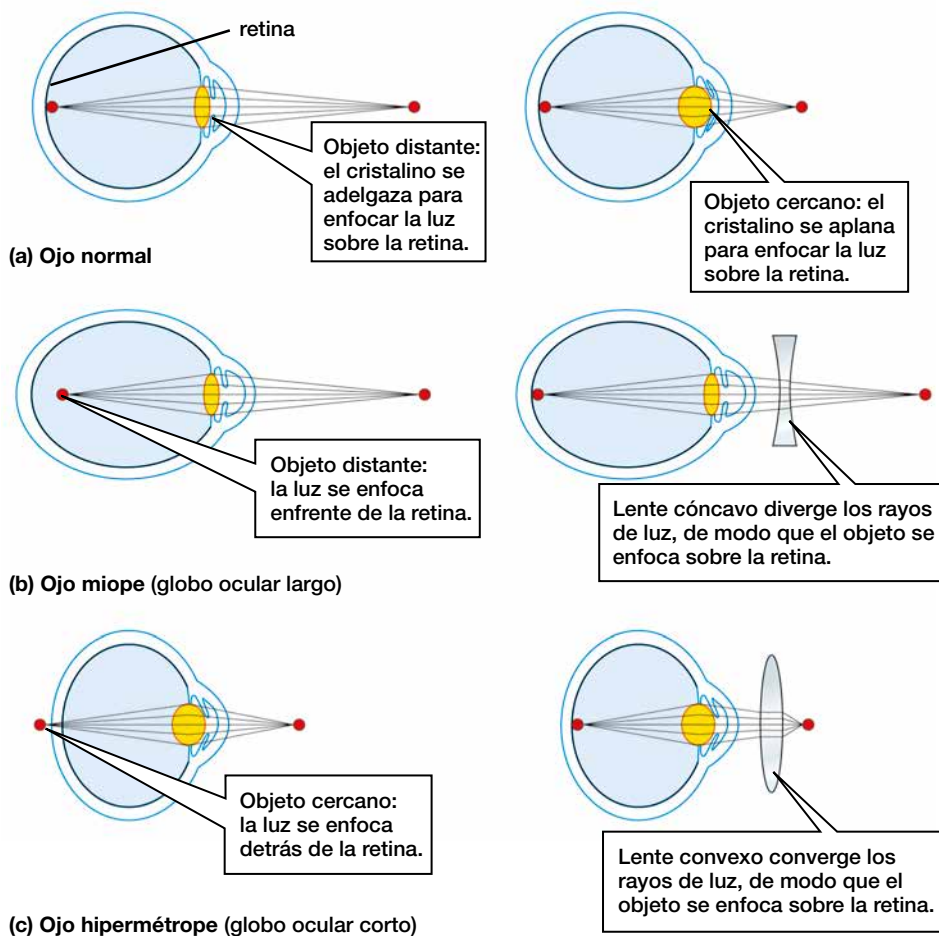
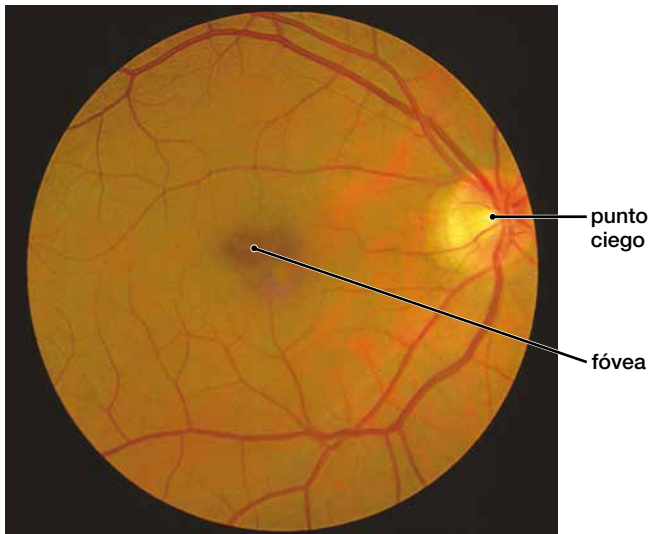


FIGURA 40-8 Enfoque en el ojo humano

(a) El cristalino cambia de forma para enfocar objetos a diferentes distancias. (b) La miopía se corrige con gafas con lentes cóncavos. (c) La hipermetropía se corrige con gafas con lentes convexas.

EVALÚA LO SIGUIENTE Supón que eres oftalmólogo. Sergei, uno de tus pacientes, ha padecido miopía toda su vida y está harto de gafas y lentes de contacto. Tú sugieres cirugía láser en sus córneas como una posible solución. Sergei te pregunta: “¿cómo dar forma a mis córneas corregirá mi miopía? ¿Acaso no son los cristalinios los que enfocan la luz sobre la retina?” Responde su pregunta.



▲ **FIGURA 40-9 La retina humana** Una porción de la retina humana, fotografiada a través de la córnea y el cristalino de una persona viva. El punto ciego y la fóvea son visibles. Vasos sanguíneos suministran oxígeno y nutrientes; observa que los vasos son densos sobre el punto ciego (donde no interferirán con la visión) y escasos cerca de la fóvea.

PENSAMIENTO CRÍTICO A pesar de la presencia del punto ciego, conscientemente no experimentas un “agujero” en tu visión. ¿Por qué no?

La retina detecta luz y produce potenciales de acción en el nervio óptico

Los fotorreceptores, llamados **barras** y **conos** debido a sus formas, se ubican en la parte posterior de la retina (véase la Fig. 40-7b). Tanto barras como conos contienen membranas empacadas con moléculas de fotopigmento. La fotorrecepción comienza cuando los fotopigmentos absorben luz, lo cual dispara reacciones químicas que producen potenciales de receptor en las células fotorreceptoras.

Entre los fotorreceptores y la luz entrante se encuentran varias capas de neuronas que procesan señales provenientes de los fotorreceptores. Estas neuronas mejoran la capacidad para detectar bordes, movimiento y cambios en la intensidad de la luz. Las células más cercanas al humor vítreo (en el frente de la retina) son las **células ganglionares**, cuyos axones constituyen el **nervio óptico**. Las células ganglionares convierten las señales de los fotorreceptores y las neuronas intervinientes en potenciales de acción. Para llegar al cerebro, los axones de las células ganglionares pasan a través de la retina hacia una ubicación llamada **punto ciego** (Fig. 40-9). Esta área carece de fotorreceptores, de modo que las imágenes enfocadas ahí no se pueden ver.

Barras y conos difieren en distribución y sensibilidad a la luz

Aunque los conos se ubican a lo largo de toda la retina, se concentran en la fóvea, donde el cristalino enfoca imágenes de forma más precisa (véanse Figs. 40-7 y 40-9). Los ojos humanos tienen tres variedades de conos, y cada uno contiene un fotopigmento un poco diferente. Cada tipo de fotopigmento es más

fuertemente estimulado por una longitud de onda particular de luz, que corresponde más o menos a rojo, verde o azul. El cerebro distingue el color de acuerdo con la intensidad relativa de la estimulación de diferentes conos. Por ejemplo, la sensación de azul se produce mediante longitudes de ondas de luz que estimulan sobre todo conos azules; el amarillo se produce mediante estimulación aproximadamente igual de conos rojos y verdes, con mucho menos estimulación de los conos azules. La mayoría de los seres humanos pueden distinguir decenas de miles de diferentes colores. Sin embargo, alrededor de 7% de los hombres tienen dificultad para distinguir el rojo del verde, porque poseen un alelo en su único cromosoma X que codifica un fotopigmento rojo o verde defectuoso (véase la Fig. 11-21a). Aunque con frecuencia se le llama “ceguera de color”, estos hombres se describen de manera más precisa como “deficientes de color”. La verdadera ceguera de color, en la cual una persona percibe el mundo sólo en sombras de gris, es extremadamente rara.

Las barras son más abundantes fuera de la fóvea. Las barras son más largas que los conos y por ende contienen más fotopigmento (véase la Fig. 40-7b), de modo que son más sensibles a la luz que los conos. Por tanto, las barras son principalmente responsables de la visión en luz tenue. Todas las barras contienen fotopigmentos idénticos, de modo que las barras no proporcionan visión de color. En luz tenue, el mundo aparece en sombras de gris.

No todos los vertebrados tienen barras y conos. Los que son activos casi por completo durante el día (ciertos lagartos, por ejemplo) pueden tener retinas sólo con conos, mientras que muchos animales nocturnos (como ratas y hurones) y los que viven en hábitats con iluminación tenue (como los peces del mar profundo) tienen retinas que contienen principal o únicamente barras.

La visión binocular permite la percepción de profundidad

Entre los mamíferos, la colocación de los ojos sobre la cabeza difiere con el estilo de vida del animal. Los depredadores y omnívoros por lo general tienen ambos ojos viendo hacia adelante (Fig. 40-10a), lo que produce campos visuales ligeramente diferentes pero que traslapan bastante. La **visión binocular** permite la percepción de fondo, el juicio preciso de la distancia de un objeto. Esta capacidad es importante para un gato a punto de abalanzarse sobre un ratón.

En contraste, la mayoría de los herbívoros tienen un ojo en cada lado de la cabeza (Fig. 40-10b), con poco traslape en sus campos visuales. Alguna percepción de fondo se sacrifica en favor de un campo de visión de casi 360 grados, lo que permite a los animales presa ubicar un depredador que se aproxima desde cualquier dirección.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir las estructuras del ojo humano y explicar la ruta tomada por la luz desde fuera del ojo hacia los fotorreceptores?
- explicar cómo se codifica el color?
- describir las diferencias entre ojos normales, miopes e hipermetropes, y explicar cómo puede corregirse el enfoque defectuoso mediante lentes artificiales?



(a) Visión binocular



(b) Visión de casi 360°

▲ **FIGURA 40-10** La posición de los ojos difiere en depredadores y presas (a) La mayoría de los mamíferos depredadores, como este lince, tienen ojos enfrente de la cabeza; ambos ojos pueden enfocarse sobre un objetivo, lo que proporciona visión binocular. (b) La mayoría de los animales presa, como los conejos, tienen ojos a los lados, los cuales le permiten detectar depredadores.

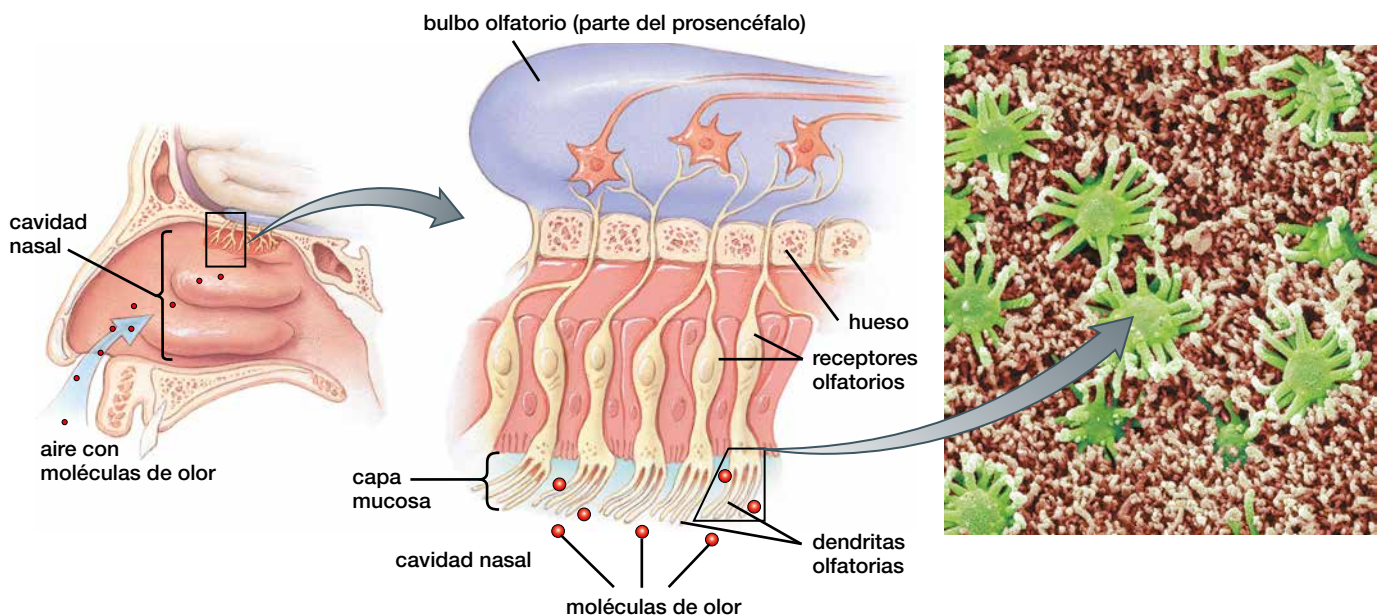
PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué algunos mamíferos herbívoros o frugívoros, como los monos y algunos murciélagos, tienen ambos ojos enfrente?

40.7 ¿CÓMO SE PERCIBEN LOS QUÍMICOS?

Los **quimiorreceptores** responden a químicos en los ambientes interno o externo. Los quimiorreceptores en algunos vasos sanguíneos grandes y en el hipotálamo del cerebro monitorean niveles de moléculas cruciales en la sangre como oxígeno y glucosa. Los vertebrados terrestres tienen dos sentidos que responden a químicos de afuera del cuerpo: la olfacción, el sentido del olfato, permite a los animales detectar moléculas transportadas en el aire; la gustación, el sentido del gusto, permite a los animales detectar químicos disueltos en agua o saliva en la boca.

Los receptores olfatorios detectan los químicos transportados en el aire

Las células receptoras para la olfacción son neuronas ubicadas en un parche de tejido cubierto con moco en la porción superior de la cavidad nasal (**FIG. 40-11**). Las neuronas receptoras olfatorias portan largas dendritas que se extienden hacia la cavidad nasal y están incrustadas en el moco. Las moléculas olorosas en el aire se difunden a través del moco y se ligan a proteínas receptoras sobre las dendritas. Las neuronas receptoras olfatorias envían axones hacia el bulbo olfatorio del cerebro.



▲ **FIGURA 40-11** **Olfacción** Los receptores olfatorios humanos son neuronas que portan microscópicas proyecciones con forma de pelo que se extienden hacia la cavidad nasal. Las proyecciones están incrustadas en una capa de moco en la cual las moléculas de olor se disuelven antes de entrar en contacto con los receptores.

Los seres humanos tienen entre cinco y 10 millones de neuronas receptoras olfatorias y alrededor de 400 tipos diferentes de proteínas receptoras olfatorias. Cada neurona olfatoria porta muchas copias de un solo tipo de proteína receptora. Cada proteína receptora está especializada para ligarse a un tipo particular de molécula de olor y hacer que la neurona olfatoria produzca un potencial de receptor. Si el potencial de receptor es suficientemente grande, supera el umbral y produce potenciales de acción que viajan a lo largo del axón de la neurona hacia el bulbo olfatorio.

La mayoría de los olores son mezclas complejas de moléculas que estimulan varias proteínas receptoras diferentes, de modo que la percepción de los olores surge cuando el cerebro interpreta señales de muchas neuronas de receptor olfatorio distintas. Un estudio reciente descubrió que es probable que las personas pueden distinguir más de un billón de olores, compuestos de mezclas de diferentes tipos de moléculas de olor (por ejemplo, “un bouquet de naranja con un toque de mentol y apenas un resto de pez muerto”). Es interesante que la mayoría de las personas no expresen todo el rango de proteínas receptoras, lo cual explica por qué algunas personas son bastante insensibles a ciertos olores.

Muchos otros animales detectan olores mejor que los seres humanos, porque tienen más neuronas receptoras olfatorias, más tipos de proteínas receptoras, o ambas. Los perros, por ejemplo, tienen un par de cientos de millones de neuronas olfatorias (posiblemente más de mil millones en algunas razas, como los sabuesos). También tienen alrededor de 800 tipos diferentes de proteínas receptoras olfatorias. Los perros pueden detectar ciertos olores, como algunos que se encuentran en el sudor humano, entre 10 mil a 100 mil veces mejor que los seres humanos.

Los receptores del gusto detectan los químicos disueltos en los líquidos

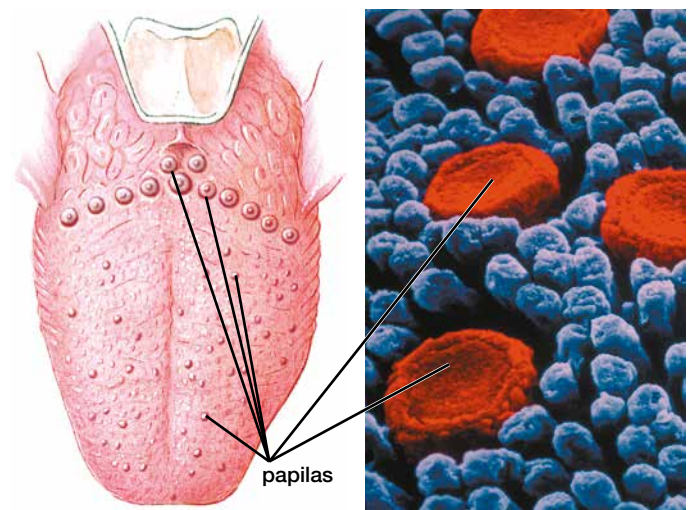
La lengua humana tiene alrededor de 5 mil **papilas gustativas**, incrustadas en pequeños cúmulos, llamadas papilas (**FIG. 40-12a**). Las papilas gustativas también se encuentran en la parte posterior de la boca, en las vías aéreas y en los intestinos. En la lengua, cada papila gustativa consta de un cúmulo de células en un pequeño surco en una papila, que se abre en la cavidad oral a través de un poro gustativo. Una papila gustativa contiene de 50 a 150 células de varios tipos: células de apoyo, células madre y células receptoras del gusto (**FIG. 40-12b**). Las células de apoyo regulan la composición del fluido intersticial y ayudan a las células receptoras a funcionar de manera adecuada. Las células madre producen células receptoras y de apoyo de reemplazo, después del desgaste y rasgado normal, o después de un encuentro cercano con café muy caliente. Las células receptoras del gusto tienen microvellos (delgadas proyecciones de la membrana plasmática) que se extienden hacia el poro gustativo. Químicos disueltos entran al poro y hacen contacto con estos microvellos. Aunque una vez se pensó que las papilas gustativas para sabores específicos se concentraban sobre áreas específicas de la lengua, los diferentes tipos de papilas gustativas en realidad están distribuidas de forma bastante equitativa.

Existen cinco sabores conocidos: agrio, salado, dulce, amargo y umami (palabra japonesa que más o menos se traduce como “delicioso”). Investigación reciente sugiere que los ácidos grasos pueden evocar una sexta sensación de sabor. Cada célula receptora de gusto responde a un solo sabor. Las sensaciones agrio y salado son causadas por iones de hidrógeno o iones de sodio, en

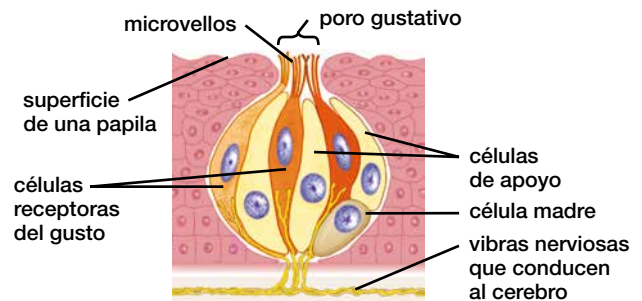
forma respectiva, que entran a ciertas células receptoras del gusto a través de canales en las membranas plasmáticas de sus microvellos. Las sensaciones dulce, amargo y umami son generadas por moléculas orgánicas específicas que se ligan a proteínas receptoras sobre la superficie de los microvellos de otras células receptoras del gusto. Las células receptoras de umami responden al aminoácido glutamato. Las altas concentraciones de glutamato que se encuentran en alimentos como carne, pescado y queso estimulan al receptor umami, lo que produce una sensación a veces descrita como “sabrosa”. El glutamato monosódico (MSG) se ha usado desde hace mucho tiempo como sazonador porque aumenta el sabor de los platillos de carne, pescado y vegetales.

Las personas perciben una gran variedad de sabores en dos formas. Primera: un alimento puede estimular dos o más tipos de receptor, lo que hace que la sustancia sepa “dulce y agria”, por ejemplo. Segunda: los alimentos por lo general liberan moléculas en el aire dentro de la boca. Estas moléculas olorosas se ligan a receptores olfatorios, que aportan un componente de olor al sabor básico.

Para probar que lo que se llama sabor con frecuencia es principalmente olfacción, intenta apretar tu nariz y cerrar los ojos mientras comes diferentes sabores de *jelly beans*. Los sabores, desde cerezas hasta rosetas de maíz con mantequilla, serán



(a) La lengua humana



(b) Una papila gustativa

▲ **FIGURA 40-12 Receptores del gusto humanos** (a) La lengua humana está cubierta con papilas en las cuales se incrustan las papilas gustativas. (b) Cada papila gustativa contiene células receptoras del gusto de varios tipos, células de apoyo y células madre. Microvellos de células receptoras del gusto, que tienen moléculas receptoras de proteína sobre sus membranas plasmáticas, se extienden hacia el poro gustativo.

indistinguiblemente dulces. Del mismo modo, cuando estás resfriado, los alimentos de otro modo sabrosos parecen insípidos.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- definir el término quimiorreceptor y explicar la diferencia entre olfacción y gusto?
- explicar cómo se perciben diferentes olores y sabores complejos?

40.8 ¿CÓMO SE PERCIBE EL DOLOR?

Si te quemas, cortas, machucas o derramas ácido sobre ti, experimentarás dolor. El dolor es un sentimiento subjetivo que surge en el cerebro, producido por la estimulación de **receptores de dolor** (también llamados nociceptores), que se encuentran en la mayor parte del cuerpo. La percepción de dolor tiene una importancia crucial para el bienestar y la supervivencia, pues enseña a los seres humanos y a otros animales a evitar comportamientos y objetos que pueden dañar el cuerpo. Algunas personas nacen sin la capacidad de percibir dolor. Son enormemente proclives a los accidentes, y sufren muchos golpes, cortadas e incluso huesos rotos.

Existen casi tantos tipos de receptores de dolor como formas de dañar tu cuerpo. Por ejemplo, algunos receptores de dolor responden a temperaturas altas, con un umbral típico de más o menos 43 °C. Otros responden a temperaturas bajas, por abajo de 15 °C. Estas temperaturas pueden no parecer muy calientes o muy frías, pero recuerda, éstas no son temperaturas del aire, sino la temperatura de la piel donde se ubican los receptores de dolor: los receptores de dolor sensibles al frío alcanzan una temperatura tan baja como 15 °C sólo si la temperatura externa es suficientemente fría como para superar el efecto de calentamiento del flujo sanguíneo justo por abajo de la superficie de la piel.

Otros receptores de dolor responden a estiramiento excesivo, como el que puede provocar un intestino inflamado (dolores por gases). Muchos receptores de dolor se activan mediante estímulos químicos, como ácido o químicos liberados durante lesiones, o

¿TE HAS PREGUNTADO...

El ingrediente “picoso” de los chiles es un químico llamado capsaicina. Lo picoso de

los chiles depende de cuánta capsaicina contengan, lo que varía desde los pimientos muy leves a los jalapeños (casi 20 veces más picantes) a los habaneros (50 veces más picante que los jalapeños) hasta los terriblemente dolorosos Carolina Reaper (de 7 a 15 veces más picantes que los habaneros) la capsaicina activa proteínas receptoras en muchas células receptoras de dolor, incluidas algunas en la boca, que también se activan mediante temperaturas altas. Recuerda que el tipo de estímulo que percibes depende de cuáles células sensoriales disparan potenciales de acción. Puesto que receptores de dolor individuales responden tanto a calor nocivo como a capsaicina, el cerebro interpreta estos dos estímulos como dolores quemantes.

por qué pican los chiles?

durante la respuesta inflamatoria ante la lesión. Por ejemplo, si te cortas o golpeas, las células dañadas liberan sus contenidos, incluidas enzimas que conviertan ciertas proteínas sanguíneas en bradiquinina, un químico que activa los receptores de dolor. Los químicos liberados durante la respuesta inflamatoria, incluidos histamina y prostaglandinas, aumentan la sensibilidad de los receptores de dolor, lo que convierten una incomodidad más bien leve en algo mucho más doloroso. Ciertos receptores de dolor individuales pueden responder a varios estímulos dañinos diferentes, incluidos calor excesivo, ácido o ciertos químicos.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- mencionar los tipos de estímulos que se perciben como dolor?
- explicar por qué es útil tener receptores de dolor?

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Oídos biónicos

Por sorprendentes que puedan parecer los implantes cocleares, no son nada complicados comparados con una cóclea biológica funcional. Una cóclea contiene alrededor de 3500 células pilosas que están involucradas sobre todo en la detección de sonido y en la estimulación de axones en el nervio auditivo. En comparación, un implante coclear, con 16 a 22 electrodos que más o menos imitan las células pilosas, puede parecer desalentadoramente burdo, pero el cerebro puede aprender a hacer cosas maravillosas con muy poca información. La mayoría de las personas con implantes cocleares aprenden a entender el lenguaje hablado bastante bien y pueden apreciar la música.

Siempre existen limitaciones a lo que pueden hacer los implantes cocleares. Por ejemplo, la física de la electricidad dicta que los electrodos en la cóclea deben estar relativamente separados, lo que impone un límite superior a cuántos electrodos puede haber,

lo que a su vez restringe cuán bien un usuario puede escuchar música y acaso detectar sobretonos emocionales en el habla. Pero en palabras de Samantha Downton, su implante coclear la llevó “a un nuevo mundo”. Samantha paga con favores en el Centro Auditivo-Verbal de Atlanta, una organización no lucrativa dedicada a ayudar a que las personas con deterioro auditivo descubran el mundo del sonido.

PENSAMIENTO CRÍTICO Los implantes retinales se desarrollaron para proporcionar visión limitada a personas que quedaron ciegas por retinitis pigmentosa o degeneración macular, en la cual los fotorreceptores se degeneran pero muchas de las células ganglionares sobreviven. Compara la estructura de la retina y la cóclea. Con base en lo que sabes acerca de los implantes cocleares, ¿cuáles serían los principios guía generales para diseñar un implante retinal?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

40.1 ¿Cómo perciben su entorno los animales?

Los receptores sensoriales convierten un estímulo del ambiente interno o externo en una señal eléctrica llamada potencial de receptor. Los receptores sensoriales se categorizan de acuerdo con el estímulo al cual responden. Muchos receptores sensoriales están contenidos dentro de los órganos de los sentidos que ayudan a los receptores a responder a un estímulo específico. Ya sea directa o indirectamente, los potenciales de receptor resultan en potenciales de acción en axones específicos que conectan al cerebro. El tipo de estímulo percibido está determinado por cuáles neuronas se activan en el cerebro. La intensidad de un estímulo se codifica mediante la frecuencia de los potenciales de acción que llegan al cerebro.

40.2 ¿Cómo se percibe la temperatura?

Los termorreceptores responden o al frío o al calor al aumentar su tasa de disparo. La mayoría de los termorreceptores son terminaciones nerviosas libres en la piel o el cerebro.

40.3 ¿Cómo se detectan los estímulos mecánicos?

Los mecanorreceptores detectan estímulos como contacto, vibración, presión, estiramiento o sonido. Algunos mecanorreceptores, incluidos los del tacto y la sensación de comezón, son terminaciones nerviosas libres. Otros mecanorreceptores están rodeados por estructuras accesorias que regulan cuál estímulo se detecta, como presión, sonido o gravedad.

40.4 ¿Cómo se detecta el sonido?

En el oído vertebrado, el aire hace vibrar el tímpano, que transmite vibraciones hacia los huesos del oído medio y luego hacia la ventana oval de la cóclea en el oído interno. Dentro de la cóclea, las vibraciones doblan pelos de los mecanorreceptores llamados células pilosas, lo que produce potenciales de receptor que hacen que las células pilosas liberen neurotransmisores hacia las terminaciones de los axones del nervio auditivo, lo que dispara potenciales de acción que viajan hacia los centros auditivos en el cerebro. El tono del sonido se codifica por cuáles células pilosas se estimulan con una frecuencia dada de vibraciones sonoras. La sonoridad de un sonido está codificada por la frecuencia de los potenciales de acción en los axones del nervio auditivo.

40.5 ¿Cómo se detectan la gravedad y el movimiento?

El aparato vestibular del oído interno consta del utrículo y el sáculo en el vestíbulo, que detectan la dirección de la gravedad y la orientación de la cabeza, y los canales semicirculares, que detectan el movimiento de la cabeza.

40.6 ¿Cómo se percibe la luz?

En el ojo vertebrado, la luz entra a la córnea y pasa a través de la pupila hacia el cristalino, que enfoca una imagen sobre la retina. La

retina contiene dos tipos de fotorreceptores, barras y conos, que producen potenciales de receptor en respuesta a la luz. Estas señales se procesan a través de neuronas en la retina y se traducen en potenciales de acción en las células ganglionares, cuyos axones forman el nervio óptico. Las barras son más abundantes y más sensibles a la luz que los conos, lo que proporciona visión en blanco y negro en luz tenue. Los conos, que están concentrados en la fovea, proporcionan visión a color.

40.7 ¿Cómo se perciben los químicos?

Los vertebrados terrestres detectan los químicos en el ambiente externo o por el olfato (olfacción) o por el gusto (gustación). Cada tipo de célula receptora olfatoria o del gusto responde sólo a uno o a algunos tipos específicos de moléculas, lo que permite la discriminación entre sabores y olores. Las neuronas olfatorias de los vertebrados se ubican en la cavidad nasal. Los receptores de gusto se ubican principalmente en las papilas gustativas sobre la lengua.

40.8 ¿Cómo se percibe el dolor?

Los receptores de dolor responden a estímulos nocivos como cortadas, quemaduras, ácido o temperaturas extremadamente altas o bajas. Algunos receptores de dolor también responden a químicos que se producen en el cuerpo durante daño tisular.

Términos clave

aparato vestibular	764	nervio auditivo	762
barra	768	nervio óptico	768
canal auditivo	762	oído externo	762
canal semicircular	764	oído interno	762
célula ganglionar	768	oído medio	762
célula pilosa	762	ojo compuesto	766
cóclea	762	omatidio	766
conducto auditivo	762	órgano sensorial	759
cono	768	pabellón auricular	762
córnea	767	papila gustativa	770
coroides	767	potencial de	
cristalino	767	receptor	760
esclerótica	767	punto ciego	768
estribo	762	pupila	767
fotopigmento	766	quimiorreceptor	769
fotorreceptor	766	receptor	759
fovea	767	receptor de dolor	771
hipermetropía	767	receptor sensorial	759
humor acuoso	767	retina	767
humor vítreo	767	sáculo	764
intensidad	759	termorreceptor	761
iris	767	tímpano	762
martillo	762	utrículo	764
mecanorreceptor	761	ventana oval	762
membrana basilar	762	ventana redonda	762
membrana tectorial	762	visión binocular	768
miope	767	yunque	762

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- Los receptores sensoriales que responden al movimiento, la gravedad o el sonido son
 - quimiorreceptores.
 - mecanorreceptores.
 - fotorreceptores.
 - termorreceptores.
- La percepción cerebral de la naturaleza de un estímulo sensorial está determinada por
 - la frecuencia de los potenciales de acción en un receptor sensorial.
 - la parte específica del cerebro que se activa.
 - el tamaño del potencial de receptor en un receptor sensorial.
 - el tamaño de los potenciales de acción que viajan hacia el cerebro.
- Los receptores sensoriales que responden a oxígeno, pH y glucosa son
 - mecanorreceptores.
 - fotorreceptores.
 - termorreceptores.
 - quimiorreceptores.
- Un gran potencial de receptor en una célula receptora sensorial
 - por lo general será generado por un estímulo leve.
 - por lo general producirá una frecuencia baja de potenciales de acción en axones que conducen desde el órgano sensorial hacia el cerebro.
 - por lo general estimulará una frecuencia alta de potenciales de acción en axones que conducen desde el órgano sensorial hacia el cerebro.
 - no está relacionado con la percepción cerebral de la intensidad de un estímulo.
- Las células que envían axones desde el ojo mamífero hacia el cerebro son
 - omátidos.
 - barras.
 - conos.
 - células ganglionares.

Llena los espacios

- Los receptores sensoriales responden a un estímulo adecuado con una señal eléctrica llamada _____. Los estímulos más grandes hacen que estas señales sean más grandes que las señales provenientes de estímulos pequeños. A final de cuentas, la intensidad de un estímulo se transmite al cerebro codificada mediante _____ de potenciales de acción en axones conectados a áreas sensoriales específicas del cerebro.
- El oído mamífero consta de tres partes: los oídos externo, medio e interno. La solapa de cartílago cubierta con piel en el exterior de la cabeza es el _____, que recolecta las ondas sonoras y las conduce hacia el canal auditivo hacia una membrana flexible llamada _____. Ésta conecta a tres pequeños huesos, _____, _____ y _____ (menciona en el orden correcto). El hueso final hace vibrar _____, el comienzo de la cóclea. Dentro de la cóclea, las vibraciones mueven los cilios de mecanorreceptores especializados llamados _____.
- La luz entra al ojo humano a través de _____ y _____ y luego pasa a través de la pupila, que es

un orificio en _____. Luego la luz pasa a través de _____ y _____ antes de golpear finalmente la retina. Tanto _____ como _____ están involucrados en el enfoque de la luz.

- La retina del ojo humano contiene dos tipos de fotorreceptores, llamados _____ y _____. _____ son más grandes, más sensibles a la luz y proporcionan visión en luz tenue. _____ se ubican sobre todo en la región central de la retina, llamada _____. Estos fotorreceptores son más pequeños y menos sensibles a la luz, pero ofrecen visión a color.
- En los seres humanos, los cinco tipos principales de sensaciones de sabor son _____, _____, _____, _____ y _____. Las moléculas que salen del alimento y entran al aire dentro de la boca se detectan mediante el sentido de _____, que tiene un papel principal en la percepción de sabor del cerebro.

Preguntas de repaso

- ¿Cómo codifican la intensidad de un estímulo los sentidos? ¿El tipo de estímulo?
- ¿Cuáles son los nombres de los receptores específicos usados para gusto, visión, audición, olfato y tacto?
- ¿Por qué uno aparentemente es capaz de distinguir cientos de diferentes sabores si sólo se tienen cinco tipos de receptores de gusto? ¿Cómo puede uno distinguir tantos olores diferentes?
- Describe la estructura y el funcionamiento de las diversas partes del oído humano al rastrear la ruta de una onda sonora desde el aire exterior al oído hasta los potenciales de acción en el nervio auditivo.
- ¿Cómo la estructura del oído interno permite la percepción del tono? ¿De la sonoridad?
- Elabora un diagrama de la estructura global del ojo humano. Etiqueta la córnea, el iris, la esclerótica, la retina y la coroides. Describe la función de cada estructura marcada.
- ¿Cómo cambia de forma el cristalino del ojo para permitir el enfoque de los objetos distantes? ¿Qué defectos hacen que el enfoque de objetos distantes sea imposible, y cómo se llama esta condición? ¿Qué tipo de lentes puedes usar para corregirlo y cómo lo hacen las lentes?
- Compara y contrasta barras y conos.
- Menciona los tipos de estímulos que activan los receptores de dolor. ¿Qué propiedades tienen en común estos estímulos?

Aplicación de conceptos

- Los seres humanos no sólo identifican olores. También los etiquetan como buenos o malos, agradables o desagradables. ¿Cuál piensas podría ser la ventaja evolutiva de las respuestas emocionales a los olores? ¿Crees que todos los animales tienen las mismas respuestas emocionales a los olores que los seres humanos?
- Muchas personas gustan de comer alimentos picantes, pero no la mayoría de los demás mamíferos. Históricamente, la tendencia general ha sido que mientras más cálido sea el clima, más picantes son los alimentos que por tradición prefiere una sociedad. Con estos hechos como punto de partida, ¿cuál podría ser la ventaja selectiva para las plantas que pueden fabricar químicos picantes? ¿Por qué podría ser útil para los seres humanos tolerar, e incluso disfrutar, la comida picante?

41

ACCIÓN Y SOPORTE: LOS MÚSCULOS Y EL ESQUELETO



Dennis Kimetto (izquierda) y Usain Bolt (derecha) calificaron cada uno como el ser humano más rápido del mundo... en su propia forma.

ESTUDIO DE CASO

Piernas de oro

DESPUÉS DE QUE USAIN “EL RELÁMPAGO” BOLT (derecha) resonó desde los bloques de partida en la carrera de 100 metros en las Olimpiadas de Londres 2012, los músculos de sus piernas lo impulsaron hacia la línea de meta en 9.63 segundos, un récord olímpico. Su paso fue un sorprendente 1.61 minutos por kilómetro. Para ciertas medidas, Bolt es el ser humano más rápido del mundo, ¿pero más rápido sobre qué distancia? ¿Podría completar un kilómetro con este ritmo? No. De hecho, nadie ha corrido un kilómetro más rápido que 2.30 minutos.

En 2014, Dennis Kimetto (izquierda), de Kenia, estableció un nuevo récord mundial de maratón: 2 horas, 2 minutos y 57 segundos. Ciertamente, la rapidez promedio de Kimetto fue de “sólo” más o menos 17.6 segundos por 100 metros (20.6 km/h), pero mantuvo este ritmo durante 42.16 km.

¿Bolt podría vencer a Kimetto en un maratón? De ninguna manera. Y Kimetto no podría siquiera calificar para la carrera olímpica de 100 metros. ¿Por qué no? Compara sus cuerpos. Bolt tiene músculos más grandes que Kimetto, pero, como aprenderás en este capítulo, los músculos de los velocistas y maratonistas de clase mundial difieren también a nivel celular. Los músculos más grandes de las piernas de Bolt son esenciales para una poderosa salida desde los bloques e impulsarlo durante 100 metros, pero los de Kimetto son superiores sobre las largas distancias de un maratón.

Conforme leas este capítulo, considera los músculos de Bolt, Kimetto y los tuyos propios. Con suficiente esfuerzo, ¿podrías convertirte en un velocista o maratonista de clase mundial? ¿Cómo difieren los músculos de Bolt y Kimetto, no sólo en tamaño, sino también a nivel celular? ¿También es posible que sus esqueletos contrasten? ¿Cómo músculos y huesos funcionan en conjunto para sostener y mover el cuerpo?

DE UN VISTAZO

41.1 ¿Cómo se contraen los músculos?

41.2 ¿Cómo difieren los músculos cardíaco y liso de los músculos esqueléticos?

41.3 ¿Cómo funcionan en conjunto músculos y esqueletos para proporcionar movimiento?

41.1 ¿CÓMO SE CONTRAEN LOS MÚSCULOS?

Casi todos los animales tienen **músculo**, un tejido formado por células que son capaces de contraerse y mover las partes del cuerpo. Incluso las esponjas, que carecen de tejido muscular, tienen células que pueden contraerse. Lo que es más, sus células se contraen usando los mismos tipos de proteínas, que interactúan básicamente en la misma forma que las células musculares humanas. En este capítulo te enfocarás en los músculos vertebrados, pero los principios básicos son similares en la mayoría del reino animal: la capacidad para mover y los mecanismos celulares fundamentales que producen movimiento son extremadamente antiguos.

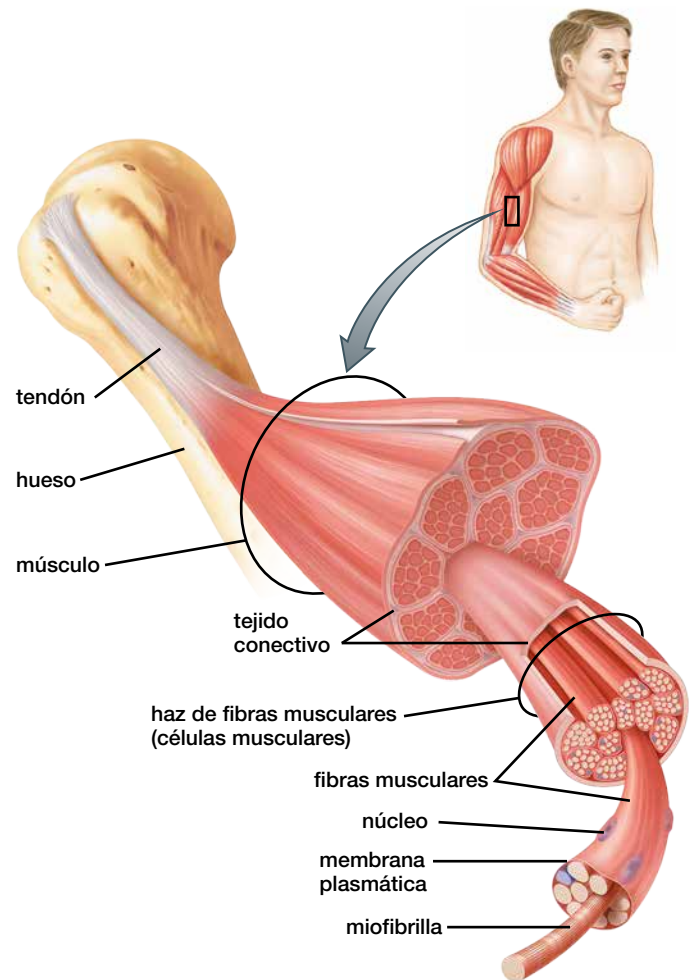
Los tres tipos de músculo vertebrado (esquelético, cardíaco y liso) difieren un poco en función, apariencia y control. Se comenzará por describir la estructura y funcionamiento de los músculos esqueléticos, y más tarde en este capítulo se describirán los músculos cardíaco y lisos.

Los músculos esqueléticos de los vertebrados tienen estructuras repetitivas enormemente organizadas

El **músculo esquelético**, llamado así porque mueve el esqueleto, también se conoce como *músculo estriado* (que significa “en tiras”) porque sus células parecen agruparse en tiras bajo el microscopio. La mayoría de los músculos esqueléticos están unidos al esqueleto mediante duros **tendones** fibrosos, que constan de hebras de colágeno liadas en grupos cada vez más grandes mediante vainas de tejido conectivo. Casi todos los músculos esqueléticos están bajo control voluntario, o consciente, del sistema nervioso. Los músculos esqueléticos pueden producir contracciones que van desde rápidas sacudidas (parpadeo de tus ojos) hasta poderosa tensión sostenida (transportar una pila de libros). Un músculo esquelético individual consta de componentes repetidos anidados uno dentro del otro (**FIG. 41-1**). Comienza en el exterior de un músculo y revísalo hacia adentro.

Los músculos esqueléticos están encapsulados en vainas de tejido conectivo, que se funden en sus tendones de unión. Dentro de la vaina exterior de un músculo, células musculares individuales, llamadas **fibras musculares**, se agrupan en haces que también están encapsulados mediante tejido conectivo. Vasos sanguíneos y nervios pasan a través del músculo en los espacios entre los haces. Cada fibra muscular individual también tiene su propio tejido conectivo delgado enrollado. Estas cubiertas de tejido conectivo múltiple, cada una unida a las otras, permite al músculo contraerse como unidad y proporcionar la fuerza que evita que el músculo se reviente durante la contracción.

Las fibras musculares varían de 10 a 100 micrómetros de diámetro. Algunas se extienden a todo lo largo de un músculo, que puede ser de hasta 60 centímetros en el músculo más largo del



▲ **FIGURA 41-1 Estructura de músculo esquelético** Un músculo está rodeado con tejido conectivo y por lo general se une a los huesos mediante tendones. Las células musculares (fibras) están agrupadas dentro del músculo; cada fibra está empacada con miofibrillas.

cuerpo (el sartorio, que se ubica en la pierna). Cada fibra muscular esquelética contiene muchos núcleos, ubicados justo abajo de la membrana plasmática celular. Las fibras más largas tienen varios miles de núcleos para dirigir la síntesis de las enzimas y proteínas estructurales que requieren estas células muy activas.

Fibras musculares individuales contienen muchas **miofibrillas** cilíndricas paralelas (**FIG. 41-2**; véase también la Fig. 41-1). Cada miofibrilla está rodeada por un tipo especializado de retículo endoplasmático llamado **retículo sarcoplasmático (RS; FIG. 41-12a)**, que consta de compartimientos aplanados, encerrados en membrana, llenos con fluido. El fluido contiene una alta

concentración de iones de calcio (Ca^{2+}) que tienen un importante papel en la contracción muscular (que se describe más adelante). La membrana plasmática que rodea cada fibra muscular forma pequeños tubos, llamados **túbulos T**, que entran profundo en la

fibra muscular a intervalos regulares. Los túbulos T envuelven las miofibrillas, y corren entre, estrechamente unidas a, segmentos del RS (Fig. 41-2a).

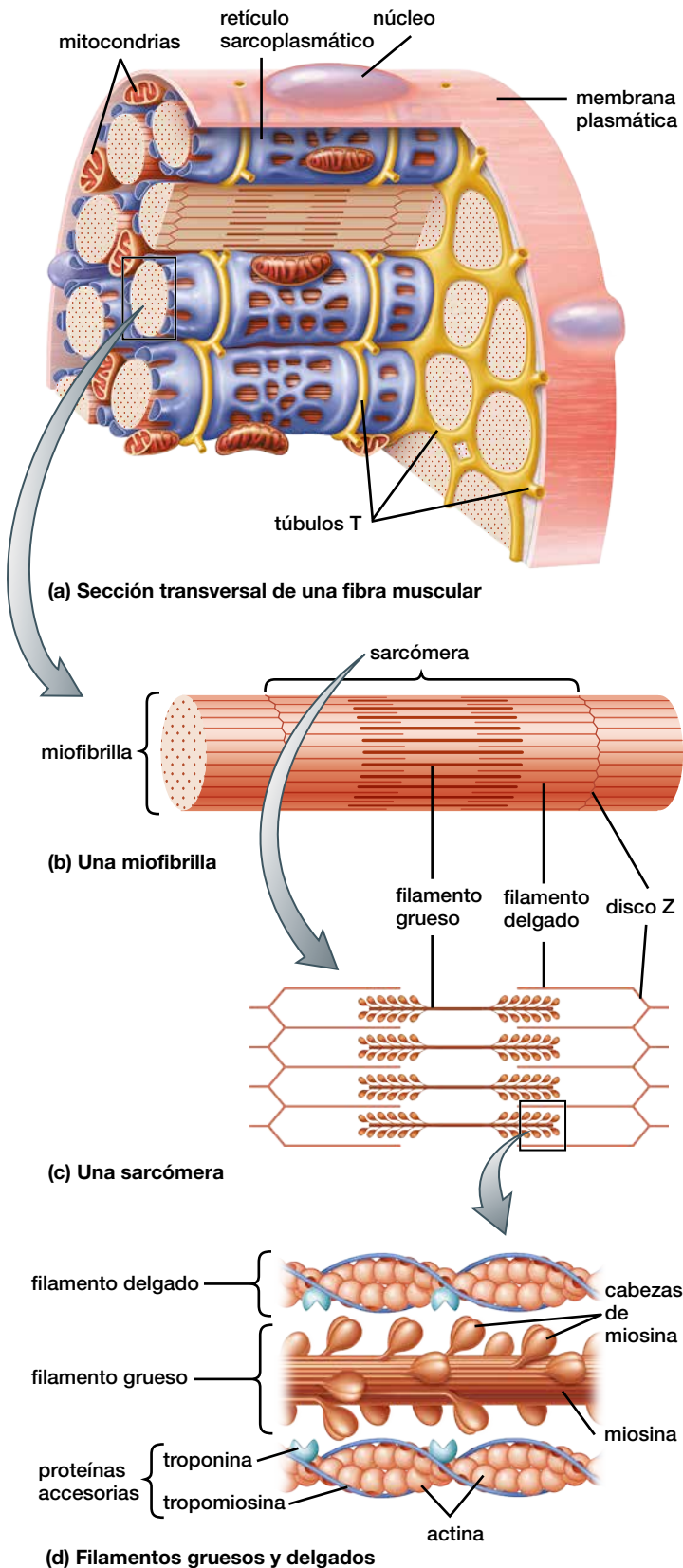
Cada miofibrilla, a su vez, consta de subunidades repetidas llamadas **sarcómeras**, alineadas extremo con extremo a todo lo largo de la miofibrilla (Fig. 41-2b) y conectadas entre sí mediante complejos de proteína llamados **discos Z**. Con sus subunidades sarcómera cilíndricas, cada miofibrilla se parece un poco a miles de latas de sopa miniatura pegadas extremo con extremo. Dentro de cada sarcómera se encuentra un arreglo preciso de filamentos proteínicos delgados y gruesos (Fig. 41-2c). Cada **filamento delgado** está anclado a un disco Z en un extremo; el extremo opuesto permanece libre. Suspendidos entre los filamentos delgados hay **filamentos gruesos**. El arreglo regular de filamentos delgados y gruesos dentro de cada miofibrilla proporciona a una fibra muscular esquelética su apariencia en tiras. Las miofibrillas están formadas principalmente por dos proteínas, **actina** en filamentos delgados y **miosina** en filamentos gruesos, los cuales interactúan mutuamente para contraer la fibra muscular (Fig. 41-2d). Los filamentos delgados están formados por dos cadenas de proteínas actina más o menos esféricas devanadas una en torno de la otra como dos collares de perlas enrollados juntos. Los filamentos delgados también contienen dos proteínas accesorias más pequeñas llamadas **tropomiosina** y **troponina**, que regulan la interacción entre los filamentos gruesos y delgados.

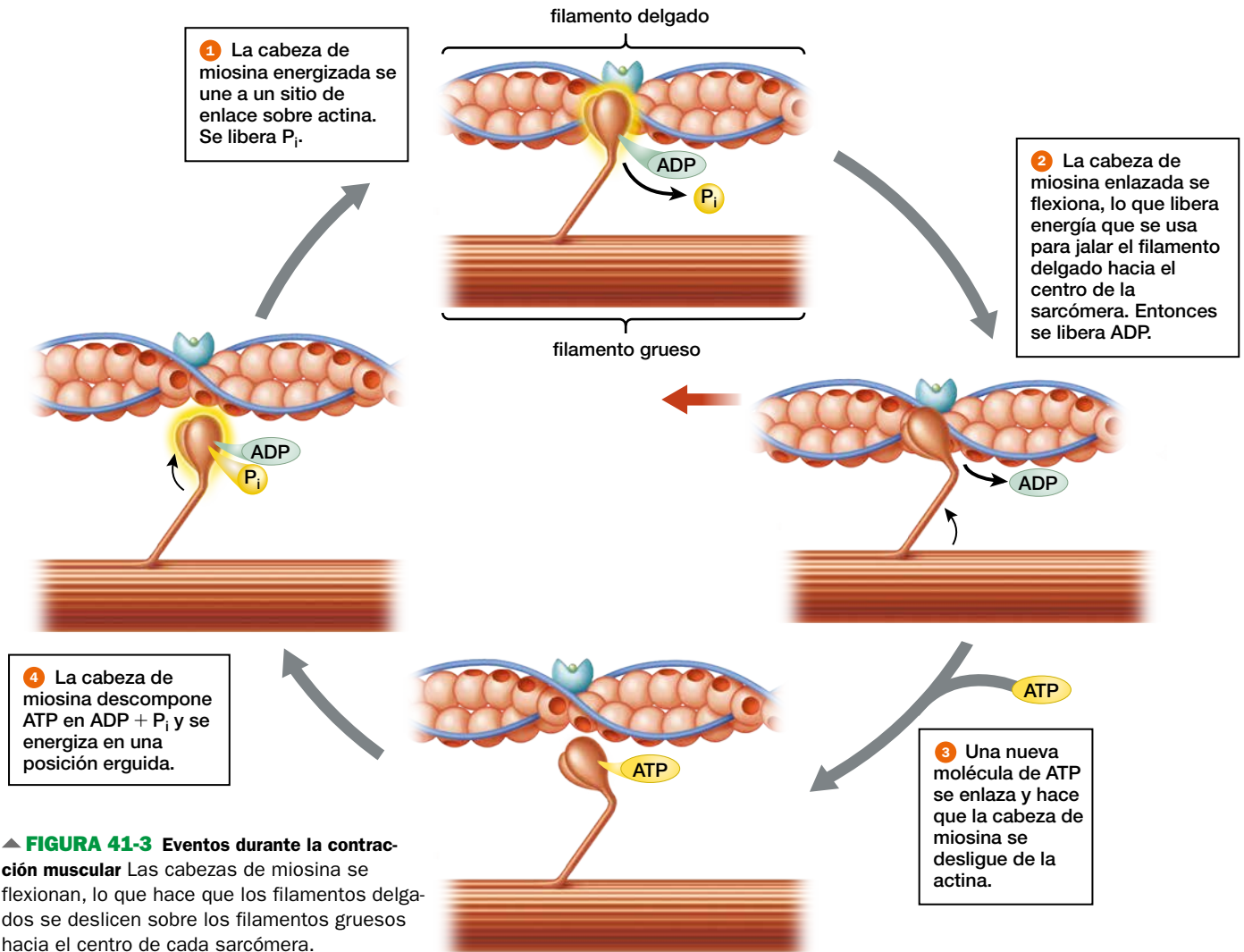
Los filamentos gruesos se forman a partir de haces de proteínas miosina. Cada proteína miosina tiene forma un poco parecida a un bastón de *hockey*, con una cabeza unida en ángulo a un largo mango (Fig. 41-2d). La **cabeza de miosina** está articulada al mango y puede moverse de ida y vuelta. Dentro de cada filamento grueso, proteínas miosina están agrupadas con sus mangos en medio del haz y sus cabezas se extienden desde extremos opuestos.

Las fibras musculares se contraen mediante interacciones entre filamentos delgados y gruesos

La arquitectura molecular de los filamentos delgados y gruesos les permite tanto asir como deslizarse unos sobre otros. Los filamentos gruesos y delgados pueden asirse mutuamente porque cada esfera de actina tiene un sitio que puede ligarse a una cabeza de miosina. En un músculo en reposo, estos sitios están cubiertos con tropomiosina. Cuando una neurona señala a un músculo contraerse, esto hace que la tropomiosina se mueva fuera de los sitios de enlace. La **FIGURA 41-3** muestra la secuencia de eventos durante un ciclo de movimientos de cabeza de miosina que producen contracción (las transformaciones de energía que conducen estos eventos se describen en la siguiente sección). Cuando los sitios de enlace sobre las moléculas de actina están expuestos, las cabezas de miosina extendidas de inmediato se unen a ellos

◀ **FIGURA 41-2 Una fibra muscular esquelética** (a) Cada fibra muscular está rodeada con membrana plasmática que se extiende hacia la fibra vía túbulos T. El retículo sarcoplásmico rodea cada miofibrilla dentro de la fibra. (b) Cada miofibrilla consta de una serie de sarcómeras, unidas extremo con extremo mediante discos Z proteínicos. (c) Dentro de cada sarcómera hay filamentos delgados alternados, compuestos de actina, troponina y tropomiosina, y filamentos gruesos, compuestos de miosina. (d) Aquí se muestran detalles de la estructura de los filamentos gruesos y delgados.





▲ **FIGURA 41-3** Eventos durante la contracción muscular Las cabezas de miosina se flexionan, lo que hace que los filamentos delgados se deslicen sobre los filamentos gruesos hacia el centro de cada sarcómera.

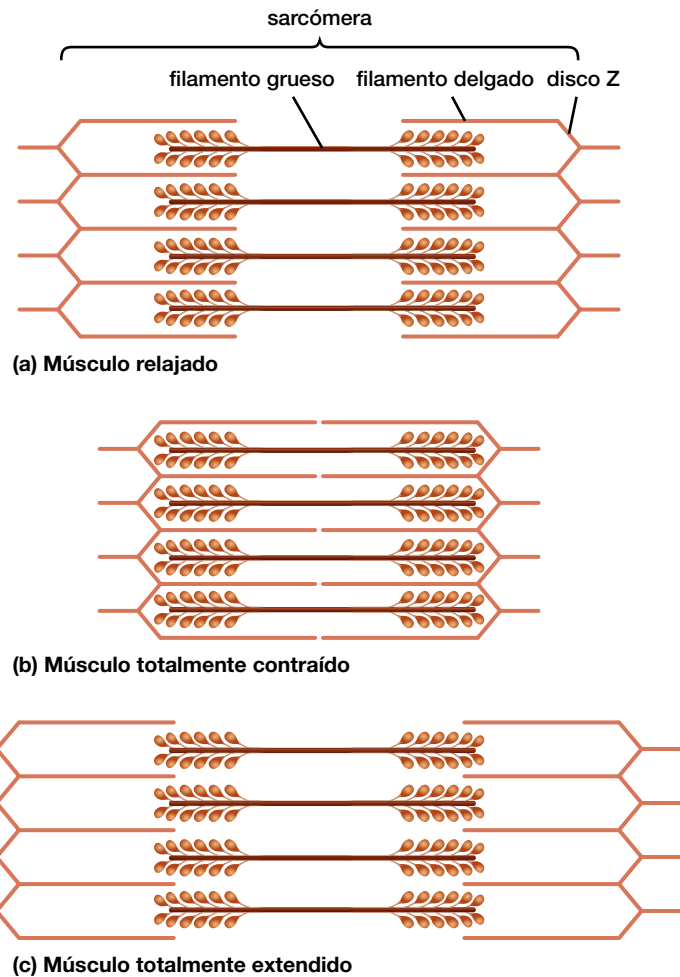
1 y se ligan de manera temporal a los filamentos gruesos y delgados. El enlazamiento estimula a las cabezas de miosina para relajarse en una posición doblada 2, lo que jala los filamentos delgados una corta distancia a lo largo del filamento grueso hacia el medio de la sarcómera. Entonces las cabezas de miosina liberan el filamento delgado 3, vuelven a extenderse 4 y vuelven a unirse a sitios de enlace más alejados a lo largo del filamento delgado en la dirección del disco Z al cual se unió dicho filamento. Siguen repitiendo la secuencia, en forma muy parecida a un marinero que tira de una larga línea de ancla una mano tras otra, un poco a la vez, al asir la línea, jalarla, liberarla, y luego asirla un poco más lejos. Conforme los filamentos delgados se deslizan sobre los filamentos gruesos, las sarcómeras se acortan, lo que acorta las miofibrillas, y esto produce la contracción de toda la fibra muscular. El ciclo se repite en tanto los sitios de enlace sobre la actina estén expuestos, o hasta que la fibra muscular esté en su contracción máxima. La contracción coordinada de muchas fibras musculares hace que todo el músculo se contraiga y genere movimiento.

Este proceso de contracción, llamado *mecanismo de filamento deslizante* (FIG. 41-4), acorta de manera simultánea todas las sarcómeras a lo largo de la fibra muscular. Observa que, en una fibra

totalmente contraída, los filamentos gruesos de miosina corren hacia las proteínas de los discos Z. En contraste, un músculo extendido por completo tiene muy poco traslape entre filamentos gruesos y delgados.

La contracción muscular usa energía de ATP

La Figura 41-3 también muestra cómo el ATP proporciona la energía para la contracción muscular. Por claridad, se comenzará en la posición 3 del ciclo, donde el ATP se enlaza a una cabeza de miosina relajada, lo que produce la liberación del filamento de actina. En la posición 4, la cabeza de miosina cataliza la descomposición de ATP en ADP + P_i (que permanece ligada a la miosina) y usa la energía liberada para levantarse ella misma en una posición erguida (imagina esto como estirar la banda de caucho de una resortera). En la posición 1, esta cabeza de miosina energizada se une a un sitio de enlace sobre la actina y libera P_i . Al continuar hacia la posición 2, en su “golpe de potencia”, la cabeza de miosina gasta su energía almacenada al jalar el filamento de actina hacia el centro de la sarcómera (como liberar la banda de la resortera para disparar su guijarro). La cabeza de miosina relajada libera su ADP y está lista para enlazarse a otro



▲ **FIGURA 41-4** El mecanismo de filamento deslizante de la contracción muscular

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué es tan difícil sostener un peso pesado en los brazos completamente extendidos? En otras palabras: ¿por qué un músculo enormemente estirado genera muy poca fuerza?

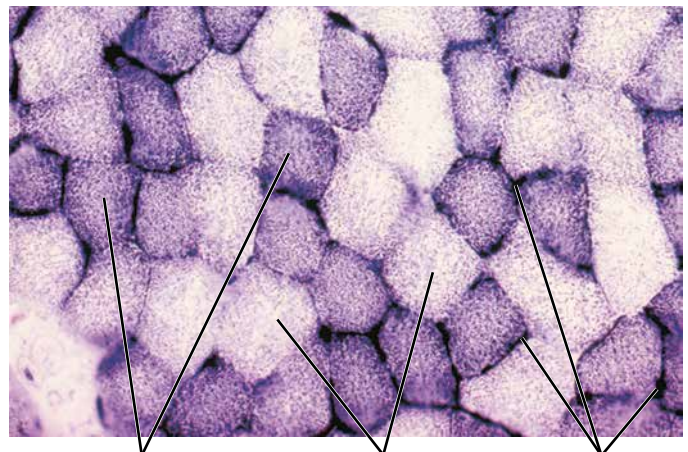
ATP, lo que hará que se desprenda del sitio de enlazamiento y comience un nuevo ciclo al unirse a un sitio de enlazamiento más lejos de la actina hacia el disco Z más cercano. Este ciclo debe repetirse muchas veces para producir una contracción muscular apreciable. El ciclo involucra todas las cabezas de miosina en la célula muscular estimulada, y continúa en tanto los sitios de enlazamiento en la actina estén expuestos o hasta que el músculo esté totalmente contraído (véase Fig. 41-4b).

Las reservas de ATP de un músculo esquelético se agotan después de sólo algunos segundos de ejercicio de gran intensidad. Para ejercicio breve de alta intensidad, las células musculares pueden generar un poco más de ATP usando glucólisis, un proceso que no requiere oxígeno, pero que tampoco es muy eficiente (véase el Capítulo 8). Para ejercicio prolongado y/o de baja intensidad, las células musculares producen ATP usando respiración celular. Esto requiere un suministro continuo de oxígeno que se entrega a las células musculares mediante los capilares del sistema cardiovascular.

Las fibras musculares esqueléticas de contracción rápida y contracción lenta están especializadas para diferentes tipos de actividad

Las fibras musculares esqueléticas vienen en todos tipos básicos, *contracción lenta* y *contracción rápida* (aunque existen subtipos dentro de cada uno de estos grupos). La mayoría de los músculos contienen algunas de cada tipo (**FIG. 41-5**). Las fibras de contracciones lenta y rápida tienen diferentes formas de miosina, que tiran de los filamentos delgados de forma relativamente lenta (contracción lenta) o más rápida (contracción rápida). También existen otras diferencias. Las fibras de contracción lenta se contraen con menos potencia que las de contracción rápida, pero pueden mantenerse contraídas durante un tiempo muy largo. ¿Cómo? Las fibras de contracción lenta contienen alta densidad de mitocondrias y están rodeadas con capilares que entregan oxígeno (O_2) para la producción de ATP mediante respiración celular. Las fibras de contracción lenta son delgadas, con relativamente pocas miofibrillas, de modo que el O_2 se difunde con facilidad a lo largo de estas células. Las células musculares de contracción lenta también contienen altos niveles de *mioglobina*, una proteína de color rojo similar a la hemoglobina. La mioglobina almacena O_2 ; lo enlaza cuando su concentración es alta y lo libera cuando la concentración cae. Esto permite que las fibras de contracción lenta continúen la respiración celular incluso si el O_2 sanguíneo temporalmente es inadecuado. Por ende, las fibras musculares de contracción lenta resisten la fatiga porque la respiración celular proporciona una abundante fuente continua de ATP para activar la contracción.

Las fibras de contracción rápida, por otra parte, contienen muchas más miofibrillas, lo que les da un diámetro mayor y les permite contraerse con mayor fuerza que las fibras de contracción lenta. Sin embargo, las fibras de contracción rápida tienen menor suministro de sangre, mucho menos mioglobina y menos mitocondrias. Dependen mucho más de la glucólisis para generar ATP. La glucólisis genera ATP mucho más rápido que la respiración celular, pero es mucho menos eficiente, de modo que las fibras de contracción rápida agotan sus almacenes de energía y se fatigan más rápido que las fibras de contracción lenta.



fibras de contracción lenta fibras de contracción rápida capilares

▲ **FIGURA 41-5** Sección transversal de músculo Las mitocondrias se tiñeron de azul y los capilares, de negro.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué los capilares se agrupan en torno a las fibras con más mitocondrias?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Piernas de oro

Las piernas de los velocistas campeones como Usain Bolt tienen aproximadamente 80% de fibras de contracción rápida capaces de las rápidas y explosivas contracciones que son tan esenciales para resonar desde los bloques de partida. Las piernas de los maratonistas de clase mundial como Dennis Kimetto, por otra parte, tienen aproximadamente 80% de fibras de contracción lenta, las cuales son menos explosivas pero pueden contraerse con más rapidez una y otra vez, pues cada pierna da alrededor de 11 mil pasos para completar un maratón. Tal vez ambos atletas tienen más o menos el mismo número de fibras musculares en sus piernas, pero los músculos de Bolt son más grandes porque tiene sobre todo fibras gruesas de contracción rápida, mientras que los músculos de Kimetto tienen una predominancia de fibras delgadas de contracción lenta. ¿Existirán diferencias entre los tendones de Bolt y Kimetto? Lo descubrirás en la Sección 41.3.

El sistema nervioso controla la contracción de los músculos esqueléticos

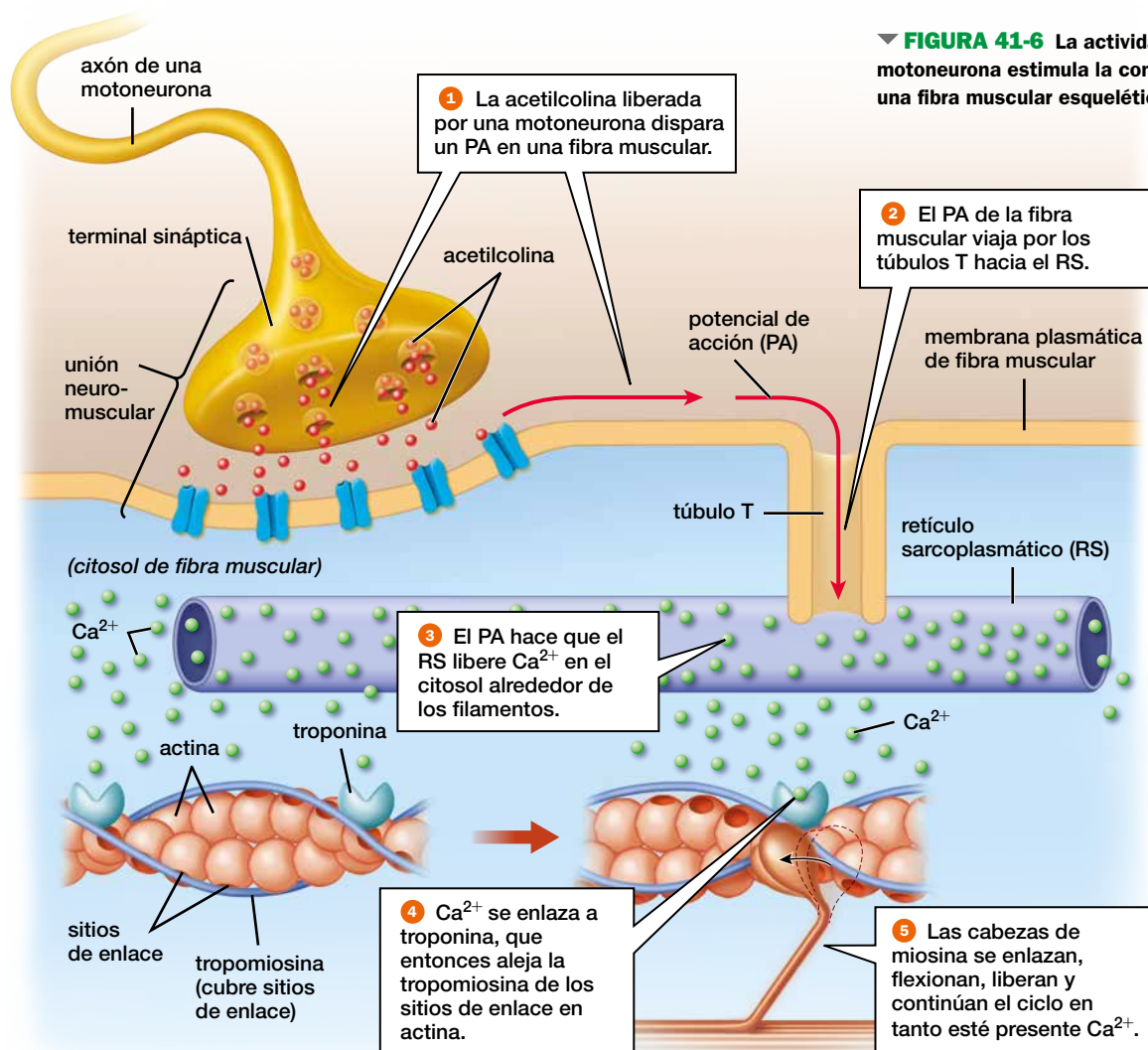
La contracción de los músculos esqueléticos está controlada mediante el sistema nervioso y prácticamente es voluntaria (con

excepción de ciertos reflejos como el rotuliano). ¿Cómo el sistema nervioso inicia la contracción de los músculos esqueléticos?

Las motoneuronas excitan las fibras de los músculos esqueléticos en las uniones neuromusculares

Las fibras musculares esqueléticas se activan mediante *motoneuronas*, que (como los motores) producen movimiento. Los cuerpos celulares de la mayoría de las motoneuronas están en la médula espinal; sus axones salen de la médula en nervios espinales y entran en contacto con fibras musculares en sinapsis especializadas llamadas **uniones neuromusculares** (FIG. 41-6). En una unión neuromuscular, un potencial de acción (PA) en la motoneurona libera el neurotransmisor *acetilcolina* en la fibra muscular. La acetilcolina produce un enorme potencial postsináptico excitatorio en la fibra muscular, lo que hace que la fibra muscular genere un PA, en forma muy parecida a como lo hace una neurona ①.

Recuerda que la membrana plasmática de una fibra muscular envía túbulos T en la fibra junto al retículo sarcoplasmático que rodea cada miofibrilla. El PA en el músculo viaja por los túbulos T hacia el RS ②, donde provoca la liberación de Ca^{2+} del RS en el citosol que rodea los filamentos delgados y gruesos de la miofibrilla ③. La presencia de Ca^{2+} es lo que permite la contracción. ¿Cómo? El Ca^{2+} se enlaza a troponina, lo que hace que cambie de



▼ **FIGURA 41-6** La actividad en una motoneurona estimula la contracción de una fibra muscular esquelética

¿TE HAS PREGUNTADO ...

tiene un sabor más rico y más grasa que la hace más succulenta. Pero algunas personas prefieren la carne blanca más magra y ligera del pecho. Las diferencias entre carnes oscura y blanca se deben a su tipo predominante de fibra muscular. Los pollos y pavos salvajes son terrestres y por lo general sólo vuelan para escapar de un zorro o coyote o para alcanzar una percha segura para pasar la noche. Tal vez puedes predecir que la carne de su pecho esté empacada con fibras musculares de contracción rápida, buenas para un breve aleteo frenético (así como el placer de comer). Dada la oportunidad, estas aves pasarán gran parte del día caminando en busca de alimento, y los músculos de sus piernas están adaptados sobre todo con fibras de contracción lenta para este prolongado esfuerzo de baja intensidad. Capilares portadores de sangre rodean fibras de contracción lenta y mioglobina que almacena oxígeno dentro de ellas proporciona más hierro, un color más oscuro, y un sabor más intenso a las piernas de estas aves. Pero, ¿qué hay de los patos y gansos migratorios que vuelan largas distancias? Como puedes predecir, los músculos de su pecho constan de carne oscura.

¿Carne blanca u oscura? Parece que casi todos tienen una preferencia. La carne de pierna oscura

en qué difieren la carne blanca y la oscura?

forma y saque la tropomiosina de los sitios de enlace de actina ⁴. Con la tropomiosina fuera del camino, las cabezas de miosina pueden ligarse a actina. Esto dispara el ciclo repetitivo de flexión, liberación y extensión que jala los filamentos delgados hacia el centro de cada sarcómera ⁵. Un solo PA en una fibra muscular hace que todas sus sarcómeras se acorten de manera simultánea, lo que acorta ligeramente la fibra.

¿Qué hace que la fibra deje de contraerse? Cuando el PA termina (sólo en algunas milésimas de segundo), el RS deja de liberar Ca^{2+} y proteínas de transporte activo en la membrana del RS bombean Ca^{2+} de vuelta en el RS. Esto hace que el Ca^{2+} se difunda fuera de la troponina, la que entonces invierte su forma en reposo y permite que la tropomiosina se deslice de vuelta sobre los sitios de enlace de actina, lo que detiene la contracción. El bombeo de Ca^{2+} liberado por un solo PA de vuelta en el RS tarda lo suficiente como para permitir cientos de ciclos de movimiento de cabezas de miosina, lo que crea una contracción visible.

El tamaño de las unidades motoras y la frecuencia de los potenciales de acción determinan la fuerza de la contracción muscular

Las fuerza, distancia y duración de la contracción muscular están determinadas por cuántas fibras se contraen en un músculo, cuánto se contraen y durante cuánto tiempo.

Una motoneurona por lo general hace sinapsis con múltiples fibras musculares en un solo músculo, lo que forma una **unidad motora**. Las unidades motoras varían enormemente en tamaño. En los músculos que se usan para control fino, como los que mueven los ojos o los dedos, las unidades motoras son pequeñas; la motoneurona puede hacer sinapsis sólo sobre algunas fibras musculares, lo que permite movimientos delicados y precisos. En los músculos que se usan para movimientos a gran escala, como los del muslo y las nalgas, las unidades motoras son

grandes; la neurona puede hacer sinapsis sobre docenas o incluso cientos de fibras musculares, lo que permite movimientos poderosos, aunque menos precisos (imagina intentar escribir con el movimiento de tu muslo).

El sistema nervioso controla la fuerza de contracción de un músculo dado al variar tanto el número de unidades motoras (y por tanto el número de fibras musculares) estimuladas como la tasa de producción de PA en cada fibra. Puesto que cada motoneurona hace sinapsis sobre múltiples fibras musculares en un músculo dado, y porque las fibras musculares están unidas entre sí y con los tendones del músculo, un solo PA en una sola motoneurona producirá una contracción pequeña de todo el músculo. Si la motoneurona dispara múltiples PA en sucesión rápida, las contracciones de cada PA se traslapan para producir una contracción más grande. Varias motoneuronas, cada una estimulando múltiples fibras en el mismo músculo, producirán un acortamiento del músculo incluso mayor y más poderoso. El disparo rápido de todas las motoneuronas que innervan todas las fibras en el músculo producirá una contracción máxima y poderosa. La contracción se sostendrá en tanto las motoneuronas sigan produciendo PA.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir la estructura de los músculos esqueléticos vertebrados, desde un músculo completo, a través de células musculares individuales y estructuras subcelulares, hasta las proteínas involucradas en la contracción muscular?
- explicar el mecanismo de filamento deslizante de la contracción muscular?
- distinguir entre músculos de contracción rápida y contracción lenta?
- explicar cómo el sistema nervioso produce la contracción de los músculos esqueléticos y cómo controla la fuerza de la contracción?

41.2 ¿CÓMO DIFIEREN LOS MÚSCULOS CARDIACO Y LISO DE LOS MÚSCULOS ESQUELÉTICOS?

Todas las células musculares se construyen sobre los mismos principios fundamentales: filamentos de actina y miosina unidos y que se deslizan uno sobre otro, lo que hace que las células se contraigan. Sin embargo, los músculos cardíaco y liso difieren estructural y funcionalmente de los músculos esqueléticos y entre ellos. En la **TABLA 41-1** se resumen las características de los tres tipos de músculo.

El músculo cardíaco impulsa al corazón

El **músculo cardíaco** se encuentra sólo en el corazón. Como el músculo esquelético, el músculo cardíaco es estriado debido a su ordenamiento regular de sarcómeras que contienen filamentos gruesos y delgados alternados. Sin embargo, las fibras del músculo cardíaco están ramificadas, contienen un solo núcleo por célula, y son mucho más cortas que la mayoría de las fibras de músculo esquelético. Las fibras de músculo cardíaco están conectadas entre sí mediante **discos intercalados** (véase el Capítulo 33),

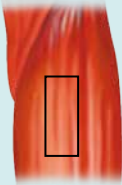
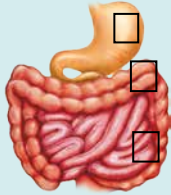
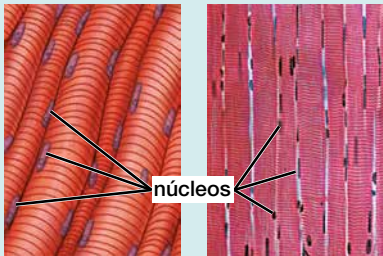
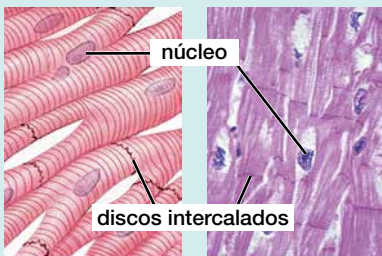
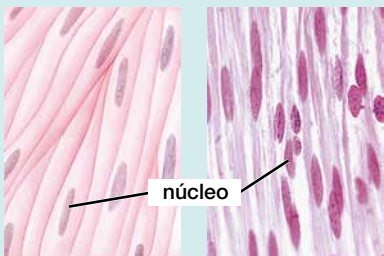
lo que permite que los potenciales de acción que estimulan la contracción se difundan rápidamente entre las fibras a través de uniones comunicantes. Los discos intercalados enlazan con firmeza las fibras de músculo cardiaco, lo que evita que la fuerza de la contracción las separe. Puesto que los músculos cardíacos deben contraerse alrededor de 70 veces cada minuto durante toda tu vida, cada célula requiere un gran suministro ininterrumpido de O₂ para producir ATP. Para sostener su demanda de oxígeno, las fibras del músculo cardiaco están rodeadas con una extensa red de vasos sanguíneos y contienen mioglobina que almacena oxígeno. También alojan enorme cantidad de mitocondrias; estos organelos productores de ATP constituyen alrededor de 35% de la masa del músculo cardiaco.

A diferencia de las fibras del músculo esquelético, las contracciones del músculo cardiaco son involuntarias y no requieren esfuerzo consciente. Las fibras del músculo cardiaco se contraen de manera espontánea, sin entrada del sistema nervioso, aunque tanto la tasa como la fuerza de la contracción están influidas por el sistema nervioso y por hormonas (véase el Capítulo 33). La capacidad para contraerse de manera espontánea está en particular bien desarrollada en las fibras del músculo cardiaco especializadas que se agrupan en el marcapasos natural del corazón. Los

potenciales de acción provenientes del marcapasos se difunden con rapidez a través de uniones comunicantes en los discos intercalados que interconectan las fibras del músculo cardiaco, lo que coordina la contracción de las cámaras del corazón.

El músculo liso produce contracciones involuntarias lentas

El **músculo liso** rodea vasos sanguíneos y la mayoría de los órganos huecos, incluidos útero, vejiga y tracto digestivo. Las células del músculo liso no son estriadas porque sus filamentos delgados y gruesos están dispersos (véase la Tabla 41-1). Como las fibras del músculo cardiaco, las fibras del músculo liso contienen cada una un solo núcleo y se comunican con fibras de músculo liso adyacentes mediante uniones comunicantes, lo que hace que las células se contraigan en sincronía. Estas contracciones pueden ser lentas y sostenidas, como la contracción de las arterias que elevan la presión arterial durante momentos de estrés (véase el Capítulo 33) o lentas y onduladas, como las ondas de contracción que mueven el alimento a través del tracto digestivo (véase el Capítulo 35). La contracción de los músculos lisos puede estimularse mediante estiramiento, hormonas, señales provenientes del

TABLA 41-1 Propiedades de los tres tipos de músculo			
Propiedad	Tipo de músculo		
	Esquelético	Cardiaco	Liso
			
Apariencia muscular	Estriado	Estriado	No estriado
Forma celular	Cubierta en ambos extremos	Ramificada	Cubierta en ambos extremos
Número de núcleos	Muchos por célula	Uno por célula	Uno por célula
Rapidez de contracción	Lenta a rápida	Intermedia	Lenta
Estímulo de contracción	Sistema nervioso	Espontáneo	Sistema nervioso, hormonas, espontáneo, estiramiento
Función	Mueve el esqueleto	Bombea sangre	Controla movimiento de sustancias a través de tubos y órganos huecos
¿Bajo control voluntario?	Sí	No	No
Arte (izquierda) y micrografía (derecha)			

sistema nervioso autónomo, o combinaciones de estos estímulos. La contracción del músculo liso por lo general no está bajo control voluntario.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir las semejanzas y diferencias entre los músculos cardíaco y liso, incluyendo su apariencia, dónde se encuentran, qué estimula su contracción y qué tipos de movimientos producen usualmente?
- comparar los músculos cardíaco y liso con los músculos esqueléticos?

41.3 ¿CÓMO FUNCIONAN EN CONJUNTO MÚSCULOS Y ESQUELETOS PARA PROPORCIONAR MOVIMIENTO?

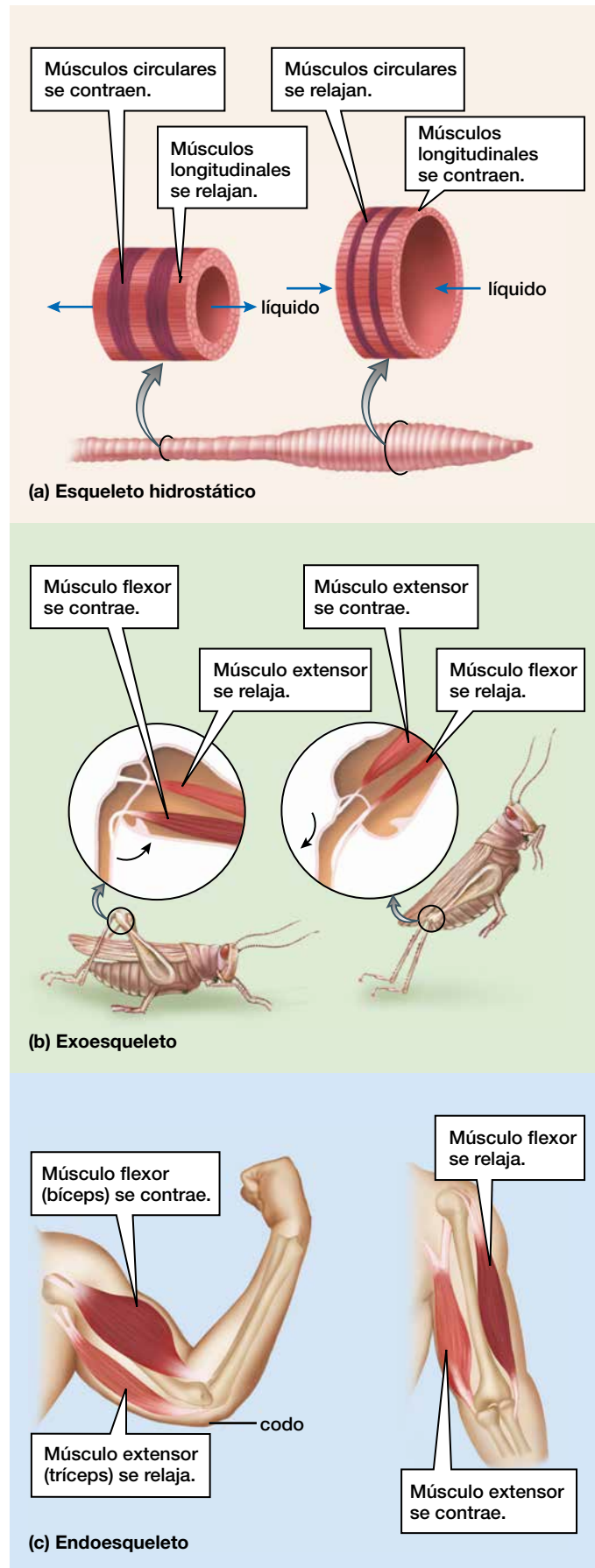
A pesar de enormes diferencias en forma y estructura corporal, casi todo animal (ya sea lombriz de tierra, cangrejo, caballo o ser humano) se mueve usando el mismo mecanismo fundamental: contraer músculos ejerce fuerza sobre una estructura que sostiene el cuerpo, llamado **esqueleto**, lo que hace que el cuerpo cambie de forma.

Las acciones de músculos antagonistas sobre los esqueletos mueven los cuerpos animales

El movimiento coordinado del cuerpo de un animal se produce mediante contracciones alternadas de **músculos antagonistas**: pares de músculos con acciones opuestas que comprimen o jalan sobre su esqueleto. En el reino animal existen tres tipos diferentes de esqueleto: esqueletos hidrostáticos, exoesqueletos y endoesqueletos.

Gusanos, cnidarios (medusas, anémonas y sus parientes) y muchos moluscos (babosas, pulpos y sus parientes) tienen un **esqueleto hidrostático**, que básicamente es un saco o tubo lleno con líquido. “Hidrostático” significa “sostenerse con agua”, algo como un globo lleno con agua. Su volumen es constante porque el agua no puede comprimirse, pero su forma puede cambiar al apretarlo. De igual modo, el apretón muscular cambia la forma de los animales con esqueletos hidrostáticos.

Para apretar su esqueleto hidrostático, el animal usa dos conjuntos de músculos antagonistas en su pared corporal circundante (**FIG. 41-7a**). Un conjunto muscular es circular; la



► **FIGURA 41-7 Músculos antagonistas mueven esqueletos hidrostáticos, exoesqueletos y endoesqueletos** (a) Un esqueleto hidrostático en esencia es un tubo lleno con líquido encerrado dentro de paredes que contienen músculos circulares y longitudinales antagonistas. La contracción del músculo circular hace al tubo largo y delgado (izquierda); la contracción del músculo longitudinal hace al tubo corto y grueso (derecha). (b) Músculos flexor y extensor antagonistas se unen a las superficies interiores de un exoesqueleto en lados opuestos de una articulación flexible. (c) Músculos flexor y extensor antagonistas se unen a un endoesqueleto en lados opuestos de las superficies exteriores de las articulaciones.

contracción de éstos hace su cuerpo más largo y más delgado. El conjunto opuesto es longitudinal; la contracción de éste acorta y aplana su cuerpo. Para perforar a través del suelo, una lombriz de tierra ancla su cuerpo usando pequeñas cerdas en su piel, luego contra los músculos circulares en sus segmentos cefálicos, lo que los hace alargarse hacia adelante. Luego acorta y expande los segmentos cefálicos mediante la contracción de sus músculos longitudinales, lo que lleva el resto de su cuerpo hacia adelante. Para moverse eficientemente, la lombriz contrae de manera alternada los músculos longitudinales y circulares en secciones bastante cortas de su cuerpo en un patrón ondulatorio conocido como peristalsis. (Las ondas peristálticas también mueven el alimento a través de los tractos digestivos de una vía; véase el Capítulo 35).

Los cuerpos de los artrópodos (como arañas, crustáceos e insectos) están encapsulados en **exoesqueletos** rígidos (literalmente, “esqueletos exteriores”, **FIG. 41-7b**). El movimiento de un exoesqueleto en general sólo ocurre en las articulaciones donde delgado tejido flexible une secciones rígidas de exoesqueleto. En los artrópodos, las articulaciones se ubican en las patas, piezas bucales, antenas, bases de las alas y entre segmentos corporales.



▲ **FIGURA 41-8** Un cangrejo muda su exoesqueleto. Aquí, un cangrejo azul, oscuro, recién mudado, acaba de abandonar su antiguo exoesqueleto y expandió su cuerpo con agua.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué los gruesos exoesqueletos, parecidos a armaduras, se encuentran sobre todo en animales acuáticos, mientras que los insectos terrestres y arañas tienden a poseer exoesqueletos más delgados?

Músculos antagonistas se unen en el interior del exoesqueleto a través de cada articulación. La contracción de un músculo **flexor** dobla una articulación; la contracción de un músculo **extensor** endereza una articulación. La contracción alternada de los músculos antagonistas mueve las articulaciones de ida y vuelta, lo que permite al animal caminar, volar o comer. Aunque un exoesqueleto proporciona un sistema de soporte efectivo para los músculos que mueven el cuerpo, viene con un gran problema: no puede expandirse de manera significativa para acomodarse al crecimiento. Por tanto, un artrópodo debe mudar su exoesqueleto en forma periódica de modo que pueda crecer (**FIG. 41-8**). La muda expone un exoesqueleto blando parcialmente formado que vuelve vulnerable al animal ante los depredadores, incluidas personas (los cangrejos con concha blanda son comidos en esta etapa). Si el animal sobrevive después de la muda, entonces expandirá su cuerpo con aire o agua y depositará minerales en su concha para endurecerla.

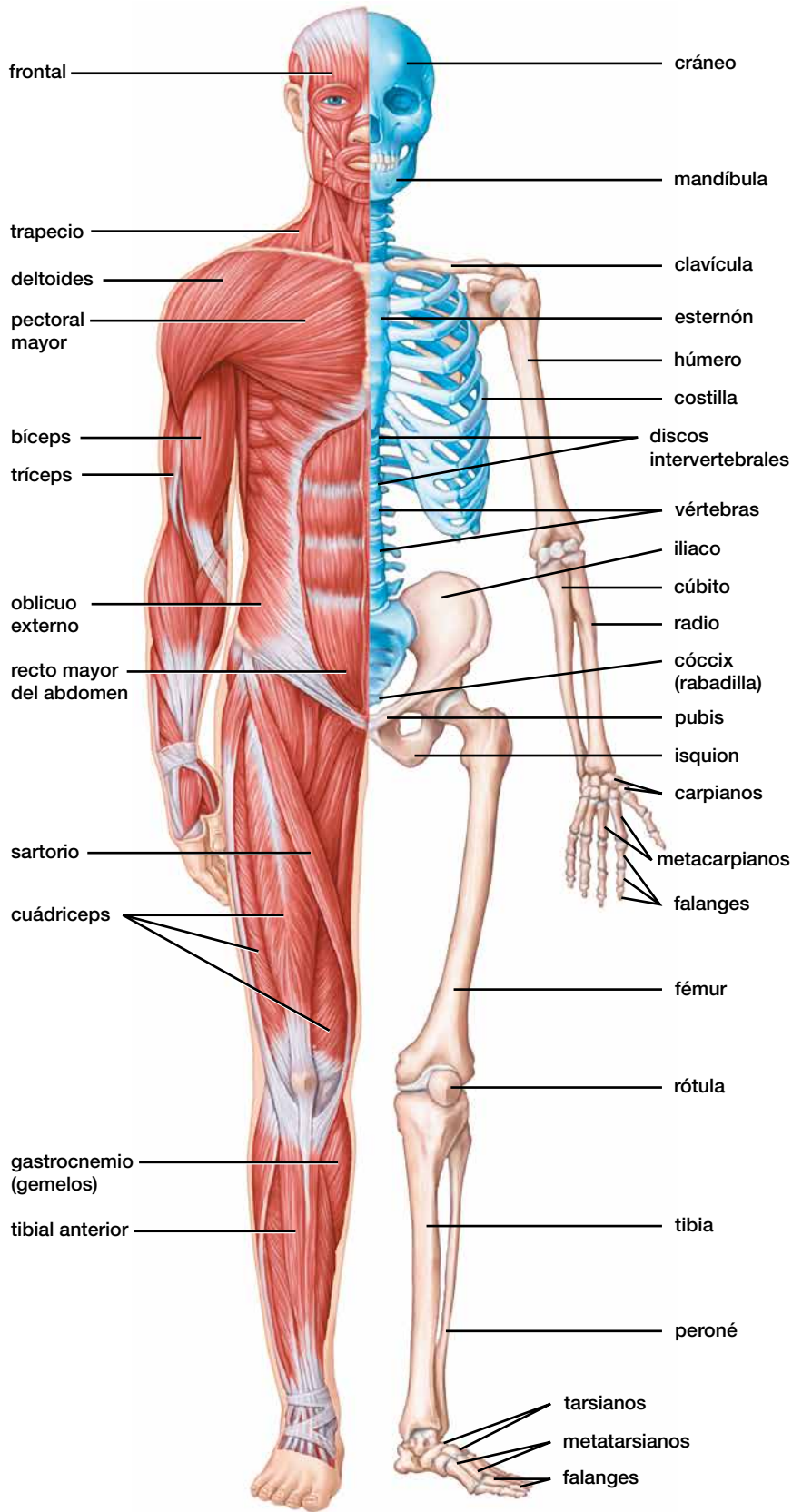
Los **endoesqueletos** (“esqueletos internos”) son estructuras rígidas que se encuentran dentro de los cuerpos de equinodermos (estrellas de mar y sus parientes) y cordados (vertebrados y sus parientes). En los vertebrados, el movimiento ocurre sobre todo en las **articulaciones**, donde dos partes del esqueleto están firme pero flexiblemente unidas entre sí. Músculos antagonistas, como el bíceps (un flexor) y el tríceps (un extensor), se unen en lados opuestos del exterior de una articulación (en este caso, el codo; **FIG. 41-7c**). Músculos antagonistas mueven articulaciones de ida y vuelta, o las giran en una dirección o la otra.

¿Por qué todos los animales usan pares de músculos antagonistas para mover sus esqueletos? Porque los músculos sólo pueden producir fuerza mediante contracción; no pueden estirarse de manera activa. Un músculo contraído sólo se estirará si sobre él tiran otras fuerzas, como músculos antagonistas o gravedad. Por ejemplo, si tú doblas tu codo al contraer tu bíceps, sólo puedes estirar el bíceps y enderezar tu brazo al relajarlo y dejar que la gravedad haga su trabajo, o mediante la contracción de tu músculo antagonista tríceps.

El endoesqueleto vertebrado realiza múltiples funciones

El endoesqueleto de los seres humanos y otros vertebrados proporciona un amplio rango de funciones:

- El esqueleto permite la locomoción. Diferentes tipos de vertebrados evolucionaron esqueletos que les permiten reptar, caminar, correr, saltar, nadar, volar o realizar varias combinaciones de estas acciones.
- El esqueleto proporciona un andamiaje rígido que sostiene el cuerpo y protege sus órganos internos. El encéfalo y la médula espinal están casi por completo encerrados dentro del cráneo y la columna vertebral, la caja torácica protege los pulmones y el corazón, y la cintura pélvica sostiene y parcialmente protege los órganos abdominales.
- En los mamíferos, los huesos del oído medio son esenciales para la audición; estos huesos transmiten las vibraciones sonoras entre el tímpano y la cóclea (véase el Capítulo 40).
- La médula ósea roja produce eritrocitos, leucocitos y plaquetas (véase el Capítulo 33).
- Los huesos almacenan calcio y fósforo, y absorben y liberan estos minerales según sea necesario.



▲ **FIGURA 41-9** Los sistemas muscular y esquelético humano funcionan en conjunto. Se ilustran algunos de los principales músculos esqueléticos (de aproximadamente 640 en total) y huesos en el cuerpo humano. Los 206 huesos del esqueleto se agrupan en el esqueleto axial (azul) y el esqueleto apendicular (beige).

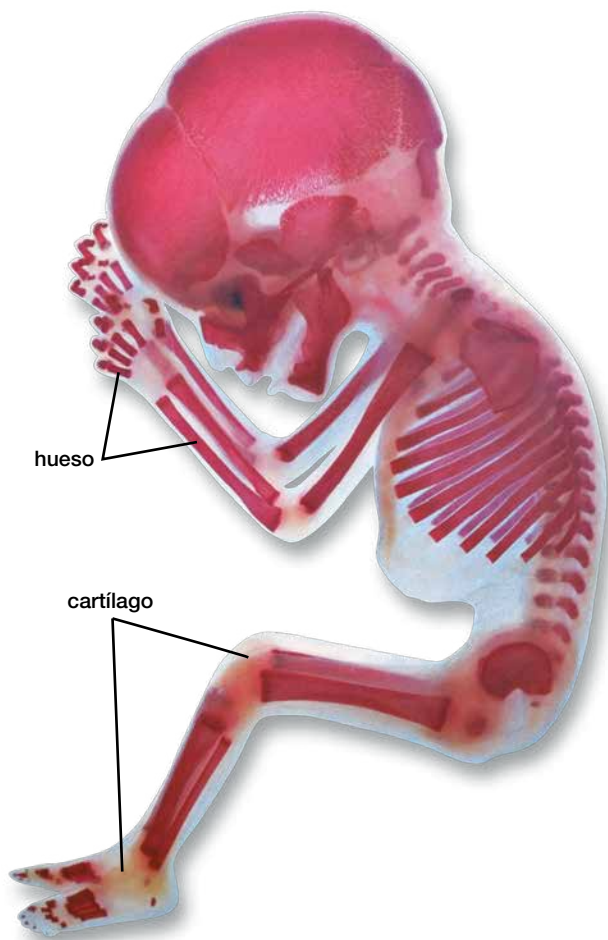
El esqueleto vertebral consta de dos partes (**FIG. 41-9**). El **esqueleto axial** incluye los huesos de la cabeza, la columna vertebral y la caja torácica. El **esqueleto apendicular** incluye las cinturas pectoral y pélvica, y los apéndices unidos a ellas: las extremidades anteriores (en los seres humanos, los brazos y manos) y las extremidades posteriores o cuartos traseros (en los seres humanos, las piernas y los pies). La cintura pectoral, que consta de la clavícula y la escápula (omóplato) en los seres humanos, vincula los brazos con el esqueleto axial y proporciona sitios de unión para los músculos del tronco y los brazos. Los huesos de la cadera forman una cintura pélvica, que vincula las piernas con el esqueleto axial, ayuda a proteger los órganos abdominales, y forma sitios de unión para los músculos del tronco y las piernas.

El esqueleto vertebrado está formado por cartílago, ligamentos y huesos

El esqueleto está compuesto por tres tipos de tejido conectivo: cartílago, ligamentos y hueso (véase el Capítulo 32). Todo consta de células vivas incrustadas en una matriz extracelular de una proteína llamada *colágeno*, con varias cantidades de otras sustancias incluidas en la matriz. En el **cartílago**, la matriz extracelular contiene grandes cantidades de glicoproteínas y con frecuencia incluye fibras elásticas compuestas por proteína elástica. La matriz extracelular de los **ligamentos** (que conectan huesos entre sí en las articulaciones) consta principalmente de fibras de colágeno ligeramente cerosas, ordenadas en paralelo unas con otras. En la matriz extracelular de **hueso**, las hebras de colágeno forman un andamiaje para cristales de mineral óseo compuesto sobre todo de calcio y fosfato, los cuales hacen al hueso duro y rígido.

El cartílago proporciona soporte flexible y conexiones

El cartílago tiene muchos papeles en el esqueleto vertebrado. En algunos peces, como tiburones y rayas, todo el esqueleto está compuesto por cartílago. Durante el desarrollo embrionario de otros vertebrados, el esqueleto (excepto por el cráneo y la clavícula) primero se forma a partir de cartílago. En los seres humanos, el esqueleto cartilaginoso comienza a sustituirse con hueso alrededor de las ocho semanas después de la concepción, y hacia las 12 semanas, tanto hueso como cartílago restante son claramente visibles (**FIG. 41-10**). El cartílago también cubre los extremos de los huesos en las



▲ **FIGURA 41-10** Hueso sustituye cartilago durante el desarrollo. En este feto humano de 16 semanas, el hueso está teñido de magenta. Las áreas claras en muñecas, rodillas, tobillos, codos y esternón muestran cartilago que más tarde será sustituido con hueso.

articulaciones (**FIG. 41-11**), sostiene las porciones flexibles de la nariz y los oídos externos y proporciona el armazón para laringe, tráquea y bronquios del sistema respiratorio. Además, el cartilago forma los duros discos intervertebrales que absorben impactos entre las vértebras de la columna vertebral (véase Fig. 41-9).

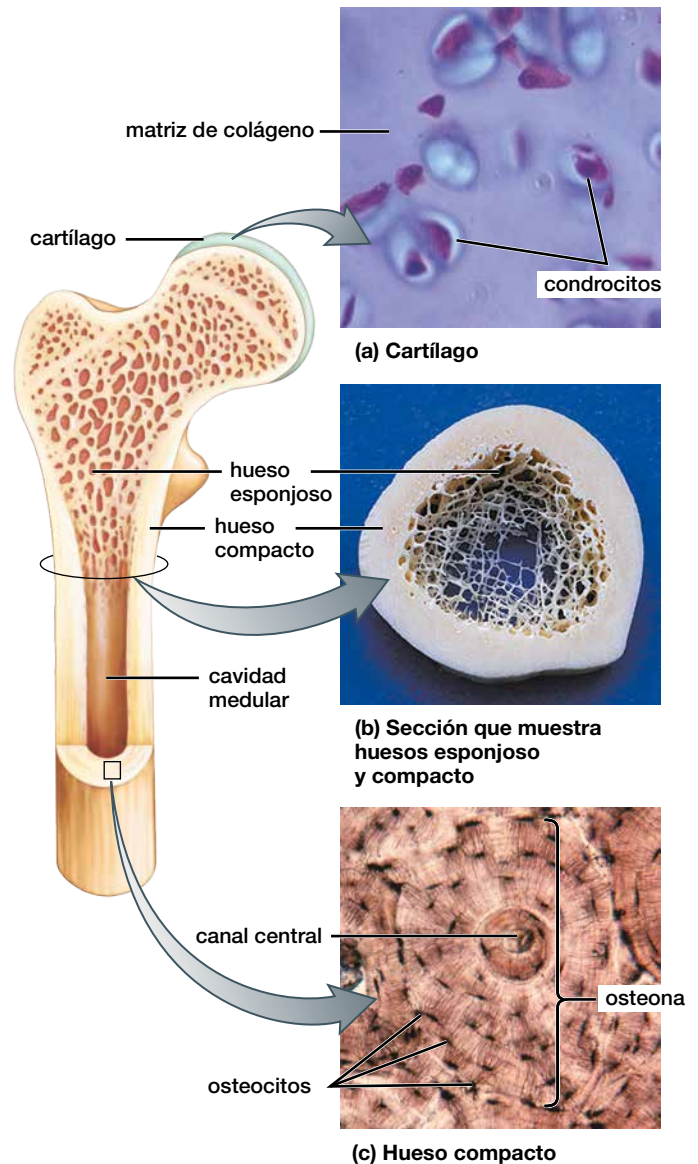
Las células vivas de cartilago se llaman **condrocitos**. Estas células secretan las glicoproteínas y el colágeno que constituyen la mayoría de la matriz extracelular del cartilago (**FIG. 41-11a**). Ningún vaso sanguíneo penetra cartilago. Para intercambiar desechos y nutrientes, los condrocitos dependen de la difusión de materiales a través de la matriz de colágeno. Como puedes predecir, las células cartilaginosas tienen una tasa metabólica muy lenta, y el cartilago dañado se repara a sí mismo muy lentamente, si acaso lo hace.

Los ligamentos conectan hueso a hueso en las articulaciones

Los huesos de la mayoría de las articulaciones móviles están unidos entre sí mediante fuertes ligamentos flexibles. La orientación paralela del colágeno en los ligamentos les da tremenda fuerza contra las fuerzas de tracción, pero las fuerzas de torsión o los impactos perpendiculares a las fibras de colágeno pueden romper un ligamento, como en ocasiones ocurre a una rodilla en deportes como fútbol, básquetbol o esquí.

El hueso proporciona un fuerte andamiaje rígido para el cuerpo

Por lo general, un hueso incluye hueso esponjoso rodeado por una capa exterior dura de hueso compacto. El **hueso esponjoso** (**FIG. 41-1b**) consta de una red abierta de fibras óseas. Es poroso, ligero y rico en vasos sanguíneos. El **hueso compacto** es denso y fuerte y proporciona un sitio de unión para los músculos. El hueso compacto consta de subunidades llamadas **osteonas**, cada una formada por capas concéntricas de hueso que rodea un canal central que contiene un pequeño nervio, arteria y vena (**FIG. 41-11c**).



▲ **FIGURA 41-11** Cartilago y hueso (a) En el cartilago, los condrocitos secretan una matriz extracelular de colágeno envolvente. (b) Hueso esponjoso llena el hueso compacto que se muestra aquí cerca del extremo de un hueso largo. (c) El hueso compacto está formado por osteonas con osteocitos incrustados. Sus canales centrales contienen cada uno un nervio, arteria y vena.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué todo el esqueleto no está hecho de hueso compacto fuerte?

Los tallos de los huesos largos de los brazos y piernas constan de hueso compacto que rodea un canal lleno con médula ósea. La médula ósea roja, donde se forman células sanguíneas, llena el hueso esponjoso y las cavidades largas de médula ósea en infantes y niños hasta alrededor de los siete años de edad. Entonces dichas cavidades medulares se llenan con médula grasa amarilla y las células sanguíneas se forman principalmente en los extremos del fémur y el húmero, y en huesos esponjosos planos del esternón y la pelvis (iliaco, isquion y pubis).

El hueso se forma mediante interacciones entre tres tipos de células

Existen tres tipos de células óseas: **osteoblastos** (células formadoras de hueso), **osteocitos** (células óseas maduras) y **osteoclastos** (células disolventes de hueso que secretan una mezcla ácida de enzimas que degradan la matriz ósea y disuelven sus minerales). Durante el desarrollo embrionario, los osteoblastos producen hueso dentro del esqueleto cartilaginoso al secretar una matriz de colágeno que se infiltra con minerales. Nuevos osteoblastos se forman mediante división celular; éstos siguen produciendo hueso a lo largo de la vida, lo que permite al esqueleto crecer y repararse a sí mismo y lo ayuda a remodelarse en respuesta al estrés que se coloca sobre él. Conforme los osteoblastos generan nuevo hueso, muchos quedan atrapados dentro de la matriz endurecida y maduran en osteocitos. Los osteocitos son esenciales para la salud ósea porque coordinan la actividad de osteoclastos y osteoblastos, que se descomponen constantemente y sustituyen hueso. Esta renovación ayuda a mantener la fortaleza del hueso y también mantiene la homeostasis del calcio sanguíneo al intercambiar Ca^{2+} entre la sangre y los huesos.

La remodelación ósea permite al esqueleto adaptarse y repararse a sí mismo

Cada uno de tus huesos es un órgano viviente dinámico. Cada año, de 5 al 10% de todo el hueso de tu cuerpo se remueve y sustituye por osteoclastos y osteoblastos. Este proceso, coordinado mediante osteocitos, se llama *remodelación ósea*. Dicha

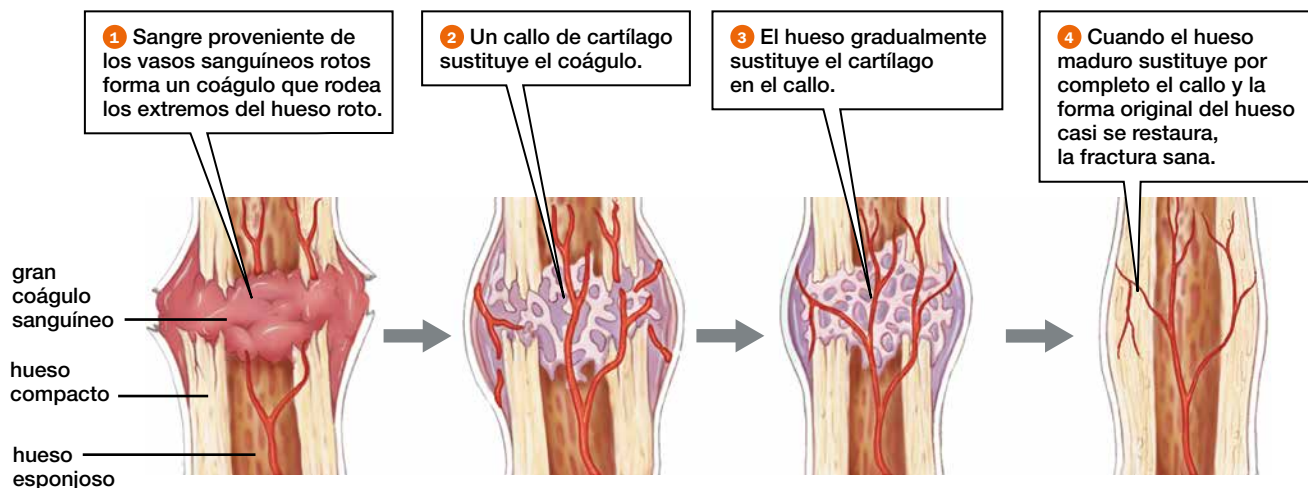
remodelación permite al esqueleto alterar su forma en respuesta a las demandas que se colocan sobre él.

Temprano en la vida, la actividad de los osteoblastos supera la de los osteoclastos, de modo que los huesos se vuelven más grandes y más gruesos conforme un niño crece. Sin embargo, conforme el cuerpo envejece, el equilibrio de poder cambia para favorecer a los osteoclastos, y los huesos se vuelven más frágiles, en particular si disminuye el ejercicio con peso. Aunque ambos sexos pierden masa ósea con la edad, la pérdida en general es mayor en las mujeres, lo que se explora en el “Guardián de la salud: Osteoporosis: Cuando los huesos se vuelven quebradizos”.

La remodelación ósea repara constantemente roturas microscópicas que ocurren con las actividades diarias, pero lo máximo en remodelación ósea ocurre después de una fractura. Una fractura rompe la delgada capa de tejido conectivo, rica en capilares y osteoblastos, que rodea al hueso. Por lo general, un médico alinea e inmoviliza los extremos rotos del hueso con un yeso o una férula. La curación comienza cuando un gran coágulo sanguíneo rodea la rotura (**FIG. 41-12 1**). Células fagocíticas de la sangre y osteoclastos del hueso dañado ingieren detritos celulares y disuelven fragmentos óseos. Los osteoblastos, en conjunción con células formadoras de cartílago, secretan un **callo**, una masa porosa de hueso y cartílago que rodea la rotura (**2**). El callo sustituye el coágulo sanguíneo original y temporalmente mantiene juntos los extremos de la rotura. Osteoclastos, osteoblastos y capilares invaden el callo. Los osteoclastos descomponen el cartílago mientras los osteoblastos agregan nuevo hueso (**3**). Por último, los osteoclastos remueven el exceso de hueso, lo que de manera habitual restaura la forma original del hueso, aunque con frecuencia deja un ligero adelgazamiento (**4**). Una fractura tarda alrededor de seis semanas en sanar por completo.

Huesos, tendones y ligamentos se remodelan en respuesta al ejercicio

Tú sabes que el ejercicio, en especial el de alta intensidad como levantar pesas, aumenta el tamaño y la fuerza musculares. ¿Pero sabías que el ejercicio también afecta tendones, ligamentos y huesos? El ejercicio que soporta peso aumenta la actividad de las células constructoras de tendón y ligamento, lo que los hace



▲ **FIGURA 41-12** Reparación de hueso

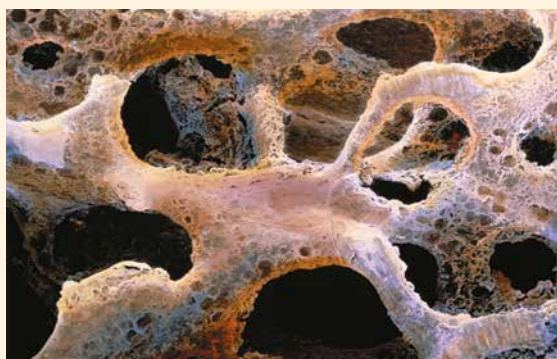


Osteoporosis: Cuando los huesos se vuelven quebradizos

La densidad ósea en las personas alcanza su pico entre los 25 y 35 años de edad. En la adultez, conforme la actividad de los osteoclastos comienza a superar la de los osteoblastos, la densidad ósea comienza un lento declive. En Estados Unidos, alrededor de 10% de las mujeres y 2% de los hombres con más de 50 años de edad tienen **osteoporosis** (literalmente, “huesos porosos”; **FIG. E41-1b**). Las personas con osteoporosis que caen tienen más probabilidad de romperse un hueso, y en casos severos, las actividades cotidianas como abrir una ventana pueden producir una fractura menor. Las vértebras de los individuos con osteopo-



(a) Hueso normal



(b) Hueso osteoporótico



(c) Víctima de osteoporosis

▲ **FIGURA E41-1 Osteoporosis** Sección transversal de un hueso esponjoso normal (a) comparado con un hueso esponjoso con osteoporosis (b). Las víctimas de osteoporosis pueden desarrollar una joroba cuando el hueso esponjoso que llena las vértebras se aprieta parcialmente (c).

rosis severa pueden parcialmente apretarse, lo que produce una joroba (**FIG. E41-1c**).

Las mujeres tienen mucha mayor incidencia de osteoporosis que los hombres, en parte, para comenzar, porque los huesos de las mujeres son más pequeños y menos densos que los de los hombres. Más aún: aunque los altos niveles de estrógeno de las mujeres premenopáusicas estimulan los osteoblastos y ayudan a mantener la densidad ósea, la producción de estrógeno cae en forma radical después de la menopausia (alrededor de los 50 años de edad), lo que genera un rápido declive en la densidad ósea. En los hombres, la testosterona estimula la actividad de los osteoblastos. Aunque los niveles de testosterona declinan con la edad, por lo general no caen tan rápido o tanto como los niveles de estrógeno en las mujeres después de la menopausia. En ambos sexos, el alcoholismo y el tabaquismo también contribuyen a la pérdida ósea.

¿Puede evitarse la osteoporosis? Desde luego, el calcio es un componente principal del hueso. Además, los huesos se benefician con el estrés moderado. Por tanto, el ejercicio regular a lo largo de la vida, combinado con una dieta que contenga cantidades adecuadas de calcio y vitamina D (que se requiere para la absorción de calcio del intestino), ayuda a garantizar que la masa ósea es tan alta como sea posible después de que comience la pérdida relacionada con la edad, y lentifica la tasa de pérdida con el envejecimiento. Las personas ancianas tienden a ser menos activas, lo que resulta en pérdida de minerales óseos, pero el ejercicio de bajo impacto con peso, como caminar o

bailar, puede reducir la pérdida y en ocasiones incluso aumentar la masa ósea. Las personas con osteoporosis, en consulta con su médico, pueden elegir tomar medicamentos que inhiban la actividad de los osteoclastos para ayudarse a mantener su densidad ósea.

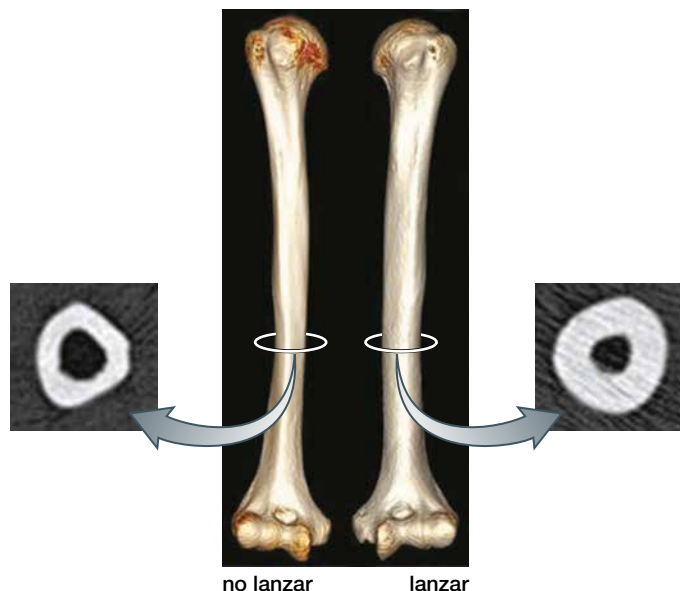
EVALÚA LO SIGUIENTE Una mujer en un equipo gimnástico universitario enormemente competitivo llega a tu consultorio médico con la parte inferior de su pierna izquierda inflamada, y experimenta súbito dolor severo después de aterrizar al bajar de la barra fija. Ella es delgada en extremo y no puede recordar haber menstruado durante el año pasado. ¿Qué buscarías en una prueba de sangre y qué esperarías ver en una radiografía de su pierna?

producir más de las proteínas colágeno que constituyen el volumen de tendones y ligamentos. El ejercicio que estresa los huesos también estimula los osteoblastos constructores de hueso. Como resultado, el hueso se remodela, en poco como lo hace cuando sana un hueso roto.

Tendones y huesos engruesan y fortalecen en proporción a las tensiones impuestas sobre ellos. Por ejemplo, la tibia (hueso inferior de la pierna) de los velocistas es más fuerte y más gruesa que la de los corredores de distancia porque los movimientos explosivos de la aceleración aplican mayor fuerza en ella. Los tenistas y beisbolistas profesionales tienen huesos significativamente más gruesos y más fuertes en sus brazos por el esfuerzo de sostener la raqueta y el de lanzar las bolas, respectivamente (**FIG. 41-13**). Los antropólogos físicos incluso pueden decir cuáles

esqueletos encontrados en los campos de batalla medievales son los restos de arqueros ingleses: por lo general, sus esqueletos tienen hombros anchos y brazos izquierdos gruesos, resultado de interminables horas de disparar el arco largo con fuerzas de tiro muy por arriba de 50 kilos.

Si el ejercicio de soporte de peso y otras tensiones aumentan la masa ósea, ¿qué ocurre si los huesos se liberan del estrés? La ingravidez experimentada por los astronautas plantea una amenaza potencialmente seria para el esqueleto. Estudios de astronautas que han pasado meses a bordo de estaciones espaciales muestra que los viajeros espaciales pierden de 1 a 2% de la masa ósea cada mes, en particular en los huesos que (por lo general) soportan peso, como cadera, piernas y columna baja. Extensa investigación para desarrollar regímenes de ejercicio, dieta y medicamentos para ayudar a



▲ **FIGURA 41-13** El estrés hace que el hueso engruese Los huesos superiores de los brazos (húmeros) de lanzar y de no lanzar de los beisbolistas profesionales muestra significativas diferencias en el grosor del hueso compacto al cual se unen los músculos.

evitar la pérdida ósea en el espacio con el tiempo puede beneficiar a los individuos en tierra que están confinados en cama, que sufren de lesiones que les impiden involucrarse en actividades sanas de tensión del hueso, o que simplemente experimentan pérdida ósea debido al envejecimiento.

Músculos antagonistas mueven articulaciones en el esqueleto vertebrado

No todas las articulaciones son móviles; por ejemplo, las articulaciones inmóviles llamadas suturas unen los huesos del cráneo. Como se apuntó antes, casi todos los animales se mueven por la acción de pares de músculos antagonistas que trabajan sobre un esqueleto. Aquí el enfoque se hará sobre la distribución y el movimiento de los músculos en torno a las articulaciones móviles del esqueleto humano (**FIG. 41-14**). En las articulaciones móviles, la porción de cada hueso que forma la articulación está cubierta con una capa de cartílago. El cartílago liso resiliente permite a las superficies óseas deslizarse una sobre otra con poca fricción. Las articulaciones se mantienen unidas mediante ligamentos, que son fuertes, flexibles y un tanto elásticos para permitir el movimiento de la articulación.

Los tendones unen músculos a los huesos. El tendón en un extremo de un músculo, llamado *origen*, está fijo a un hueso que permanece estacionario en relación a la articulación, mientras que el tendón en el otro extremo del músculo, la *inserción*, está unida al hueso móvil en el extremo lejano de la articulación. Cuando uno de un par de músculos antagonistas se contrae, mueve el hueso alrededor de su articulación y al mismo tiempo estira al músculo opuesto relajado. Los músculos antagonistas permiten un rango notable de movimientos, dependiendo de la configuración de una articulación, incluido el movimiento del hueso de ida y vuelta o de lado a lado, o su rotación.

Las **articulaciones en bisagra** se ubican en tobillo, codos, rodillas y dedos. Como una puerta, estas articulaciones se mueven en un plano (**FIG. 41-15a**). Cuando el músculo flexor se contrae,

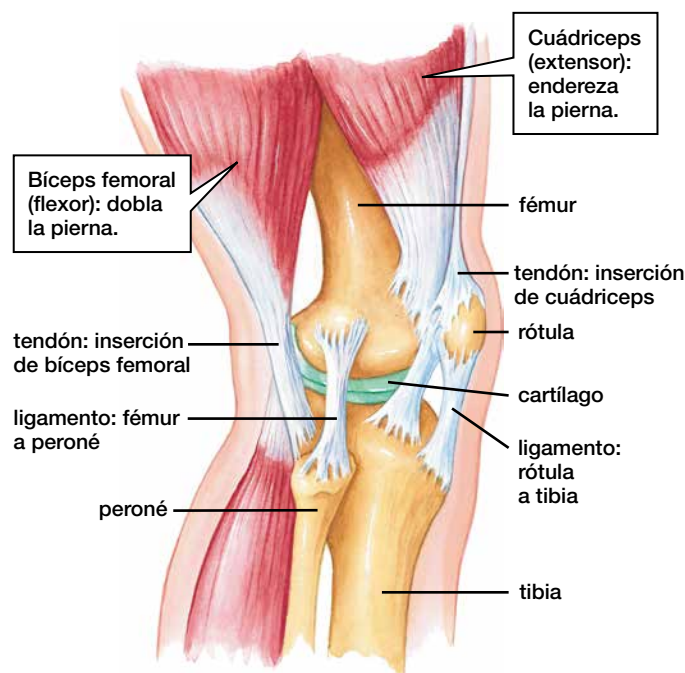
ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Piernas de oro

Como atestiguan las hazañas atléticas de Bolt y Kimetto, los músculos pueden contraerse con sorprendente fuerza. Pero en ocasiones se contraen más de lo que los tendones pueden soportar. Las lesiones del tendón de Aquiles han desplazado a varias estrellas del básquetbol, incluidos Kobe Bryant, Shaquille O'Neal y Wesley Matthews, así como a la estrella de béisbol David Ortiz. Puesto que los tendones tienen un suministro de sangre muy limitado, la recuperación de un desgarro severo (rotura de tendón) puede tardar un año completo, y los atletas de élite posiblemente nunca puedan recuperar sus niveles anteriores de desempeño. El tendón de Aquiles, el tendón más largo y más fuerte del cuerpo, une los músculos de la pantorrilla con el hueso del talón y es vulnerable a súbitas contracciones musculares, como las que ocurren durante la carrera o el salto. Este tendón flexiona una articulación en bisagra en el tobillo. ¿Cómo funcionan las articulaciones en bisagra?

dobla la articulación; cuando el músculo extensor se contrae, endereza la articulación. En la Figura 41-14, por ejemplo, la contracción del bíceps femoral (el flexor) dobla la pierna en la rodilla, mientras que la contracción del cuádriceps (el extensor) la endereza. Las contracciones alternadas de los músculos flexor y extensor hacen que los huesos de la pierna inferior se balanceen de ida y vuelta en la articulación de la rodilla.

En las **articulaciones esféricas**, como las de la cadera y el hombro, el extremo redondo de un hueso encaja en una depresión hueca en otro, lo que permite a la articulación rotar (**FIG. 41-15b**). Las articulaciones esféricas permiten el movimiento en varias direcciones (compara el amplio rango de movimiento de tu hombro



▲ **FIGURA 41-14** La rodilla humana La rodilla humana, que muestra músculos antagonistas (el bíceps femoral y el cuádriceps), tendones y ligamentos. La complejidad de esta articulación, acoplada con las tensiones extremas colocadas sobre ella, hacen que la rodilla sea muy susceptible a lesiones.

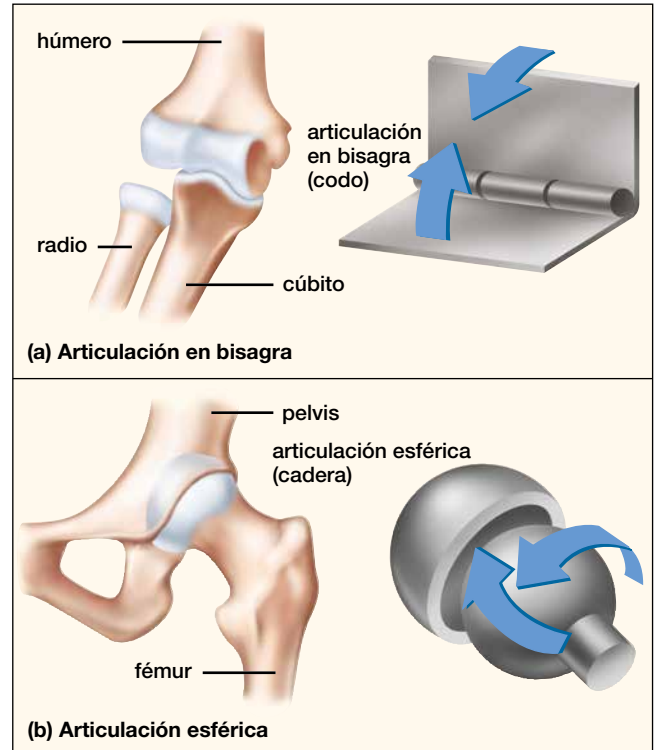
► **FIGURA 41-15** Articulaciones en bisagra y esféricas (a) el codo humano es una articulación en bisagra. (b) La cadera humana puede rotar porque tiene una articulación esférica. El extremo redondeado del fémur (la bola) encaja en una depresión parecida a taza (cazoleta) en el hueso pélvico.

con el doblado limitado de tu rodilla). El rango de movimiento en las articulaciones esféricas es posible por al menos dos pares de músculos antagonistas, unidos en ángulos mutuos, de modo que las articulaciones puedan rotar.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los esqueletos hidrostáticos, exoesqueletos y endoesqueletos, y explicar cómo actúan los músculos antagonistas sobre cada uno de estos esqueletos para mover el cuerpo de un animal?
- explicar las funciones de los esqueletos vertebrados?
- mencionar y describir las funciones de los diferentes tipos de tejido conectivo que constituyen un esqueleto vertebrado, tanto en la adultez como durante el desarrollo embrionario?
- explicar cómo se repara una fractura ósea y cómo el hueso se remodela en respuesta a estrés mecánico?
- explicar cómo trabajan las articulaciones en bisagra y esféricas?



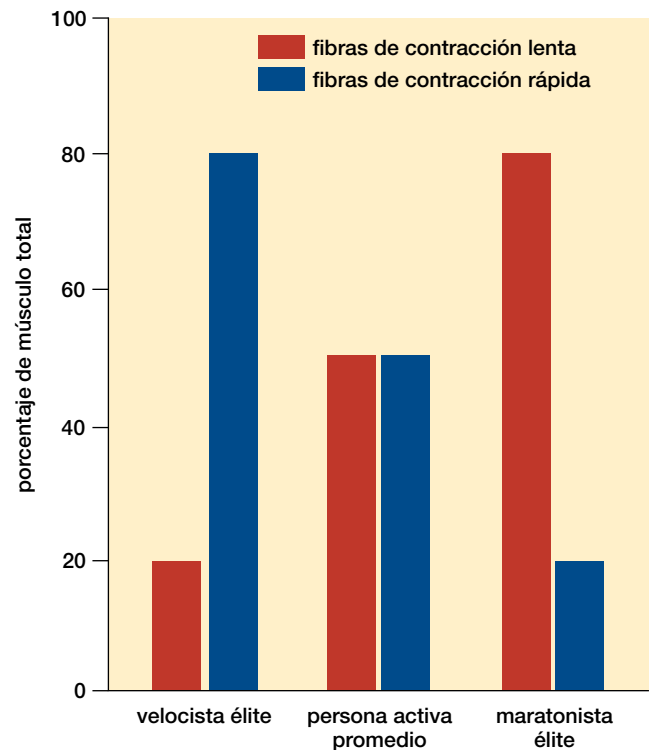
ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Piernas de oro

Sin un abrumador número de voluminosas fibras musculares de contracción rápida en sus piernas, Usain Bolt seguramente no podría ganar oro en las competencias. Del mismo modo, los maratonistas superiores tienen piernas como las de Dennis Kimetto, dominadas por fibras más delgadas de contracción lenta, con alguna variabilidad en las proporciones de fibras de contracción rápida y de contracción lenta, en parte con base en genética. Las personas con una proporción inusualmente alta de fibras de contracción lenta es probable que destaquen en, y por tanto favorezcan, los deportes de resistencia, mientras que quienes tienen más fibras de contracción rápida por lo general descubrirán que los deportes que requieren explosiones de rapidez o fuerza son más provechosos. Los investigadores han descubierto poca evidencia de que el entrenamiento produce la conversión entre los tipos de contracción lenta y rápida. Los atletas de élite son diferentes desde el nacimiento (**FIG. 41-16**).

Alrededor de 240 genes cromosómicos y 18 genes mitocondriales contribuyen en cierta medida a la capacidad física. Nadie sabe cuáles alelos de cada uno de estos genes porta algún atleta de élite dado, pero Bolt y Kimetto sin duda tienen un conjunto soberbio. Nadie puede llegar a las Olimpiadas, ya no se diga llevar a casa el oro, sin primero ganar la lotería genética.

CONSIDERA ESTO Por un pago, algunas compañías pondrán a prueba niños pequeños para ver cuáles alelos portan para un gen que codifica una importante proteína en las células musculares. Un alelo está asociado con músculos de contracción rápida y la habilidad en los deportes que requiere aceleración o fortaleza. Presuntamente, los niños homocigotos para este alelo deben encaminarse hacia el atletismo de velocidad o el fútbol en lugar de a las carreras de fondo o el soccer. ¿Cuáles son algunas ventajas y desventajas de que los progenitores tengan esta información?



► **FIGURA 41-16** La composición muscular difiere Los porcentajes de fibras musculares de contracción lenta y rápida difieren entre los velocistas y maratonistas de élite, y las personas activas promedio.

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

41.1 ¿Cómo se contraen los músculos?

Los músculos esqueléticos constan de células llamadas fibras musculares, rodeadas por tejido conectivo y unidas a huesos mediante tendones. Las fibras musculares esqueléticas constan de subunidades miofibrilla rodeadas por retículo sarcoplasmático. Las miofibrillas están compuestas por sarcómeros repetitivos, unidos extremo con extremo. Cada sarcómero consta de filamentos gruesos hechos de miosina y filamentos delgados hechos de actina, y dos proteínas accesorias, troponina y tropomiosina, alternados. Los filamentos delgados están unidos a proteínas llamadas discos Z que forman los extremos de las sarcómeros. Los filamentos gruesos y delgados están ordenados en un patrón regular en un músculo esquelético, lo que le da su apariencia estriada, o en tiras.

Los músculos incluyen fibras de contracción lenta y de contracción rápida, con diferentes tipos de miosina. Las fibras de contracción lenta son más delgadas, tienen un suministro de sangre más rico, contienen más mioglobina y resisten la fatiga mejor que las fibras de contracción rápida. Las fibras de contracción rápida son más grandes y están adaptadas para explosiones de esfuerzo de corto plazo.

Una motoneurona inerva cada fibra muscular en la unión neuromuscular. Un potencial de acción en la motoneurona produce la liberación de acetilcolina en la fibra muscular, lo que estimula un potencial postsináptico excitatorio que dispara un potencial de acción en la fibra. El PA estimula la liberación de Ca^{2+} del retículo sarcoplasmático, que expone sitios de enlace sobre los filamentos delgados. Cabezas de miosina se enlazan a estos sitios y flexionan, desunen, luego vuelven a unirse en un ciclo continuo que hace que los filamentos delgados y gruesos se deslicen unos sobre otros, lo que acorta cada sarcómero, y contraen la fibra muscular. Cuando acaba el potencial de acción, el calcio se transporta de manera activa de vuelta al retículo sarcoplasmático, lo que termina la contracción. La energía para la contracción muscular proviene del ATP, que puede producirse mediante respiración celular o, para explosiones de actividad vigorosa, mediante glucólisis.

El grado de contracción muscular está determinado por el número de fibras musculares estimuladas por una motoneurona y la frecuencia de los potenciales de acción en cada fibra. El disparo rápido en todas las fibras de un músculo produce contracción máxima.

41.2 ¿Cómo difieren los músculos cardíaco y liso de los músculos esqueléticos?

El músculo cardíaco es estriado como el músculo esquelético. Sus células se contraen rítmica y espontáneamente, sincronizadas por potenciales de acción iniciados por fibras musculares especializadas en el marcapasos del corazón. Las fibras del músculo cardíaco están interconectadas mediante discos intercalados que contienen uniones comunicantes, que conducen PA entre células, lo que produce contracción coordinada.

Los músculos lisos carecen de sarcómeros organizados. Están conectados entre sí mediante uniones comunicantes, que conducen PA entre células y sincronizan sus contracciones. El músculo liso rodea órganos huecos como útero, tracto digestivo, vejiga, arterias y venas, y produce contracciones involuntarias lentas y sostenidas o rítmicas.

41.3 ¿Cómo funcionan en conjunto músculos y esqueletos para proporcionar movimiento?

Los animales tienen esqueletos hidrostáticos, exoesqueletos o endoesqueletos. Pares de músculos antagonísticos actúan sobre el esqueleto para mover el cuerpo.

El endoesqueleto vertebrado proporciona soporte al cuerpo, sitios de unión para los músculos y protección para los órganos internos. En la médula ósea se producen eritrocitos, leucocitos y plaquetas. El hueso actúa como un sitio de almacenamiento para calcio y fósforo. El esqueleto axial incluye cráneo, columna vertebral y caja torácica. El esqueleto apendicular consta de las cinturas pectoral y pélvica y los huesos de brazos, piernas, manos y pies.

El esqueleto vertebrado consta de cartílago, ligamentos y hueso, cuyas células están incrustadas en una matriz extracelular de colágeno y otras sustancias. El cartílago, ubicado en los extremos de los huesos, forma almohadillas en las articulaciones y sostiene la nariz, los oídos y los pasos respiratorios. Durante el desarrollo embrionario, el cartílago es precursor del hueso. Los ligamentos conectan huesos en articulaciones móviles. El hueso se forma mediante osteoblastos, que secretan una matriz de colágeno que se endurece mediante minerales. Un hueso típico consta de una capa exterior de hueso compacto, a la cual se unen músculos, y hueso esponjoso interior con médula. Alguna médula produce células sanguíneas. El remodelado de hueso ocurre a través de la acción coordinada de osteoclastos que disuelven hueso y osteoblastos que forman hueso.

En el esqueleto vertebrado, el movimiento ocurre alrededor de las articulaciones. Los tendones unen pares de músculos antagonísticos a los huesos en cualquier lado de una articulación. La contracción de un músculo estira su músculo antagonista. En las articulaciones en bisagra, la contracción del músculo flexor dobla la articulación; la contracción de su extensor antagonista lo endereza. En las articulaciones esféricas, músculos antagonistas rotan un hueso en relación con otro.

Términos clave

actina	776	hueso compacto	785
articulación	783	hueso esponjoso	785
articulación en bisagra	788	ligamento	784
articulación esférica	788	miofibrilla	775
cabeza de miosina	776	miosina	776
cartílago	784	músculo	775
condrocito	785	músculo antagonista	782
disco intercalado	780	músculo cardíaco	780
disco Z	776	músculo esquelético	775
endoesqueleto	783	músculo liso	781
esqueleto	782	osteoblasto	786
esqueleto apendicular	784	osteocito	786
esqueleto axial	784	osteoclasto	786
esqueleto hidrostático	782	osteoporosis	787
exoesqueleto	783	retículo sarcoplasmático	
extensor	783	(RS)	775
fibra muscular	775	sarcómero	776
filamento delgado	776	tendón	775
filamento grueso	776	túbulo t	776
flexor	783	unidad motora	780
hueso	784	unión neuromuscular	779

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- ¿Cuál de las siguientes listas menciona las estructuras de mayor a menor?
 - unidad motora, músculo, miofibrilla, fibra muscular, filamentos gruesos y delgados
 - músculo, célula muscular, miofibrilla, fibra muscular, actina y miosina
 - célula muscular, filamentos gruesos y delgados, sarcómera, miofibrilla
 - músculo, fibra muscular, miofibrilla, filamentos gruesos y delgados
- ¿Cuál de los siguientes enunciados es verdadero?
 - Los tendones se contraen usando el mecanismo de filamento deslizante.
 - Los tendones están compuestos principalmente de fibras cartilaginosas.
 - Los tendones unen huesos a huesos en las articulaciones.
 - Los tendones unen músculos a hueso.
- Los músculos
 - pueden contraerse activamente, mas no pueden estirarse activamente.
 - por lo general sólo contienen fibras de contracción lenta o de contracción rápida.
 - requieren que todas sus unidades motoras disparen para contraerse.
 - son estimulados cada uno por una sola motoneurona.
- Los exoesqueletos
 - son típicos de los vertebrados.
 - son hidrostáticos.
 - deben mudarse periódicamente.
 - se mueven mediante músculos unidos al exterior de articulaciones.
- ¿Cuál de los siguientes enunciados es falso?
 - Las contracciones del músculo liso son involuntarias.
 - Los músculos esquelético y cardíaco son estriados.
 - Los músculos esquelético, liso y cardíaco tienen cada uno un núcleo por fibra.
 - Las células del músculo cardíaco son ramificadas.

Llena los espacios

- Los tres tipos de sistemas esqueléticos que se encuentran en los animales son _____, _____ y _____. Los tres mueven el esqueleto usando pares de músculos _____.
- Los músculos _____ y _____ están en tiras porque tienen una alineación regular de sarcómeras. Los músculos _____ y _____ por lo general no están bajo control consciente. Los músculos _____ y _____ están interconectados mediante uniones comunicantes.
- Una célula de músculo esquelético se llama _____. Consta de haces de estructuras cilíndricas llamadas _____, que a su vez constan de cilindros mucho más pequeños, _____, unidos extremo con extremo en su _____.
- La contracción muscular resulta de interacciones entre filamentos delgados, compuestos sobre todo por la proteína _____, y filamentos gruesos, compuestos

principalmente por la proteína _____. Las “cabezas” de la proteína de filamento grueso se sujetan de la proteína de filamento delgado y flexionan. La energía de _____ se usa para extender la cabeza, la cual almacena la energía para impulsar el movimiento de flexión de la cabeza, lo que hace que el filamento delgado pase sobre el filamento grueso.

- Motoneuronas inervan fibras musculares en sinapsis especializadas llamadas _____. La liberación de acetilcolina en estas sinapsis a final de cuentas dispara un potencial de acción en la fibra muscular, que invade el interior de la fibra a través de _____ y estimula la liberación de iones de calcio de _____.
- Los esqueletos constan de tres tipos de tejido conectivo: _____, _____ y _____. Todos constan de células incrustadas en una matriz de proteína _____ y otros componentes extracelulares, como glicoproteínas y fosfato de calcio.
- Una articulación _____ se mueve en dos dimensiones, mientras que una articulación _____ tiene movimiento significativo en tres dimensiones. En una articulación bidimensional, el músculo _____ dobla la articulación y el músculo _____ endereza la articulación.

Preguntas de repaso

- Bosqueja una fibra muscular relajada que contenga una miofibrilla, sarcómeras y filamentos gruesos y delgados. En comparación, ¿cómo se vería una fibra muscular contraída?
- Describe el proceso de contracción de un músculo esquelético, comenzado con un potencial de acción en una motoneurona y terminando con el relajamiento del músculo. Tu respuesta debe incluir las siguientes palabras: *unión neuromuscular, túbulo T, retículo sarcoplasmático, calcio, filamentos delgados, sitios de enlace, filamentos gruesos, sarcómera, disco Z y transporte activo*.
- Explica los siguientes dos enunciados: Los músculos sólo pueden contraerse activamente; Las fibras musculares se estiran pasivamente.
- ¿Cuáles son los tres tipos de esqueletos que se encuentran en los animales? Para uno de ellos, describe cómo están ordenados los músculos alrededor del esqueleto y cómo las contracciones de los músculos resultan en el movimiento del esqueleto.
- Compara las estructuras de los siguientes pares: hueso esponjoso y compacto, músculo liso y esquelético, y cartílago y hueso.
- Explica las funciones de osteoblastos y osteoclastos.
- Describe una articulación en bisagra y cómo se mueve mediante músculos antagonistas.

Aplicación de conceptos

- Discute algunos de los problemas que resultarían si el corazón humano estuviera hecho de músculo esquelético en lugar de músculo cardíaco.
- La miastenia es provocada por la producción anormal de anticuerpos que destruyen los receptores de acetilcolina dentro de la unión neuromuscular. Medicamentos como neostigmina, que inhibe la enzima que descompone la acetilcolina, se usan para tratar la miastenia. Predice los síntomas de la miastenia y explica cómo la neostigmina podría ayudar a aliviarlos.



Joe Hauser, guardián en jefe de los rinocerontes en el zoológico de Buffalo, y la fisióloga reproductiva, Dra. Monica Stoops, posan con una cría de rinoceronte indio y un tanque de nitrógeno líquido usado para almacenar esperma congelado para inseminación artificial.

ESTUDIO DE CASO

Criar a un rinoceronte

LOS RINOCERONTES SON ENORMES, agresivos y aparentemente indestructibles. No obstante, tres de las cinco especies están en peligro crítico. ¿Cómo tales animales pueden estar en peligro de extinción? Su nombre (rinoceronte, o “cuerno en la nariz”) te dice por qué: son asesinados por sus cuernos.

Algunas culturas le dan gran valor al cuerno de rinoceronte. En China, Vietnam y algunas otras culturas del oriente asiático, se considera que el polvo de cuerno de rinoceronte reduce fiebres y cura reumatismo, gota, cáncer y muchos otros trastornos. En años recientes, el precio para el cuerno de rinoceronte en el mercado negro se elevó a más o menos 30 mil dólares medio kilogramo, más alto que el precio del oro o la cocaína. Como resultado, la caza furtiva del rinoceronte ha ido en rápido aumento; en Sudáfrica, por ejemplo, 122 rinocerontes fueron asesinados en 2009, 668 en 2012 y 1 215 en 2014.

Para ayudar a prevenir la extinción de los rinocerontes en peligro, los científicos en varios zoológicos los reproducen en cautiverio. Al aparear rinocerontes cuidadosamente seleccionados, esperan pre-

servar su diversidad genética, lo cual es crucial para la sobrevivencia de una especie. La reproducción en cautiverio suena bastante simple: coloca un macho y una hembra en el mismo contenedor y deja que la naturaleza siga su curso. Por desgracia, con frecuencia esto no funciona con solitarios grandes y agresivos como los rinocerontes, quienes a veces prefieren el combate a la copulación. Incluso si un macho y una hembra no pelean, es posible que no se apareen.

La inseminación artificial evita tanto los peligros del apareamiento natural como una posible falta de interés sexual. Sin embargo, tanto el apareamiento como la inseminación artificial resultan en embarazo sólo si la hembra tiene un óvulo listo para fecundarse. Por tanto, los científicos necesitan saber cuándo la hembra ovula de manera natural o, de manera alternativa, deben poder inducirla a ovular en el momento correcto.

¿Cómo producen gametos los animales macho y hembra? ¿Por qué los sistemas reproductivos de machos y hembras son tan diferentes? ¿Cómo los científicos que auxilian a los rinocerontes a reproducirse, o los médicos que recolectan óvulos humanos para fecundación *in vitro*, determinan cuándo la ovulación ocurre de manera natural o cuándo inducirla?

DE UN VISTAZO

42.1 ¿Cómo se reproducen los animales?

42.2 ¿Cuáles son las estructuras y funciones de los sistemas reproductivos humanos?

42.3 ¿Cómo pueden evitar el embarazo las personas?

42.1 ¿CÓMO SE REPRODUCEN LOS ANIMALES?

Los animales se reproducen o sexual o asexualmente. En la **reproducción asexual**, un solo animal produce descendencia, por lo general a través de divisiones celulares mitóticas repetidas en alguna parte de su cuerpo. En consecuencia, los descendientes son genéticamente idénticos al progenitor. En la **reproducción sexual**, órganos llamados **gónadas** producen espermatozoides u óvulos haploides mediante división celular meiótica. Un espermatozoide y un óvulo, por lo general de progenitores separados, se fusionan para producir un óvulo fecundado diploide, o **cigoto**, que entonces experimenta divisiones celulares mitóticas repetidas para producir un descendiente. Puesto que la descendencia recibe genes de dos progenitores, no es genéticamente idéntica a alguno de ellos.

En la reproducción asexual, un organismo se reproduce sin apareamiento

La reproducción asexual es eficiente tanto en esfuerzo (no necesita buscar parejas, cortejar miembros del sexo opuesto o combatir con rivales) como en materiales (no desperdicia gametos). Existen muchos métodos comunes de reproducción asexual entre los animales.

La gemación produce una versión miniatura del adulto

Muchas esponjas y cnidarios (como corales y anémonas) se reproducen mediante **gemación**. Una versión miniatura del adulto, una gema, crece directamente sobre el cuerpo del adulto (**FIG. 42-1**). Cuando la gema crece lo suficiente, se desprende y se vuelve independiente, y con el tiempo crece hasta convertirse en adulto.



▲ **FIGURA 42-1** **Gemación** Algunos cnidarios, como esta anémona, se reproducen asexualmente mediante gemación. Los cnidarios también pueden reproducirse sexualmente.

Fragmentación seguida por regeneración puede producir un nuevo individuo

Muchos animales son capaces de **regeneración**, la capacidad para volver a crecer partes corporales perdidas. Algunos animales, incluidos ciertos platelmintos, corales, medusas y estrellas de mar, pueden reproducirse mediante **fragmentación** seguida por regeneración. Estos animales pueden dividir sus cuerpos en ubicaciones específicas. Cada una de las piezas resultantes regenera entonces las partes faltantes de un cuerpo completo. Además, si accidentes o depredadores rompen a estos animales, fragmentos suficientemente grandes con frecuencia pueden regenerar nuevos individuos completos.

Durante la partenogénesis, los óvulos se desarrollan sin fecundación

Las hembras de algunas especies animales pueden reproducirse mediante un proceso conocido como **partenogénesis**, en la cual los **óvulos** se desarrollan en descendientes sin ser fecundados. En algunas especies, los descendientes producidos mediante partenogénesis son haploides. Por ejemplo, las abejas macho se desarrollan a partir de óvulos no fecundados y son haploides; sus hermanas diploides se desarrollan a partir de óvulos fecundados.

Algunos peces, anfibios y reptiles partenogenéticos producen descendencia diploide al duplicar el número de cromosomas en los óvulos, ya sea antes o después de la meiosis. En la mayoría de las especies, toda la descendencia diploide resultante es hembra. De hecho, algunas especies de peces y lagartos, como la lagartija *Cnemidophorus neomexicanus* de México y el sureste estadounidense (**FIG. 42-2**), están formadas por completo de hembras que



▲ **FIGURA 42-2** **Cortejo de hembra** *Cnemidophorus neomexicanus* Aunque todos los miembros de esta especie son hembras, aun así se involucran en rituales de cortejo. Estos comportamientos de apareamiento aumentan las concentraciones de hormona sexual, con el resultado de que las *C. neomexicanus* que cortejan ponen más huevos que los miembros aislados.

se reproducen a partir de partenogénesis. Incluso otros animales, como algunos áfidos, pueden reproducirse sexualmente o a través de partenogénesis, dependiendo de factores ambientales como la estación del año o la disponibilidad de alimento (FIG. 42-3).

En la reproducción sexual, un organismo se reproduce a través de la unión de espermatozoides y óvulos

Nadie está seguro por qué evolucionó la reproducción sexual. La explicación más probable es que la selección natural pudo favorecer la reproducción sexual porque la descendencia resultante es genéticamente diferente entre sí (véase el “¿Cómo sabes eso? La evolución de la reproducción sexual” en el Capítulo 10). Por ejemplo, algunos descendientes pueden heredar nuevas combinaciones de alelos que les permitan explotar hábitats nuevos o frustrar parásitos.

En la mayoría de las especies animales con reproducción sexual, un individuo es o macho o hembra, definido por el tipo de gameto que produce. La gónada macho, llamada **testículo**, produce pequeños **espermatozoides** haploides, que casi no tienen citoplasma y por tanto carecen de reservas alimenticias. Los espermatozoides nadan al batir sus colas. La gónada hembra, llamada **ovario**, produce **óvulos**, que son grandes células haploides que contienen reservas alimenticias que proporcionan nutrición para el **embrión**, el descendiente en sus primeras etapas de desarrollo antes de nacer o eclosionar. Los óvulos no pueden nadar. La **fecundación**, la unión de espermatozoide y óvulo, produce un cigoto diploide.

En algunos animales, como las lombrices de tierra y muchos caracoles, individuos solos, llamados **hermafroditas**, producen tanto espermatozoides como óvulos. La mayoría de los hermafroditas todavía se involucran en el sexo, y dos individuos intercambian espermatozoides (FIG. 42-4). Sin embargo, algunos



▲ **FIGURA 42-4** Lombrices de tierra hermafroditas intercambian espermatozoides

hermafroditas pueden fecundar sus propios óvulos. Muchos animales hermafroditas, incluidos tenias y algunos tipos de caracoles, son relativamente inmóviles y pueden estar aislados de otros miembros de su especie, de modo que la autofecundación puede ser la única forma en que pueden reproducirse.

Para las especies con dos sexos separados y las hermafroditas que no pueden autofecundarse, la reproducción exitosa requiere que espermatozoides y óvulos de diferentes individuos se junten para la fecundación.

La fecundación externa ocurre afuera de los cuerpos de los progenitores

En la **fecundación externa**, espermatozoide y óvulo se unen afuera de los cuerpos de los progenitores. Por lo general, los gametos se liberan en agua, un proceso llamado **desove**, y el espermatozoide nada para alcanzar los óvulos. Puesto que espermatozoides y óvulos por lo general tienen vida corta, los animales que desovan deben sincronizar sus comportamientos reproductivos, tanto temporal (macho y hembra desovan al mismo tiempo) como espacialmente (macho y hembra desovan en el mismo lugar). La coordinación puede lograrse al usar señales ambientales o químicas, comportamientos de cortejo o una combinación de factores.

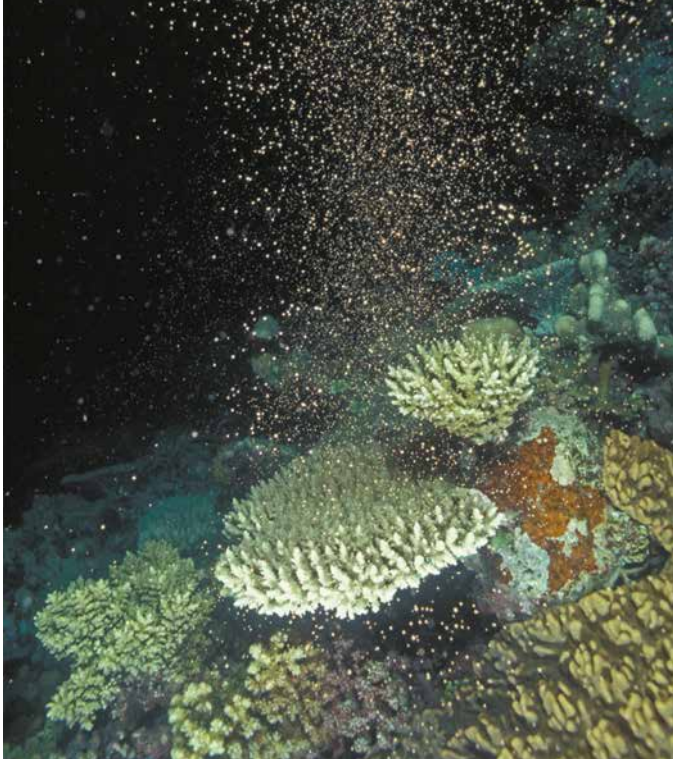
La mayoría de los animales que desovan dependen de señales ambientales en cierta medida. Los cambios estacionales en duración del día con frecuencia estimulan los cambios fisiológicos requeridos para la reproducción, lo cual restringe la crianza a ciertas épocas del año. Sin embargo, la liberación real de espermatozoides y óvulos debe sincronizarse con más precisión. Por ejemplo, cada primavera, muchos corales de la Gran Barrera de Coral, en Australia, orquestan su desove mediante la fase de la Luna. Cerca del atardecer, pocos días después de la Luna llena, millones de corales liberan espermatozoides y óvulos en el agua (FIG. 42-5). Muchos corales también liberan químicos junto con sus gametos; cuando los corales cercanos perciben estos químicos, también desovan, lo que en consecuencia proporciona una sincronización todavía más precisa y ayuda a garantizar la fecundación.

Muchos animales dependen de comportamientos de apareamiento para sincronizar el desove. La mayoría de los peces, por ejemplo, tienen rituales de cortejo, lo que asegura que liberan sus gametos en el mismo lugar y al mismo tiempo (FIG. 42-6). Ranas y sapos se aparean en aguas poco profundas cerca de las orillas



▲ **FIGURA 42-3** Una hembra áfido da a luz En primavera y comienzos del verano, cuando el alimento es abundante, las hembras áfido se reproducen por partenogénesis; de hecho, ¡las hembras nacen embarazadas! En el otoño, se reproducen sexualmente.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué la selección natural favoreció que los áfidos alternaran entre reproducción asexual y reproducción sexual en diferentes estaciones del año?



▲ **FIGURA 42-5** Señales ambientales pueden sincronizar el desove En la Gran Barrera de Coral de Australia, miles de corales desovan simultáneamente, lo que crea este efecto de “nevasca”.

de estanques y lagos. El macho monta a la hembra y empuja los lados de su abdomen (**FIG. 42-7**). Esto la estimula a expulsar sus óvulos, mientras él deposita esperma sobre ellos.

La fecundación interna ocurre dentro del cuerpo de la hembra

Durante la **fecundación interna**, los espermatozoides se colocan dentro del tracto reproductivo húmedo de la hembra, donde



▲ **FIGURA 42-6** Rituales de cortejo sincronizan el desove Durante el desove, macho y hembra de betta realizan una danza de cortejo que culmina en la liberación simultánea de gametos por parte de los dos. El macho recolectará los óvulos fecundados en su boca y los escupirá en el nido de burbujas visible arriba del pez en cortejo. El macho guarda los óvulos y los bebés recién eclosionados en el nido hasta que son capaces de nadar y defenderse por sí mismos.

PENSAMIENTO CRÍTICO Además de asegurar la liberación sincronizada de gametos, ¿qué otras ventajas proporcionan los rituales de cortejo?



▲ **FIGURA 42-7** Apareamiento de espléndidas ranas arborícolas El macho más pequeño abraza fuertemente a la hembra y la estimula a liberar óvulos. Aunque pasan la mayor parte de sus vidas alto en los árboles de los bosques lluviosos centroamericanos, las ranas arborícolas descienden hacia pequeños cuerpos de agua para reproducirse.

sus óvulos se fecundan. La fecundación interna es una adaptación esencial a la vida terrestre porque los espermatozoides mueren rápidamente si se secan. Incluso en ambientes acuáticos, la fecundación interna puede aumentar la probabilidad de éxito reproductivo porque espermatozoides y óvulos están confinados en un pequeño espacio en lugar de estar dispersos en un gran volumen de agua.

La fecundación interna por lo general ocurre mediante **copulación**, en la cual el macho deposita espermatozoides directamente en el tracto reproductivo de la hembra (**FIG. 42-8**). Algunos animales no copulan, pero aun así tienen fecundación interna. En estas especies, incluidas algunas salamandras, escorpiones y saltamontes, los machos empaquetan sus espermatozoides en un contenedor llamado *espermatóforo* (del griego “portador de espermatozoides”). Por lo general, machos y hembras se involucran en una exhibición de apareamiento, después de la cual el macho puede insertar su espermatóforo en el tracto reproductivo de la hembra o soltar el espermatóforo en el suelo para que la hembra lo recoja si lo elige. Una vez dentro de la hembra, el espermatóforo libera espermatozoides.



▲ **FIGURA 42-8** La fecundación interna permite la reproducción en tierra Catarinas se aparean en una hoja de césped.

En la mayoría de los animales, ni espermatozoides ni óvulos viven mucho tiempo. Por tanto, la **ovulación**, la liberación de un óvulo maduro del ovario de la hembra, por lo general debe ocurrir aproximadamente al mismo tiempo que los espermatozoides se depositan en el tracto reproductivo de la hembra. La mayoría de los mamíferos, por ejemplo, usan exhibiciones de cortejo que sincronizan el apareamiento con la ovulación. Muchos copulan sólo cuando la hembra señala su disposición para aparearse, lo que en general ocurre más o menos al mismo tiempo que la ovulación. En algunos animales, como los conejos, el acto de aparearse estimula la ovulación, de modo que está garantizado que se reúnan nuevos espermatozoides y óvulos saludables.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar la diferencia entre reproducción sexual y asexual, y describir algunas ventajas de cada una?
- definir *gemación*, *fragmentación* y *partenogénesis*, y ofrecer algunos ejemplos de animales que usen cada uno de estos métodos de reproducción?
- describir las fecundaciones interna y externa, y ofrecer ejemplos de animales que usen cada uno de estos métodos de fecundación?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Criar a un rinoceronte

Para atraer una pareja sexual, los rinocerontes orinan, elevan sus colas, vocalizan y se topan mutuamente con sus hocicos sobre la cabeza y los genitales. En ocasiones este cortejo se vuelve lo suficientemente violento como para lesionar o incluso matar a uno o ambos animales, en particular si los animales están confinados en un área pequeña. Sin embargo, si copulan, los rinocerontes usan estructuras y controles hormonales que son muy parecidos a los que usan los seres humanos. ¿Cómo funcionan en los mamíferos los sistemas reproductivos de hembras y machos?

42.2 ¿CUÁLES SON LAS ESTRUCTURAS Y FUNCIONES DE LOS SISTEMAS REPRODUCTIVOS HUMANOS?

Las personas y otros mamíferos tienen sexos separados, copulan y fecundan sus óvulos de manera interna. Aunque la mayoría de los mamíferos sólo se reproducen durante ciertas estaciones del año, los hombres producen espermatozoides de manera más o menos continua, y las mujeres ovulan aproximadamente una vez al mes.

La capacidad para reproducirse comienza en la pubertad

La **pubertad** es el proceso que resulta en la madurez sexual, que incluye tanto la capacidad para reproducirse como el desarrollo de características sexuales secundarias. La temporización de la pubertad en los seres humanos varía de manera considerable, pero por lo general ocurre entre los 10 y 14 años de edad en las

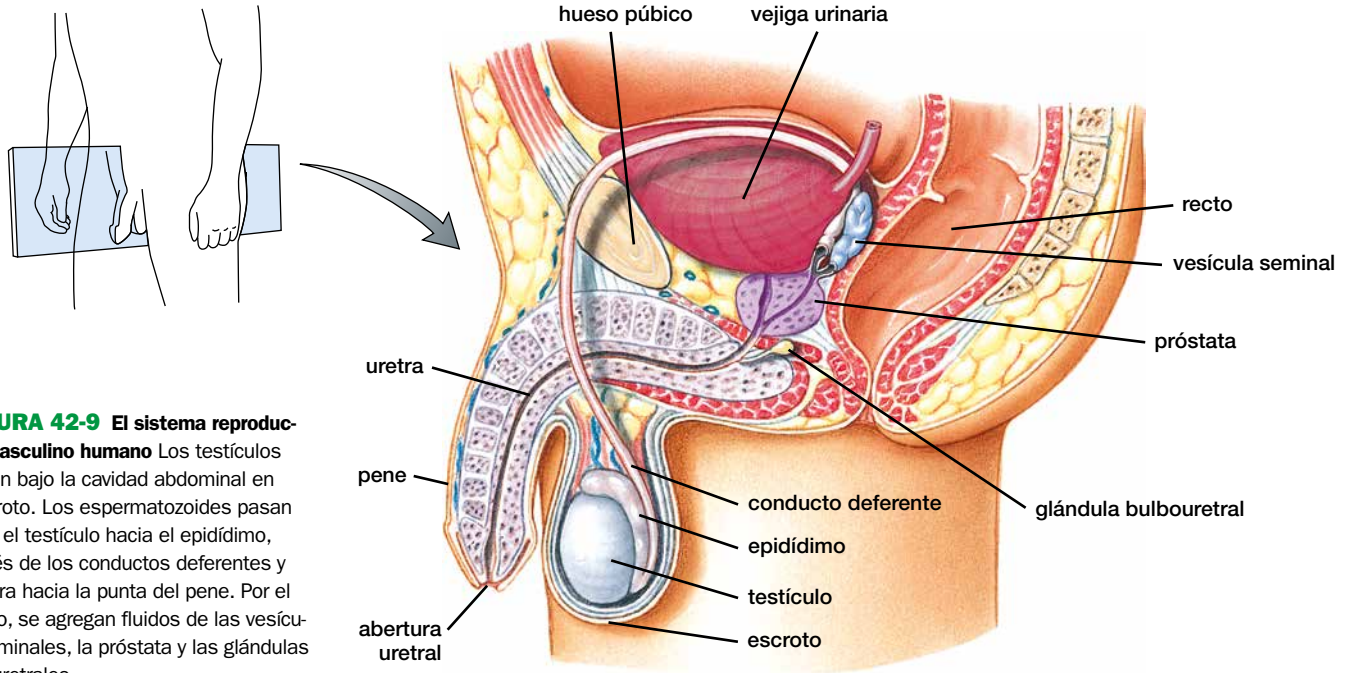
mujeres, y entre los 12 y los 16 años de edad en los hombres. En las mujeres, el primer signo exterior de la pubertad por lo general es el crecimiento de mamas; el primer periodo menstrual usualmente ocurre un par de años después. Otras características sexuales secundarias que se desarrollan durante la pubertad femenina incluyen ensanchamiento de caderas, crecimiento de vello púbico y axilar, y con frecuencia un estirón moderado. En los hombres, el crecimiento de los testículos señala el comienzo de la pubertad, seguido por el establecimiento de la fertilidad uno o dos años después. Los hombres también experimentan agrandamiento del pene, desarrollo muscular, crecimiento de vello facial, púbico y axilar, profundización de la voz (provocada por el agrandamiento de la laringe) y un prolongado estirón. En ambos sexos, los comportamientos de cortejo comienzan a aparecer en la pubertad.

En ambos sexos, la pubertad se dispara por la maduración cerebral, lo que hace que el hipotálamo libere **hormona liberadora de gonadotropina (GnRH)**, la cual estimula a la hipófisis anterior para producir **hormona luteinizante (LH)** y **hormona foliculostimulante (FSH)** (véase la Fig. 38-5). Aunque LH y FSH derivan sus nombres de sus funciones en las hembras, son igualmente esenciales en los machos. Estas hormonas estimulan a los testículos para producir **testosterona** y a los ovarios para producir **estrógeno**. Testosterona y estrógeno estimulan los cambios corporales que ocurren durante la pubertad y desde luego tienen papeles importantes en los continuos eventos fisiológicos y comportamentales que ocurren durante la vida reproductiva de una persona.

El sistema reproductivo masculino incluye los testículos y estructuras accesorias

El sistema reproductivo masculino incluye los testículos, que producen testosterona y espermatozoides; glándulas que secretan sustancias que activan y nutren los espermatozoides, y túbulos que almacenan los espermatozoides y los conducen fuera del cuerpo (**FIG. 42-9** y **TABLA 42-1**). Testosterona y espermatozoides se producen de manera casi continua, comenzando en la pubertad y continuando hasta la muerte.

TABLA 42-1 El tracto reproductivo masculino	
Estructura	Función
Testículos (gónada masculina)	Producen espermatozoides y testosterona
Epidídimo y conductos deferentes (ductos)	Almacena espermatozoides; conducen espermatozoides desde los testículos hacia la uretra
Uretra (ducto)	Conduce semen desde los conductos deferentes y orina desde la vejiga urinaria hacia la punta del pene
Pene	Deposita semen en el tracto reproductivo femenino
Vesículas seminales (glándulas)	Secretan en el semen fluido alcalino que contiene fructosa y prostaglandinas
Próstata	Secreta en el semen fluido alcalino que contiene nutrientes y enzimas
Glándulas bulbouretrales	Secretan en el semen fluido alcalino que contiene moco.

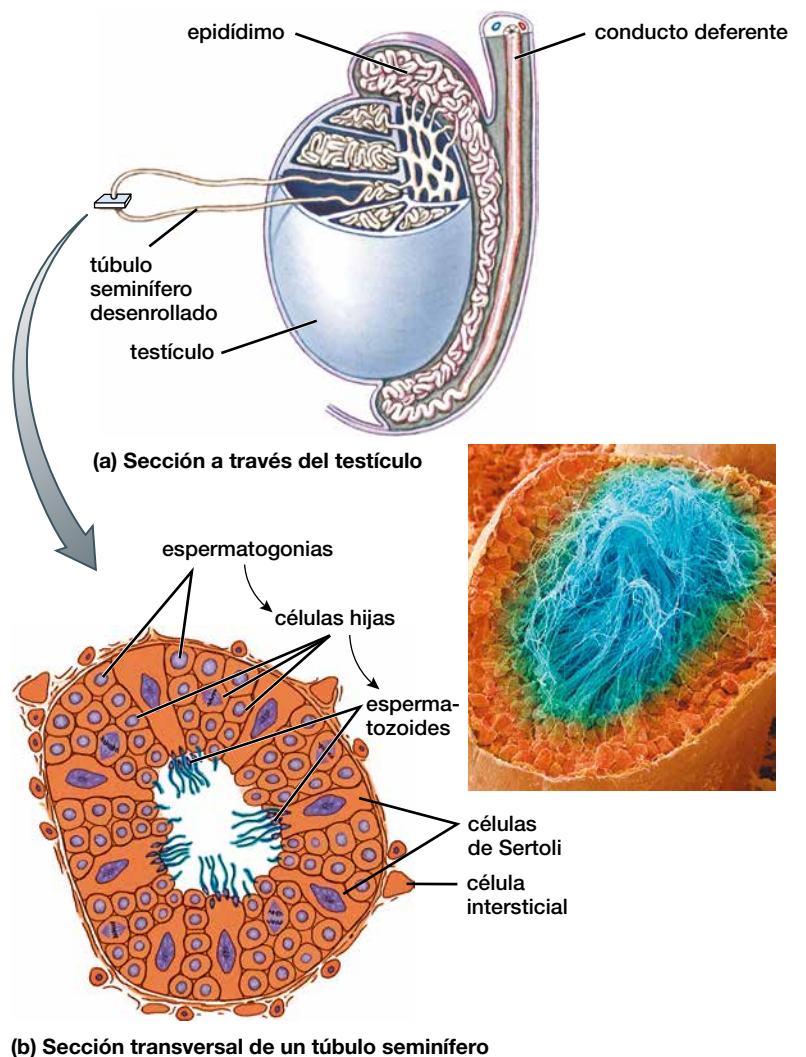


► **FIGURA 42-9 El sistema reproductivo masculino humano** Los testículos cuelgan bajo la cavidad abdominal en el escroto. Los espermatozoides pasan desde el testículo hacia el epidídimo, a través de los conductos deferentes y la uretra hacia la punta del pene. Por el camino, se agregan fluidos de las vesículas seminales, la próstata y las glándulas bulbouretrales.

Los espermatozoides se producen en los testículos

Los testículos se ubican en el **escroto**, un saco que cuelga afuera de la cavidad corporal principal. Esta ubicación mantiene los testículos aproximadamente de 0.5 a 3 °C más fríos que el centro del cuerpo, dependiendo de si el hombre está de pie (más frío) o sentado (más caliente) y qué tipo de ropa viste. Las temperaturas más frías promueven el desarrollo de espermatozoides. Cada testículo está casi lleno con **túbulos seminíferos** huecos y enrollados, en los cuales se producen los espermatozoides (**FIG. 42-10a**). En los espacios entre los túbulos se ubican **células intersticiales**, que sintetizan testosterona (**FIG. 42-10b**).

Justo dentro de la pared de cada túbulo seminífero se encuentran dos tipos de células: (1) células madre llamadas **espermátogonias**, que dan lugar a espermatozoides, y (2) **células de Sertoli** mucho más grandes, que nutren los espermatozoides en desarrollo y regulan su crecimiento.



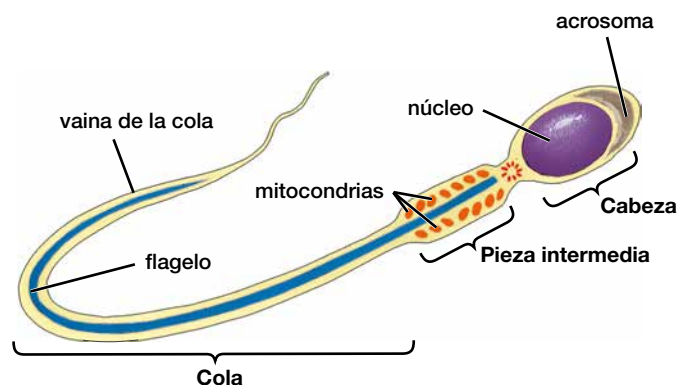
► **FIGURA 42-10 Anatomía de los testículos** (a) Sección de testículo que muestra los túbulos seminíferos, el epidídimo y los conductos deferentes. (b) Las paredes de los túbulos seminíferos están recubiertas con células de Sertoli y espermatogonias. Conforme las espermatogonias se dividen, las células hijas se mueven hacia adentro. Los espermatozoides maduros se liberan en la cavidad central, que es continua con el interior del epidídimo. La testosterona se produce mediante las células intersticiales.

(b) Sección transversal de un túbulo seminífero

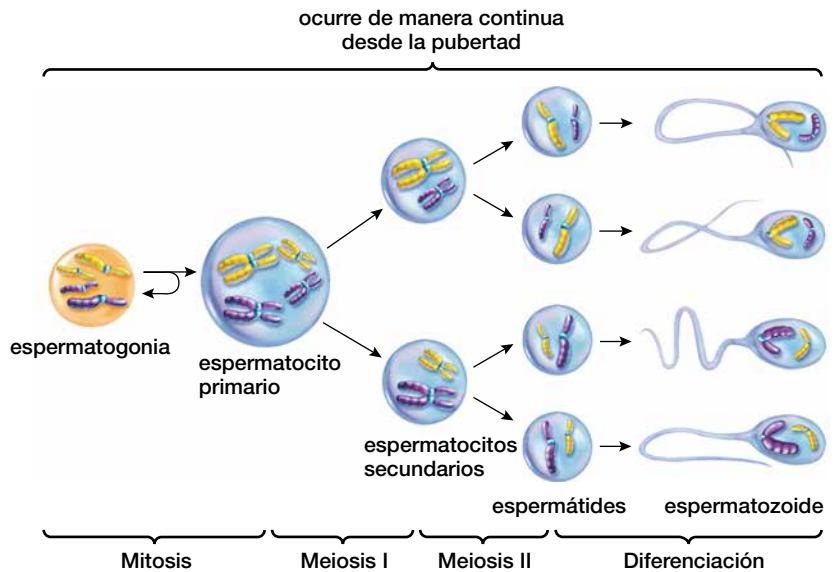
Las espermatogonias son células diploides que experimentan división celular mitótica, con lo que forman dos tipos de células hijas (**FIG. 42-11**). Las células hijas de un tipo siguen siendo espermatogonias, lo que asegura un suministro estable a lo largo de la vida del hombre. Las células hijas del otro tipo se involucran en la **espermatogénesis**, el proceso que produce espermatozoides.

La célula hija comprometida pasa a través de varias rondas de división celular mitótica. Cada célula descendiente final se diferencia en una célula grande llamada **espermatocono primario**, que después experimenta división celular meiótica (véase el Capítulo 10). Al final de la meiosis I, cada espermatocono primario da lugar a dos **espermatoconos secundarios** haploides. Cada espermatocono experimenta meiosis II, lo que produce dos **espermátides**. En consecuencia, cada espermatocono primario diploide genera un total de cuatro espermátides haploides. Los espermátides se diferencian en espermatozoides sin más división celular. Espermatoconos, espermatoconos y espermátides están envueltas en las células de Sertoli. Conforme avanza la espermatogénesis, los espermatozoides en desarrollo migran hacia la cavidad central del túbulo seminífero en el cual se liberan los espermatozoides maduros (véase la Fig. 42-10b).

Un espermatozoide humano (**FIG. 42-12**) es diferente a cualquiera otra célula del cuerpo. Existe poco citoplasma, de modo que el núcleo haploide casi llena la cabeza del espermatozoide. Arriba del núcleo se encuentra un saco de enzimas llamado **acrosoma**. Como verás, las enzimas disuelven capas protectoras que rodean el óvulo, lo que permite al espermatozoide penetrar a través de ellas. Detrás de la cabeza está la pieza intermedia, que contiene mitocondrias, las cuales proporcionan la energía necesaria para mover la cola, que en realidad es un largo flagelo. Los movimientos de batimiento de la cola impulsan al espermatozoide a través del tracto reproductivo femenino.



▲ **FIGURA 42-12 Un espermatozoide humano** Un espermatozoide maduro contiene poco más de un núcleo haploide, un acrosoma (que contiene enzimas que digieren las barreras que rodean al óvulo), mitocondrias para producción de energía y una cola (un largo filamento) para locomoción.



▲ **FIGURA 42-11 Espermatogénesis** Una espermatogonia se divide mediante división celular mitótica; una de sus dos células hijas permanece como espermatogonia (flecha curva), mientras que la otra se agranda y se convierte en un espermatocono primario (flecha recta), la cual experimentará división celular meiótica seguida por diferenciación, lo que produce espermatozoide haploide. Por claridad, sólo se muestran dos pares de cromosomas; sin embargo, las células humanas tienen 23 pares de cromosomas.

Hormonas de la hipófisis anterior y los testículos regulan la espermatogénesis

La espermatogénesis es regulada mediante GnRH liberada desde el hipotálamo (**FIG. 42-13** 1). GnRH hace que la hipófisis anterior libere LH y FSH 2. LH estimula a las células intersticiales de los testículos para producir testosterona 3. La combinación de testosterona y FSH estimula las células de Sertoli 4 5, lo que promueve la espermatogénesis 6.

La función testicular es regulada mediante realimentación negativa. Las células de Sertoli, cuando se estimulan con FSH y testosterona, secretan una hormona llamada inhibina 7, que inhibe la liberación de FSH 8. La testosterona en sí inhibe la liberación de GnRH, LH y FSH 9, que limita mayor producción de testosterona y desarrollo de espermatozoides. Si los niveles de testosterona caen demasiado, entonces se reduce la realimentación negativa, lo que permite la producción de GnRH, LH, FSH y testosterona para aumentarlos de nuevo. Este complejo proceso de realimentación mantiene niveles relativamente constantes de testosterona y producción de espermatozoides.

Estructuras accesorias aportan al semen y conducen los espermatozoides fuera del cuerpo

Los túbulos seminíferos se fusionan para formar el **epidídimo**, un largo tubo plegado (véanse Figs. 42-9 y 42-19a). En el epidídimo se almacenan los espermatozoides y siguen madurando. Después los espermatozoides se mueven desde el epidídimo hacia el **conducto deferente**, un tubo que lleva los espermatozoides fuera del escroto. La mayoría de los aproximadamente cien millones de espermatozoides producidos cada día se almacenan en el conducto deferente y el epidídimo. El conducto deferente se une a la **uretra**, que corre hasta la punta del **pene**. La uretra

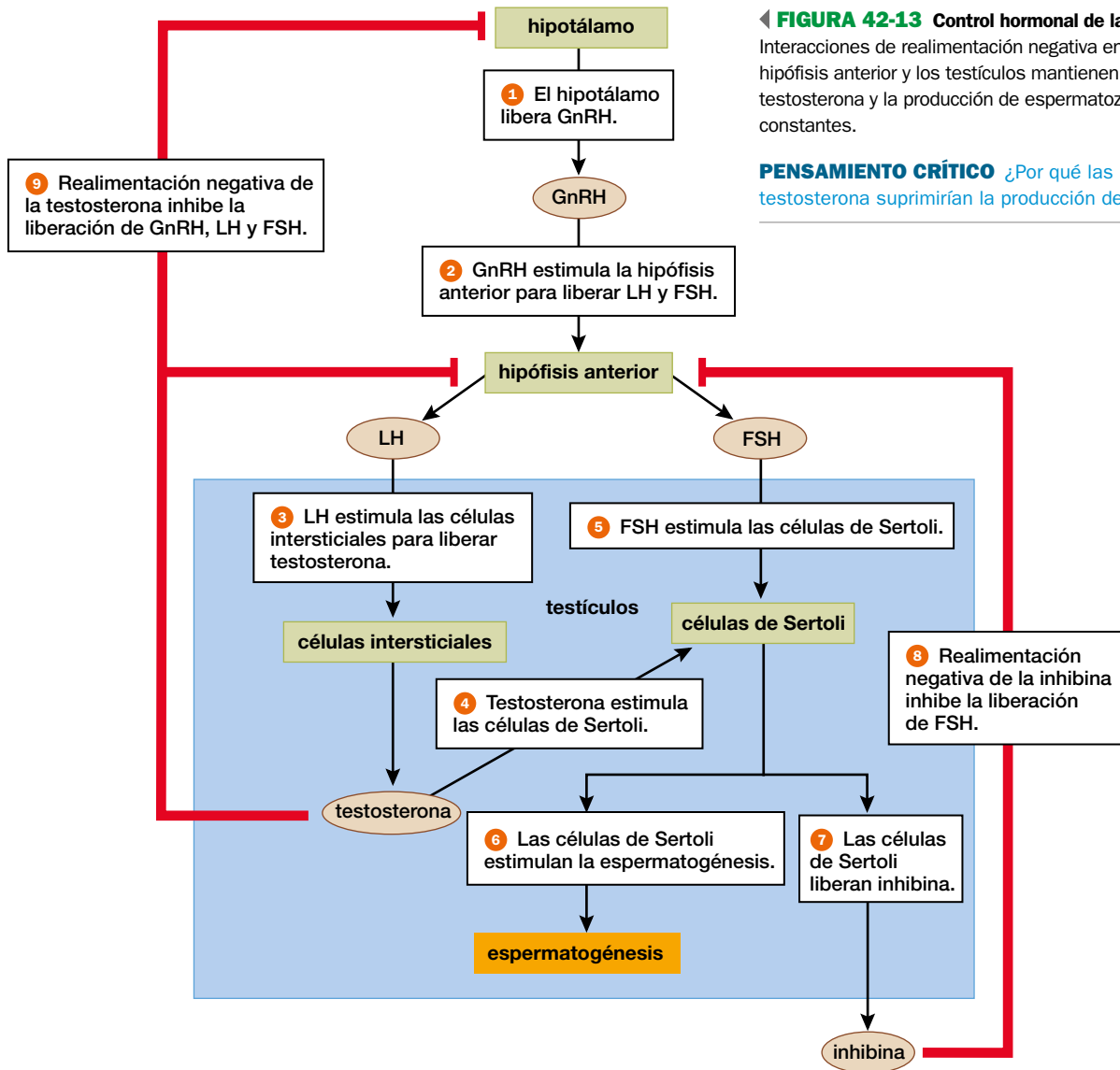


FIGURA 42-13 Control hormonal de la espermatogénesis
Interacciones de realimentación negativa entre el hipotálamo, la hipófisis anterior y los testículos mantienen la concentración de testosterona y la producción de espermatozoides a niveles casi constantes.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué las inyecciones de testosterona suprimirían la producción de espermatozoides?

conduce orina fuera del cuerpo durante la micción y espermatozoides fuera del cuerpo durante la eyaculación.

El **semen** consta de aproximadamente 5% de espermatozoides mezclados con secreciones provenientes de tres tipos de glándulas que se vacían en los conductos deferentes o la uretra: las vesículas seminales, la próstata y las glándulas bulbouretrales (véanse Fig. 42-9 y Tabla 42-1). **Vesículas seminales** pareadas secretan alrededor de 60% del semen. El líquido proveniente de las vesículas seminales es rico en fructosa, una azúcar que proporciona energía para los espermatozoides. El pH ligeramente alcalino del líquido protege los espermatozoides de la acidez de la orina que permanece en la uretra del hombre y de las secreciones ácidas en la vagina de una mujer. El fluido de la vesícula seminal también contiene prostaglandinas (véase el Capítulo 38) que estimulan las contracciones uterinas que ayudan a transportar el espermatozoide por el tracto reproductivo femenino. La **próstata** produce una secreción alcalina rica en nutrientes que constituye alrededor de 30% del semen. El fluido de la próstata incluye enzimas que aumentan la fluidez del semen después de su liberación en la vagina, lo que permite a los espermatozoides nadar con mayor libertad. **Glándulas bulbouretrales** pareadas

secretan una pequeña cantidad de moco alcalino en la uretra, por lo general antes de la eyaculación, lo cual ayuda a neutralizar la orina residual antes de que los espermatozoides lleguen y puede proporcionar cierta lubricación si el fluido sale del pene. En algunos hombres, este fluido preeyaculatorio contiene espermatozoides, aunque por lo general en un nivel bajo.

ESTUDIO DE CASO / CONTINUACIÓN

Criar a un rinoceronte

Los espermatozoides de los mamíferos no viven mucho tiempo después de la eyaculación. Por tanto, para que una hembra de rinoceronte quede embarazada, los espermatozoides deben colocarse en su vagina o útero, ya sea mediante apareamiento o inseminación artificial, aproximadamente al mismo tiempo que ocurre la ovulación. La forma más simple de garantizar la temporización correcta es inducir la ovulación y realizar el apareamiento o la inseminación artificial el mismo día. ¿Cómo puede inducirse la ovulación, en los rinocerontes o en otros mamíferos?

El sistema reproductivo femenino incluye los ovarios y estructuras accesorias

El sistema reproductivo femenino consta de los ovarios y estructuras que aceptan espermatozoides, los conducen hacia el óvulo y nutren al embrión en desarrollo (FIG. 42-14 y TABLA 42-2).

El desarrollo de óvulos en los ovarios comienza antes del nacimiento

La **oogénesis**, la formación de óvulos, comienza en los ovarios en desarrollo de un embrión femenino (FIG. 42-15). La oogénesis comienza con la formación de células diploides llamadas **oogonios** tan temprano como la sexta semana de desarrollo embrionario. Más o menos entre las semanas 9 y 20, los oogonios se agrandan y diferencian, y se convierten en **oocitos primarios**. Hacia la semana 20, todos los oocitos primarios comenzaron división celular meiótica, pero esto se detiene durante la profase la meiosis I. Ninguno de los oocitos primarios reanudará la división celular meiótica sino hasta la pubertad.

Por tanto, una mujer nace con el suministro de oocitos primarios para toda su vida, entre 1 a 2 millones. Muchos de éstos mueren cada día, pero alrededor de 400 mil permanecen en la pubertad. Algunos oocitos reanudan la división celular meiótica durante cada mes del lapso reproductivo de una mujer, desde la pubertad hasta la menopausia, más o menos a los 50 años de edad.

Los ovarios producen óvulos, estrógeno y progesterona durante el ciclo menstrual

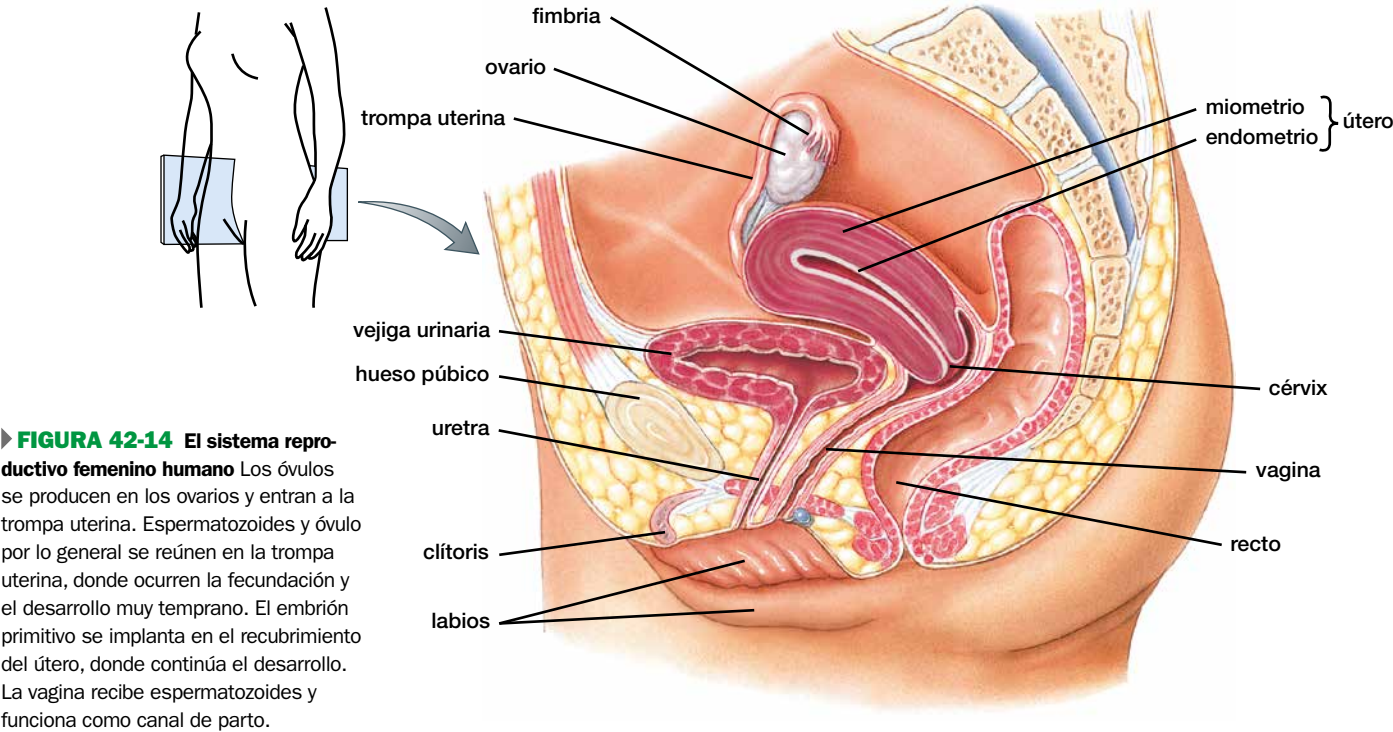
En el ovario maduro, cada oocito está rodeado con una capa de células más pequeñas. En conjunto, el oocito y estas células accesorias constituyen un **folículo** (FIG. 42-16 1). El desarrollo de folículo y la ovulación están gobernados por interacciones entre hormonas producidas por el hipotálamo, la hipófisis anterior y los

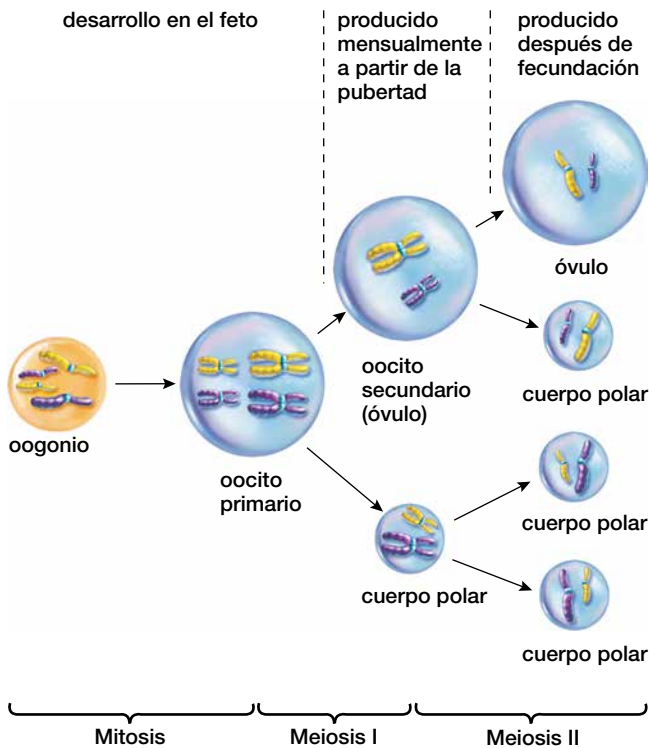
TABLA 42-2	El tracto reproductivo femenino humano
Estructura	Función
Ovario (gónada femenina)	Produce óvulos, estrógeno y progesterona
Fimbrias (en la abertura de la trompa uterina)	Tienen cilios que barren el óvulo hacia la trompa uterina
Trompa uterina	Conduce el óvulo hacia el útero; sitio de la fecundación
Útero	Cámara muscular donde se desarrolla el embrión
Cérvix	Casi cierra el extremo inferior del útero; sostiene al embrión en desarrollo durante el embarazo
Vagina	Receptáculo para el semen; canal de parto

ovarios durante el **ciclo menstrual** (del latín “mensis”, que significa “mes”).

Aproximadamente una vez al mes, el hipotálamo secreta GnRH, que estimula la hipófisis anterior para liberar LH y FSH. La FSH estimula a alrededor de una docena de folículos para que comiencen su desarrollo 2. Las pequeñas células accesorias se multiplican, lo que proporciona nutrimento para el oocito en desarrollo. Las células de folículo también liberan estrógeno en el torrente sanguíneo. Por lo general, sólo un folículo madura por completo durante cada ciclo menstrual 3.

El folículo en maduración secreta cantidades crecientes de estrógeno, que estimula un torrente de LH que hace que el oocito primario complete la meiosis I, se divida en un solo **oocito secundario** y el primer **cuerpo polar** (véase la Fig. 42-15). El cuerpo polar es una pequeña célula, con muy poco citoplasma; no puede fecundarse con espermatozoides. La explosión de LH

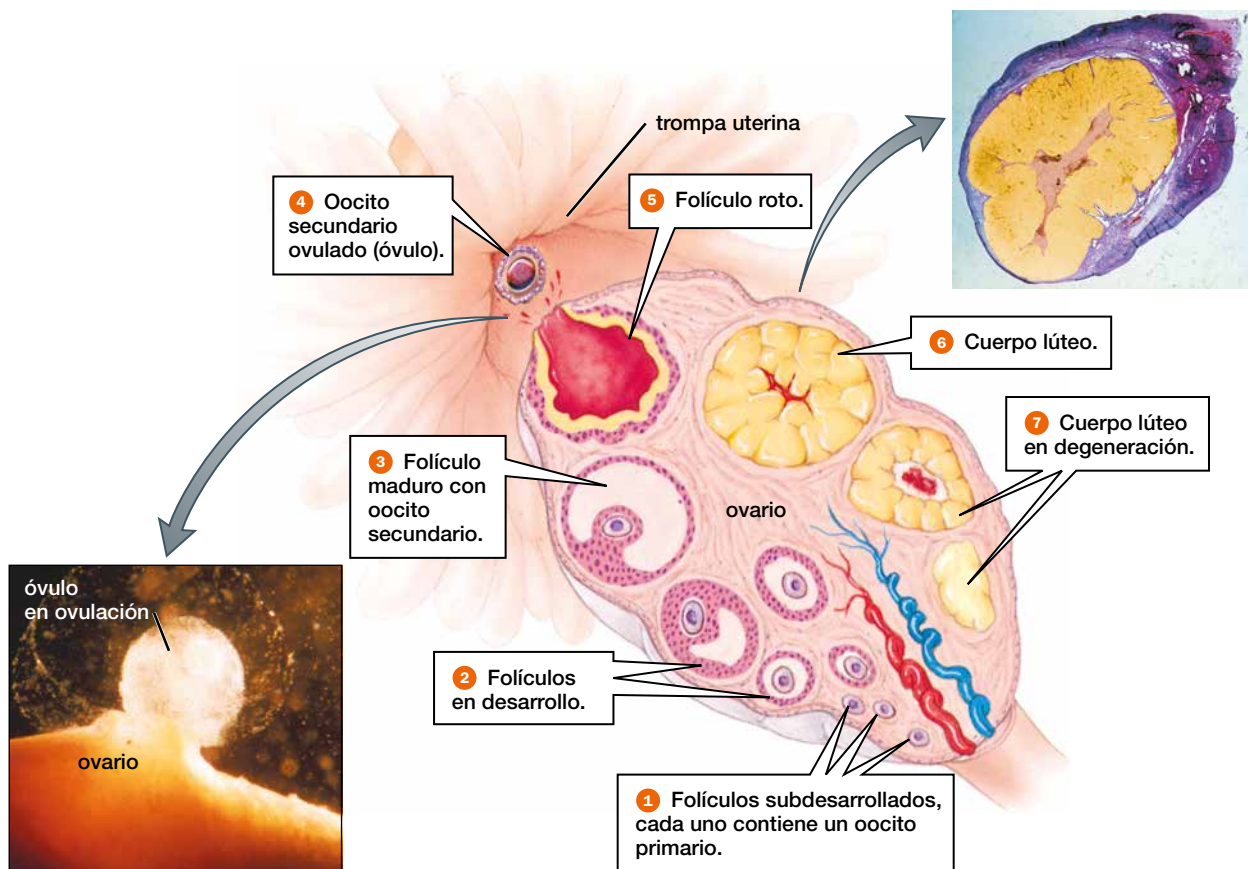




◀ **FIGURA 42-15 Oogénesis** Un oogonio se agranda para formar un oocito primario. En la meiosis I, casi todo el citoplasma se incluye en una célula hija, el oocito secundario. La otra célula hija es un pequeño cuerpo polar que contiene cromosomas pero poco citoplasma. En la meiosis II, casi todo el citoplasma del oocito secundario se incluye en el óvulo, y un segundo cuerpo polar pequeño desecha los restantes cromosomas “adicionales”. El primer cuerpo polar también puede experimentar la segunda división meiótica. Con el tiempo, los cuerpos polares degeneran. En los seres humanos, la meiosis II no ocurre a menos que un espermatozoide penetre el óvulo.

también provoca la ovulación, conforme el folículo sale a través de la superficie del ovario, lo que libera su oocito secundario ④. El oocito secundario no experimentará meiosis II a menos que sea fecundado. Por conveniencia, al oocito secundario ovulado se le denominará óvulo.

Algunas de las células de folículo accesorias dejan el ovario con el óvulo, pero la mayoría permanecen en el ovario ⑤, donde se agrandan y forman una glándula temporal llamada **cuerpo lúteo** ⑥. El cuerpo lúteo secreta tanto estrógeno como una segunda hormona llamada **progesterona**. La combinación de estrógeno y progesterona inhibe mayor liberación de GnRH, LH y FSH, lo que en consecuencia evita el desarrollo de más folículos. Si el óvulo no se fecunda, el cuerpo lúteo degenerará en cuestión de días ⑦.



▲ **FIGURA 42-16 Desarrollo de folículo** Por conveniencia, este diagrama muestra todas las etapas del desarrollo de folículo a lo largo de un ciclo menstrual completo, en el sentido de las manecillas del reloj a partir de abajo a la derecha. En un ovario real, todas las etapas no se presentarían al mismo tiempo, y el folículo no encerraría al ovario conforme se desarrolla.

CON MÁS DETALLE | Control hormonal del ciclo menstrual

La duración promedio del ciclo menstrual es de alrededor de 28 días, aunque muchas mujeres tienen ciclos tan cortos como 21 días, o tan largos como 35. (Para las descripciones que siguen se usará un ciclo de 28 días.) El comienzo de la menstruación se designa como día 1 de un nuevo ciclo porque la menstruación se observa fácilmente. Sin embargo, los eventos hormonales que impulsan el ciclo nuevo comienzan uno o dos días antes.

El ciclo menstrual consta de dos ciclos relacionados: el ciclo ovárico y el ciclo uterino.

El ciclo ovárico

En el ciclo ovárico, las interacciones de las hormonas producidas por el hipotálamo, la hipófisis anterior y los ovarios impulsan el desarrollo de folículos, la maduración de oocitos y la producción del cuerpo lúteo (**FIG. E42-1a**).

El ciclo ovárico comienza cuando el hipotálamo de manera espontánea libera GnRH (panel superior **1**). GnRH estimula la liberación de FSH (línea azul) y LH (línea roja) por parte de la hipófisis anterior (segundo panel **2**). FSH estimula el desarrollo de folículos dentro de cada ovario (tercer panel **3**). En los folículos en desarrollo, las células pequeñas que rodean el oocito secretan estrógeno (línea morada, cuarto panel **4**). Bajo las influencias combinadas de FSH, LH

y estrógeno, los folículos siguen creciendo. Los folículos en maduración secretan cantidades crecientes de estrógeno. El estrógeno promueve el desarrollo continuo de uno de los folículos y del oocito primario dentro de él. El estrógeno también estimula al hipotálamo a liberar más GnRH (panel superior **5**).

El aumento de GnRH estimula una explosión de LH y FSH en los días 13 o 14 del ciclo (segundo panel **6**). La alta concentración resultante de LH tiene tres consecuencias importantes. Primera: dispara la reanudación de la meiosis I en el oocito, lo que produce el oocito secundario y el primer cuerpo polar. Segunda: el aumento de LH provoca la ovulación. Tercera: LH transforma los restos del folículo en el cuerpo lúteo (tercer panel **7**). El cuerpo lúteo secreta tanto estrógeno (línea morada) como progesterona (línea verde; cuarto panel **8**). La combinación de estrógeno y progesterona inhibe la producción de GnRH, lo que reduce la liberación de FSH y LH (primero y segundo paneles **9**) y en consecuencia evita el desarrollo de más folículos. Si el óvulo no se fecunda, el cuerpo lúteo comienza a desintegrarse aproximadamente 10 días después de la ovulación (tercer panel **10**). Esto ocurre porque el cuerpo lúteo no puede sobrevivir sin estimulación de LH. Estrógeno y progesterona secretados por el cuerpo lúteo apagan la producción

de LH por parte de la hipófisis anterior, de modo que el cuerpo lúteo dispara los eventos que provocan su destrucción.

Cuando el cuerpo lúteo se degenera, los niveles de estrógeno y progesterona caen (cuarto panel **11**). Los niveles reducidos de estrógeno y progesterona ya no inhiben el hipotálamo, de modo que la liberación espontánea de GnRH se reanuda (primer panel, de vuelta a **1**). GnRH estimula la liberación de FSH y LH, lo que inicia el desarrollo de un nuevo conjunto de folículos.

El ciclo uterino

En el ciclo uterino, estrógeno y progesterona estimulan el desarrollo del endometrio del útero (**FIG. E42-1b**).

El día 1 de un ciclo menstrual, el útero comienza a desprender el endometrio que se desarrolló durante el ciclo anterior **1**. Pocos días después, el estrógeno, liberado por el folículo en desarrollo, estimula el desarrollo renovado del endometrio **2**. Después de la ovulación, el cuerpo lúteo se desarrolla y libera estrógeno y progesterona, lo que estimula aún más el crecimiento del endometrio **3**. La degeneración del cuerpo lúteo al final del ciclo ovárico provoca una marcada caída en los niveles de estrógeno y progesterona, y el endometrio se desintegra (de vuelta a **1**).

En el “Con más detalle: Control hormonal del ciclo menstrual” se explica cómo las interacciones hormonales entre el hipotálamo, la hipófisis anterior y el ovario impulsan la ovogénesis, el desarrollo de folículo y la ovulación.

Estructuras accesorias incluyen las trompas uterinas, el útero y la vagina

Cada ovario se asienta cerca del extremo abierto de una **trompa uterina** (también llamada oviducto o trompa de Falopio), que conduce desde el ovario hacia el útero. La abertura de la trompa uterina está flanqueada con proyecciones ciliadas, llamadas *fimbrias* (véase la Fig. 42-14). Los cilios crean una corriente que barre al óvulo ovulado hacia la trompa uterina. Ahí, el óvulo puede encontrar espermatozoides y ser fecundado. Los cilios que recubren la trompa uterina transportan el óvulo fecundado por la trompa hacia el **útero**.

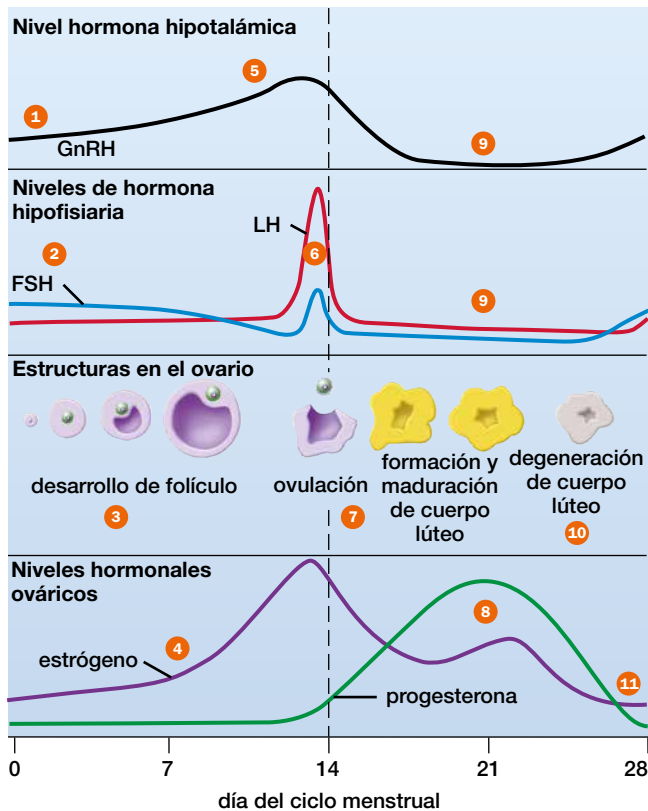
La pared del útero tiene dos capas que corresponden a sus funciones duales de nutrir al embrión en desarrollo y parir un hijo. El recubrimiento interior, o **endometrio**, formará la aportación de la madre a la **placenta**, la estructura que transfiere oxígeno, dióxido de carbono, nutrientes y desechos entre madre y

embrión (véase el Capítulo 43). La pared muscular exterior del útero, llamada **miometrio**, se contrae durante el parto, lo que expulsa al infante fuera del útero.

El extremo inferior del útero está casi cerrado por la **cérvix**, un anillo de tejido conectivo que encierra una pequeña abertura. La cérvix mantiene al bebé en desarrollo en el útero y luego se expande durante el parto, lo que permite el paso del hijo. Más allá de la cérvix está la **vagina**, que se abre al exterior. La vagina funciona como receptáculo para el pene y los espermatozoides durante la copulación, y, después, como canal de parto. El recubrimiento vaginal es ácido, lo que reduce la probabilidad de infecciones.

Los niveles de estrógeno y progesterona regulan el desarrollo del endometrio

Los folículos en desarrollo secretan estrógeno, que estimula al endometrio a volverse más grueso y desarrolla una extensa red de vasos sanguíneos y glándulas que secretan carbohidratos, lípidos y proteínas. Después de la ovulación, el estrógeno y la progesterona liberados por el cuerpo lúteo estimulan aún más el desarrollo del endometrio. Por ende, si un óvulo es fecundado, cuando el embrión en desarrollo llega al útero, encuentra un ambiente



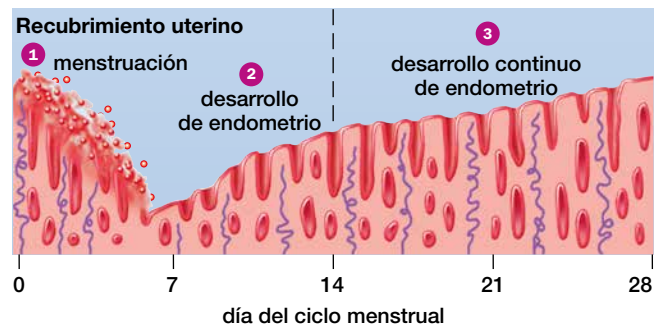
(a) Ciclo ovárico

El control hormonal del ciclo menstrual incluye realimentación tanto positiva como negativa

Las hormonas del ciclo menstrual están reguladas por realimentación tanto positiva como negativa. La primera mitad del ciclo está dominada por realimentación positiva.

FSH y LH estimulan la producción de estrógeno por parte de los folículos. Los altos niveles de estrógeno estimulan entonces el torrente de FSH y LH a mitad del ciclo. Esta realimentación positiva hace que las concentraciones de hormonas alcancen niveles altos. La realimentación negativa domina

◀ **FIGURA E42-1 Control hormonal del ciclo menstrual** El ciclo menstrual consta de dos ciclos relacionados: (a) el ciclo ovárico y (b) el ciclo uterino. Los números en círculos se refieren a los eventos descritos en el texto.



(b) Ciclo uterino

la segunda mitad del ciclo. Estrógeno y progesterona provenientes del cuerpo lúteo inhiben la liberación de GnRH, FSH y LH. Sin LH para mantenerse vivo, el cuerpo lúteo muere, apaga la producción de progesterona y reduce enormemente la producción de estrógeno.

rico para el crecimiento. Sin embargo, si la fecundación no se produce, el cuerpo lúteo se desintegra, los niveles de estrógeno y progesterona caen, y el endometrio agrandado se desintegra. Entonces el útero se contrae (lo que con frecuencia produce los cólicos menstruales) y expulsa el tejido endometrial excesivo, un proceso llamado **menstruación**.

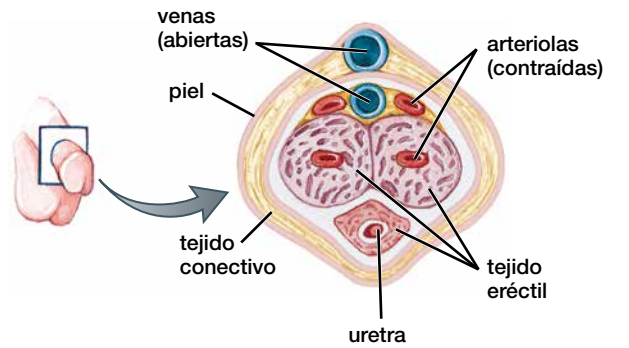
El embrión sostiene su propio embarazo

Si la fecundación no ocurre, la degeneración del cuerpo lúteo termina el ciclo menstrual actual y permite el comienzo de uno nuevo. Sin embargo, si la fecundación ocurre, el embrión comienza a secretar una hormona parecida a LH llamada **gonadotropina coriónica (CG)** poco después de implantarse en el útero. Esta hormona viaja en el torrente sanguíneo hacia el ovario, donde funciona para mantener vivo el cuerpo lúteo. El cuerpo lúteo sigue secretando estrógeno y progesterona durante los primeros meses de embarazo. Estas hormonas continúan estimulando el desarrollo del endometrio, nutren al embrión y sostienen el embarazo. Algo de CG se excreta en la orina de la madre, donde puede detectarse para confirmar el embarazo.

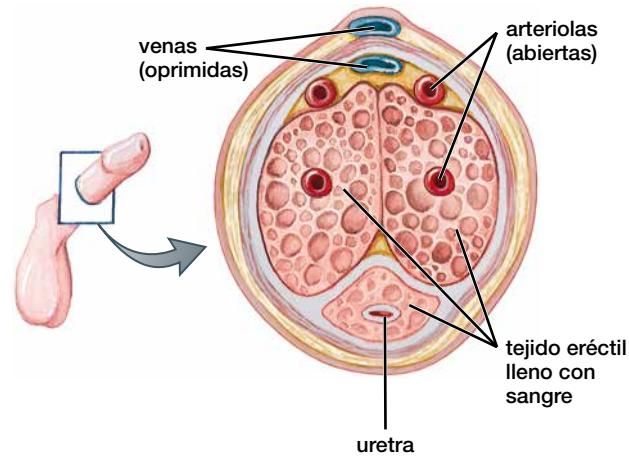
Durante la copulación se depositan espermatozoides en la vagina

El papel del macho en la copulación comienza con la erección del pene. Antes de la erección, el pene está relajado (flácido) porque los músculos lisos que rodean las arteriolas que le suministran sangre están contraídos, lo que permite poco flujo sanguíneo hacia el pene (**FIG. 42-17a**). Bajo estimulación fisiológica y física, señales provenientes del sistema nervioso hacen que estos músculos lisos se relajen. Las arteriolas se dilatan y más sangre fluye en los espacios de tejido dentro del pene. Conforme estos tejidos se hinchan, oprimen las venas que drenan el pene (**FIG. 42-17b**). La sangre llena el pene, lo que produce una erección.

Después de que el pene se inserta en la vagina, los movimientos estimulan aún más los receptores de tacto en el pene, lo que dispara la eyaculación. Los músculos que rodean el epidídimo, los conductos deferentes y la uretra se contraen, lo que fuerza al semen a salir a través del pene hacia la vagina. Una eyaculación típica consta de aproximadamente 2 a 5 mililitros de semen que contiene entre 100 millones y 400 millones de espermatozoides.



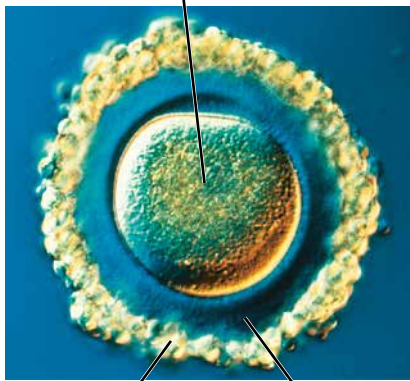
(a) Relajado



(b) Erecto

▲ **FIGURA 42-17 Cambios en el flujo sanguíneo del pene producen la erección (a)** Los músculos lisos que rodean las arteriolas que conducen al pene por lo general están contraídos, lo que limita el flujo de sangre. **(b)** Durante la estimulación sexual, estos músculos se relajan y la sangre fluye hacia los espacios dentro del pene. El pene hinchado oprime las venas a través de las cuales saldría la sangre del pene, lo que aumenta su presión arterial y lo vuelve alargado y firme.

oocito secundario (óvulo)



(a) Oocito secundario ovulado



(b) Espermatozoides rodean un oocito

▲ **FIGURA 42-18 El oocito secundario y la fecundación (a)** Un oocito secundario humano (óvulo) poco después de la ovulación. Los espermatozoides deben digerir su camino a través de la corona radiante y la zona pelúcida para llegar al oocito. **(b)** Espermatozoides rodean al oocito, y atacan la corona radiante y la zona pelúcida.

¿TE HAS PREGUNTADO...

Una hembra puerco espín es fértil sólo durante 8 a 12 horas al año, por lo general en

octubre o noviembre. Ella indica la fertilidad mediante marcas de olor y chillidos. Los machos convergen hacia su ubicación y en ocasiones combaten por la oportunidad de copular. Entonces el ganador realiza un ritual de cortejo, ¡que incluye empapar a su potencial pareja con un rocío de orina a gran velocidad! Si la hembra no está interesada, se sacude la orina y se aleja. Si está lista para aparearse, arquea su cola sobre su espalda y aplana las púas que rodean sus ancas de modo que el macho no se las clave. La pareja copula muchas veces las siguientes horas. El apareamiento de los puerco espines es enormemente exitoso: casi todas las hembras se embarazan cada otoño.

cómo copulan los puerco espines?

En la hembra, la excitación sexual hace que aumenta el flujo de sangre hacia la vagina, hacia pliegues pareados de tejido llamados **labios**, y hacia el **clítoris**, una pequeña estructura justo arriba de la vagina (véase la Fig. 42-14). La estimulación del clítoris y otras estructuras cercanas a la entrada de la vagina pueden resultar en orgasmo. El orgasmo femenino no es necesario para la fecundación, pero las contracciones de la vagina y el útero durante el orgasmo probablemente ayudan a mover los espermatozoides hacia las trompas uterinas.

El contacto íntimo durante la copulación proporciona un ambiente favorable para transmitir organismos patógenos, como se describe en el “Guardián de la salud: Enfermedades sexualmente transmitidas”, en la página 808.

Durante la fecundación, se unen los núcleos del espermatozoide y del óvulo

Durante la copulación, el pene libera espermatozoides en la vagina. Los espermatozoides se mueven a través del cérvix, hacia el útero y al final entran a las trompas uterinas. Los espermatozoides, bajo condiciones ideales, pueden vivir de dos a (raramente) cuatro días dentro del tracto reproductivo femenino, y un óvulo no fecundado permanece viable durante más o menos un día. Por tanto, si la copulación ocurre dentro de un día o dos de la ovulación, el espermatozoide puede encontrar un óvulo en una de las trompas uterinas.

Cuando deja el ovario, el óvulo está rodeado con células de folículo accesorias. Estas células, ahora llamadas **corona radiante**, forman una barrera entre los espermatozoides y el óvulo (**FIG. 42-18a**). Una segunda barrera, la gelatinosa **zona pelúcida** (“área libre”), yace entre la corona radiante y el óvulo. En la trompa uterina, cientos de espermatozoides rodean la corona radiante (**FIG. 42-18b**). Cada espermatozoide libera enzimas de su acrosoma. Estas enzimas debilitan tanto la corona radiante como la zona pelúcida, lo que permite

a los espermatozoides retorcerse a través del óvulo. Si no hay suficientes espermatozoides, no se liberan suficientes enzimas y ninguno de los espermatozoides llegará al óvulo. Acaso uno en 100 mil de los espermatozoides depositados en la vagina llegan a la trompa uterina, y uno en 20 encuentra al óvulo, de modo que sólo algunos cientos se unen para atacar las barreras alrededor del óvulo.

Cuando el primer espermatozoide contacta la superficie del óvulo, las membranas plasmáticas del óvulo y el espermatozoide se fusionan, y la cabeza del espermatozoide entra al citoplasma del óvulo. La entrada del espermatozoide dispara dos cambios cruciales en el óvulo: primero, vesículas cercanas a la superficie del óvulo liberan químicos en la zona pelúcida que la refuerzan y evitan la entrada de espermatozoides adicionales. Segundo: el óvulo experimenta la segunda división de meiosis (véase la Fig. 42-15). La fecundación ocurre conforme los núcleos haploides de espermatozoide y óvulo se fusionan, con lo que forman el núcleo diploide del cigoto.

Los defectos en el sistema reproductivo del macho o la hembra pueden evitar la fecundación. Por ejemplo, una trompa uterina bloqueada puede evitar que los espermatozoides lleguen al óvulo. Un hombre con bajo conteo de espermatozoides (menos de 20 millones de espermatozoides por mililitro de semen) puede no ser capaz de embarazar a una mujer mediante copulación porque muy pocos espermatozoides llegan al óvulo. En la actualidad, muchas parejas que tienen dificultad para concebir un hijo buscan ayuda a través de la inseminación artificial o la fecundación *in vitro* (FIV; véase el “Guardián de la salud: Reproducción de alta tecnología” en la página 806).

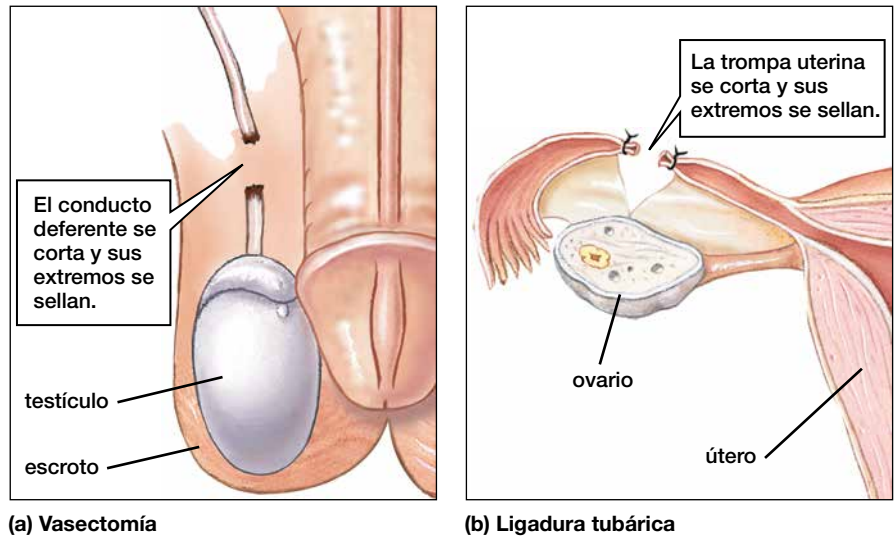
COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los tractos reproductivos masculino y femenino, incluyendo las gónadas y estructuras accesorias, y las funciones de cada estructura?
- explicar cómo interacciones hormonales controlan la reproducción en hombres y mujeres?
- describir espermatogénesis y oogénesis, las ubicaciones y tiempos de estos dos procesos, las características importantes de espermatozoides y óvulos, y cómo ocurre la fecundación?

42.3 ¿CÓMO PUEDEN EVITAR EL EMBARAZO LAS PERSONAS?

Muchas personas quieren tener sexo sin el riesgo de embarazarse. Históricamente, la limitación de la fertilidad no ha sido sencilla. En el pasado, las mujeres en algunas culturas intentaron técnicas inventivas como tragar espuma de la boca de un camello o colocar excremento de cocodrilo en la vagina. Desde la década de 1970 se han desarrollado varias técnicas efectivas para la **anticoncepción** (la prevención del embarazo). Todas las formas de control natal tienen posibles inconvenientes. La elección del método contraceptivo siempre debe hacerse en consulta con un profesional de la salud.



▲ FIGURA 42-19 La esterilización proporciona anticoncepción permanente

La esterilización proporciona anticoncepción permanente

El método anticonceptivo más infalible es la **esterilización**, en la que se bloquean o cortan las rutas a través de las cuales deben viajar los espermatozoides u óvulos (FIG. 42-19). En una vasectomía, los conductos deferentes que salen desde cada testículo se cortan y sus extremos se amarran, engrapan o sellan. La cirugía se realiza bajo anestesia local, por lo general no requiere suturas, y no se sabe de efectos sobre la salud o el desempeño sexual. Los espermatozoides todavía se producen, pero no pueden salir del epidídimo, donde mueren. Leucocitos fagocíticos y las células que constituyen el recubrimiento del epidídimo remueven los desechos.

Una operación un poco más compleja, llamada ligadura tubárica, vuelve infértil a una mujer al engrapar o cortar sus trompas uterinas y amarrar o sellar los extremos cortados. Todavía hay ovulación, pero los espermatozoides no pueden viajar hacia el óvulo, ni el óvulo puede llegar al útero. Un procedimiento alternativo es un implante tubárico. Pequeños resortes se guían a través de la vagina, el cérvix y el útero y se insertan en cada trompa uterina. Los resortes hacen que las trompas uterinas formen tejido cicatrizado que bloquea el paso tanto de los espermatozoides como de los óvulos. Los implantes tubáricos no requieren incisiones y sólo anestesia local.

Si una mujer u hombre esterilizados desean revertir la operación, un cirujano puede intentar reconectar las trompas uterinas o los conductos deferentes. Entre 70 y 90% de las mujeres jóvenes son capaces de embarazarse después de que un cirujano habilidoso y experimentado reconecta sus trompas uterinas. Sin embargo, las tasas de embarazo varían de acuerdo con la edad de la mujer (las mujeres mayores tienen menores tasas de éxito) y el método de la ligadura tubárica original (mayores tasas de éxito ocurren si las trompas uterinas se engrapan en lugar de cortarse o cauterizarse). Los implantes tubáricos no son fácilmente reversibles.

Después de la reversión quirúrgica de una vasectomía, los espermatozoides reaparecen en la eyaculación en 70 a 98% de los casos, dependiendo sobre todo de la habilidad del cirujano. Sin embargo, la tasa de embarazo de las parejas sexuales de los hombres es de sólo 30 a 75%. Mientras más largo sea el intervalo entre la vasectomía y la reconexión, menor será la tasa de embarazo.

Reproducción de alta tecnología

Entre 10 y 15% de las parejas tienen dificultad para concebir un hijo. Para las mujeres que no ovulan con regularidad, los medicamentos de fertilidad (que contienen, o producen la liberación de, FSH y LH) estimulan la ovulación. Sin embargo, los medicamentos de fertilidad con frecuencia producen la liberación de varios óvulos simultáneamente, con el resultado de que la tasa de nacimientos múltiples en Estados Unidos casi se ha duplicado desde 1980. Los nacimientos múltiples son mucho más riesgosos que los individuales, tanto para la madre como para los hijos.

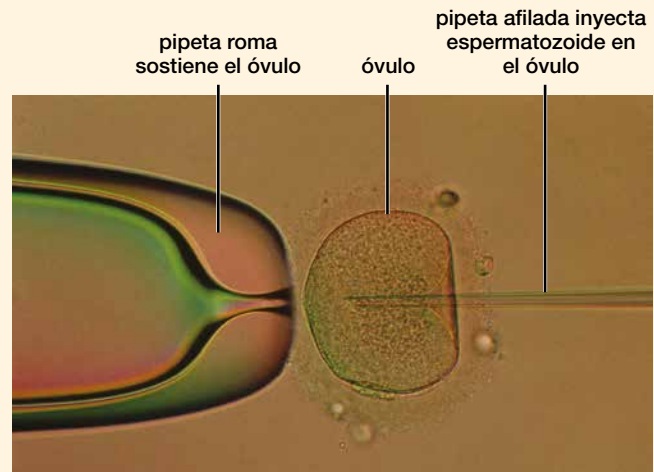
A nivel mundial, alrededor de cinco millones de personas ahora están vivas después de ser concebidas por fecundación *in vitro* (FIV; literalmente “fecundación en vidrio”). La FIV por lo general comienza con la dotación de medicamentos de fertilidad a la mujer, los cuales estimulan el desarrollo de folículo. Cuando los folículos están a punto de ovular, un cirujano inserta una larga aguja en cada folículo maduro y succiona su oocito. Los oocitos se colocan en una caja de Petri con espermatozoides. Después de la fecundación, los cigotos se dividen. Los embriones resultantes pueden cultivarse durante unos tres días, cuando en general alcanzan la etapa de ocho células, o durante cinco días, cuando se convierten en *blastocistos* más avanzados (véase el Capítulo 43). La ventaja de usar embriones de tres días es que pasan menos tiempo en condiciones posiblemente estresantes en el cultivo. Sin embargo, si el laboratorio de FIV es competente en el cultivo de embriones y de manera rutinaria produce blastocistos sanos, entonces con frecuencia se prefieren los blastocistos, porque ésta es la etapa en la que un embrión usualmente llegaría al útero después de la fecundación natural, de modo que la implantación tiene más probabilidad de ser exitosa.

Para transferir los embriones al útero, los embriones se succionan con cuidado en un tubo y se expulsan en el útero. Para las mujeres jóvenes, por lo general se transfieren sólo uno o dos embriones. En las mujeres con más de 40 años de edad, quienes con frecuencia tienen dificultad para llevar un bebé a término, pueden transferirse hasta cuatro embriones. Trasplantar más de un embrión aumenta la tasa de éxito, pero también incrementa la probabilidad de nacimientos múltiples. Los embriones que no se implantan de inmediato pueden congelarse para uso posterior.

En Estados Unidos, la FIV cuesta aproximadamente de 10 mil a 15 mil dólares por intento. En las mujeres jóvenes, la FIV tiene una tasa de nacimiento vivo promedio de aproximadamente 40%, de modo que el costo promedio de un nacimiento exitoso vía FIV es de 25 mil a 50 mil dólares. La tasa de nacimientos vivos es mucho menor para las mujeres con más de 35 años de edad, y cae hasta por abajo de 15% para mujeres con más de 40 años de edad. Por tanto, el costo probable para un nacimiento exitoso es mucho mayor para las mujeres mayores.

Incluso los hombres cuyos espermatozoides son incapaces de nadar o de fecundación normal pueden convertirse en padres a través de inyección intracitoplasmática de esperma (ICSI). En la ICSI, espermatozoides inmaduros se extraen de los testículos y, a través de una delgada pipeta afilada, se inyectan directo en el citoplasma de un óvulo (**FIG. E42-2**). La tasa de nacimientos vivos para FIV usando ICSI es casi la misma que para los óvulos fecundados con espermatozoides en una Petri.

Con la tecnología de clasificación de espermatozoides, los progenitores incluso pueden cambiar las posibilidades de tener un varón o una mujer. Esto puede ser médicamente importante si los progenitores son portadores de trastornos ligados al sexo, pero algunos progenitores sólo buscan equilibrar el sexo de sus hijos. La metodología de clasificación de espermatozoides, con base en la diferencia en la cantidad de ADN en el espermatozoide que porta X



▲ **FIGURA E42-2 Inyección intracitoplasmática de esperma** Un óvulo se mantiene en su lugar sobre la punta de una pipeta de vidrio lisa. Una pipeta mucho más pequeña y afilada inyecta un solo espermatozoide directo en el citoplasma del óvulo.

(más) frente al espermatozoide que porta Y (menos), proporciona una separación de entre 80 y 90%. Los espermatozoides clasificados pueden usarse o para inseminación artificial o para fecundación *in vitro*. La clasificación de espermatozoides ahora está en ensayos clínicos en Estados Unidos; en algunos otros países, ya está disponible en clínicas especializadas de FIV. Para absoluta certeza sexual durante la FIV, el sexo de un embrión puede determinarse antes de la implantación con 100% de precisión mediante la remoción cuidadosa de una de las células y el análisis de su cariotipo.

Por último, ahora es posible producir niños con tres “padres”: un padre nuclear, una madre nuclear y una madre mitocondrial. ¿Por qué alguien haría eso? Aproximadamente uno en 2 mil a 5 mil niños nacen con mitocondrias defectuosas. En casos graves, los defectos pueden provocar daño nervioso o muscular, ceguera o falla cardíaca. En los mamíferos, los espermatozoides no proporcionan mitocondrias a un óvulo fecundado: todas las mitocondrias ya estaban presentes en el oocito no fecundado. Con la FIV de tres progenitores, incluso una potencial madre que tenga mitocondrias defectuosas podría tener hijos sanos. El núcleo se removería de un óvulo donador no fecundado, obtenido de una mujer con mitocondrias normales. Después, un núcleo de un embrión producido a través de FIV se inyectaría en el óvulo donador. La célula resultante tendría ADN nuclear de la madre y el padre FIV, y mitocondrias de la donadora del óvulo. Puesto que las mitocondrias contienen algo de ADN, el hijo tendría tres progenitores genéticos.

CONSIDERA ESTO En 2015, el Parlamento Británico votó para aprobar la FIV de tres progenitores. ¿Estás de acuerdo con esta decisión? En 2015, científicos chinos reportaron investigación dirigida a corregir genes defectuosos en el ADN nuclear. ¿Debería permitirse esto? ¿La prevención de la enfermedad y la discapacidad en los niños es justificación suficiente para cambiar la constitución genética de un ser humano? ¿Y qué hay de los niños “de diseño” cuyo ADN puede cambiarse sólo para producir un tipo corporal de atleta o supermodelo?

TABLA 42-3 Métodos de anticoncepción temporal

Método	Descripción	Tasa de embarazo anual ¹	Protección contra ITS
Ninguno	Cópula frecuente sin anticoncepción	Aproximadamente 95% para mujeres con menos de 25 años de edad, que declina a alrededor de 45% hacia los 40 años de edad	Ninguna
Abstinencia	Ninguna actividad sexual	0%	Excelente
Píldora de control natal	Píldora que contiene o estrógeno y progesterona sintéticas (píldora de combinación) o sólo progesterona (minipíldora); se toma diariamente	0.3 a 8%	Ninguna
Anillo vaginal	Anillo de plástico flexible que contiene estrógeno y progesterona sintéticas, insertado en la vagina alrededor del cérvix; se sustituye cada cuatro semanas	0.3 a 8%	Ninguna
Parche anticonceptivo	Parche de piel que contiene estrógeno y progesterona sintéticas; se sustituye cada semana	0.3 a 8% ²	Ninguna
Inyección de control natal	Inyección de progesterona sintética que bloquea la ovulación; se repite a intervalos de tres meses	0.3 a 3%	Ninguna
Implante anticonceptivo	Pequeña barra plástica que contiene progesterona sintética que bloquea la ovulación; se sustituye cada tres años	0.1%	Ninguna
Anticoncepción de emergencia (píldora del "día siguiente")	Dosis concentrada de las hormonas en las píldoras de control natal, que por lo general se toma dentro de las 72 horas posteriores a la cópula sin protección	5 a 15% (menos efectivo mientras más tarde se tome la píldora después de la cópula) ³	Ninguna
Condón (hombre)	Vaina de látex o poliuretano delgado que se coloca sobre el pene justo antes de la cópula, lo que evita que los espermatozoides entren a la vagina; más efectivo cuando se usa en conjunción con espermicida	2 a 15%	Buena
Condón (mujer)	Saco de poliuretano lubricado insertado en la vagina justo antes de la cópula, lo que evita que los espermatozoides entren al cérvix; más efectivo cuando se usa en conjunción con espermicida	5 a 21%	Buena (probablemente la misma que un condón masculino)
Esponja	Esponja desechable en forma de domo que contiene espermicida, insertada en la vagina hasta 24 horas antes de la cópula	9 a 20% (la tasa de falla se duplica para las mujeres que han parido)	Pobre
Diafragma o capuchón cervical	Barrera de caucho con forma de domo, reutilizable y flexible; dentro del domo se coloca espermicida y el diafragma (más grande) o el capuchón (más pequeño) se ajustan sobre el cérvix justo antes de la cópula	6 a 14% (la tasa de falla para el capuchón cervical es mayor para las mujeres que han parido)	Pobre
Espermicida	Justo antes de la cópula se coloca en la vagina espuma que mata espermatozoides, lo que forma una barrera química ante los espermatozoides	18 a 29%	Tal vez ninguna
DIU (dispositivo intrauterino)	Pequeño dispositivo plástico tratado con hormonas o cobre que se inserta a través del cérvix en el útero; se sustituye cada cinco a 10 años	0.2 a 0.9%	Ninguna
Monitorización de la fertilidad	Medición del tiempo desde la última menstruación, o los cambios en temperatura corporal y moco cervical, para estimar el tiempo de ovulación de modo que la cópula pueda evitarse durante el periodo fértil	1 a 24% (rara vez se realiza de manera correcta)	Ninguna

¹El porcentaje de mujeres que se embarazan por año. Los números inferiores representan la tasa de embarazo con uso contraceptivo consistente y correcto; los números más altos representan la tasa de embarazo con uso más típico que no siempre es consistente o correcto. Es probable que muchas mujeres no reporten uso incorrecto, de modo que las tasas de falla reales con uso correcto pueden ser menores.

²Los parches y las píldoras de control natal son más o menos igualmente efectivas; sin embargo, el parche tiene más probabilidad de usarse de manera adecuada. El parche es menos efectivo en mujeres que pesan más de 90 kg.

³El porcentaje probable de mujeres que quedarán embarazadas después de un solo episodio de cópula sin protección. Algunos contraceptivos de emergencia son menos efectivos en mujeres que pesan más de 75 kg.

En muchos casos, un hombre vasectomizado gradualmente desarrollará una respuesta inmunitaria contra sus espermatozoides, de modo que incluso si la vasectomía se revierte con éxito, puede eyacular espermatozoides dañados que no puedan llegar o fecundar un óvulo.

Los métodos temporales de control de la natalidad son fácilmente reversibles

Los métodos temporales de control natal evitan el embarazo en el futuro inmediato, mientras dejan abierta la opción de embarazos posteriores. Los métodos de control natal temporales usan uno o más de tres mecanismos principales: (1) evitan la ovulación,

(2) evitan la reunión de espermatozoides y óvulos, y, menos usualmente, (3) evitan la implantación en el útero (**TABLA 42-3**). Observa que los métodos de control natal no proporcionan protección contra las infecciones de transmisión sexual (ITS) a menos que eviten el contacto físico entre el pene y la vagina. Desde luego, la abstinencia completa evita que espermatozoide y óvulo se encuentren y también ofrece protección total contra el embarazo y las ITS.

Hormonas sintéticas evitan el embarazo mediante múltiples mecanismos

Las píldoras de control natal de combinación contienen versiones sintéticas de estrógeno y progesterona. Como has aprendido



Infecciones de transmisión sexual

Las **infecciones de transmisión sexual (ITS)** son producidas por bacterias, virus, protistas o artrópodos que infectan los órganos sexuales y el tracto reproductivo. Como su nombre implica, se transmiten principalmente a través de contacto sexual.

Infecciones bacterianas

Los Centros para el Control y la Prevención de Enfermedades (CDC) de Estados Unidos estiman que existen alrededor de 800 mil nuevos casos de **gonorrea** cada año en Estados Unidos. La bacteria de la gonorrea penetra las membranas que recubren uretra, ano, cérvix, útero, trompas uterinas y garganta. Los hombres infectados pueden experimentar micción dolorosa y flujo de pus del pene. Los síntomas femeninos incluyen flujo vaginal y micción dolorosa, pero los síntomas por lo general son menos graves que en los hombres. Las infecciones por gonorrea también pueden generar una acumulación de tejido cicatrizado en las trompas uterinas, lo que resulta en infertilidad. Muchos individuos infectados experimentan pocos o ningún síntoma, de modo que pueden no darse cuenta de que tienen la enfermedad y buscar tratamiento. Por tanto, pueden seguir infectando a sus parejas sexuales. Aunque la gonorrea puede curarse con los antibióticos correctos, muchas cepas de gonorrea evolucionaron resistencia a los antibióticos comunes. La bacteria de gonorrea también puede atacar los ojos de los infantes nacidos de madres infectadas.

En Estados Unidos, cada año ocurren alrededor de 55 mil nuevos casos de **sífilis**. La bacteria de sífilis penetra las membranas mucosas de los genitales, labios, ano o mamas. Comienza con una inflamación en el sitio de la infección, en ocasiones seguida por un exantema, con frecuencia en un sitio totalmente diferente en el cuerpo. Si no se trata, la bacteria se disemina y daña muchos órganos, incluidos piel, riñones, corazón y cerebro, en ocasiones con resultados mortales. La sífilis se cura de manera fácil con antibióticos, incluidos penicilina y tetraciclina, pero muchas personas en las primeras etapas de la sífilis tienen síntomas leves y no buscan tratamiento. La sífilis puede transmitirse al embrión durante el embarazo. Algunos infantes infectados mueren en el útero o poco después del parto; otros sufren daño en piel, dientes, huesos, hígado y el sistema nervioso central.

La **clamidia** es la ITS bacteriana más común: los CDC estiman que existen alrededor de 2.9 millones de nuevas infecciones en Estados Unidos cada año. Clamidia produce inflamación de la uretra en los hombres y de la uretra y el cérvix en las mujeres. En muchos casos, no hay síntomas obvios, de modo que la infección pasa sin tratamiento y la bacteria puede transmitirse a parejas sexuales. Una infección por clamidia puede bloquear las trompas uterinas, lo que resulta en esterilidad. La clamidia puede producir inflamación ocular en infantes nacidos de madres infectadas y es una causa principal de ceguera en los países en desarrollo. La clamidia se cura fácilmente con antibióticos como doxiciclina o azitromicina.

Infecciones virales

El **síndrome de inmunodeficiencia adquirida, o sida**, es causado por el virus de inmunodeficiencia humana (VIH; véase el Capítulo 37). A nivel mundial, cada año alrededor de dos millones de personas se infectan con VIH y 1.2 millones de personas mueran de sida. En Estados Unidos, el VIH genera alrededor de 50 mil nuevas infecciones y 13 mil muertes cada año. Como su nombre implica, el sida debilita el sistema inmunitario. Cuando se infecta por primera vez con VIH, la mayoría de las personas tienen o síntomas leves parecidos a influenza o ningún síntoma. Más tarde, conforme el sistema inmunitario sigue deteriorándose, el VIH produce una gran variedad de síntomas, incluida una susceptibilidad mucho mayor hacia otras enfermedades, en ocasiones raras, y a ciertos tipos de cáncer. El VIH se disemina sobre todo mediante actividad sexual, sangre y agujas contaminadas, y de madre a recién nacido. No hay cura para el sida, pero combinaciones de medicamentos pueden mantener la enfermedad bajo control durante muchos años.

El **herpes genital** es extremadamente común; los CDC estiman que 16% de los adultos estadounidenses, más de 24 millones de personas, tienen herpes genital. El herpes genital puede producir vesículas dolorosas en los genitales y la piel circundante y se transmite principalmente cuando las vesículas están presentes. Aun cuando las vesículas hayan sanado, el virus de herpes permanece en el cuerpo y brota de manera impredecible, posiblemente en respuesta al estrés. Los medicamentos antivirales reducen la

antes en este capítulo, el desarrollo de folículo se estimula mediante FSH, y la ovulación se dispara mediante un torrente de LH a medio ciclo. El estrógeno en las píldoras de control natal evita la liberación de FSH, de modo que los folículos no se desarrollan. Incluso si uno se desarrollara, la progesterona en la píldora suprimiría el torrente de LH necesario para la ovulación. La progesterona también engruesa el moco cervical, lo que hace que el espermatozoide tenga más dificultad para moverse de la vagina hacia el útero. Las minipíldoras, que contienen variedades sintéticas de progesterona y no estrógeno, inhiben la ovulación entre 60 a 97% de los ciclos menstruales, dependiendo del tipo de progesterona sintética y de la dosis. Quizá las minipíldoras funcionan sobre todo al engrosar el moco cervical de modo que los espermatozoides no puedan dejar la vagina y llegar al óvulo. Tanto las píldoras de combinación como las minipíldoras también alteran el recubrimiento uterino, de modo que en los raros casos que ocurre la fecundación, el embrión no es capaz de implantarse en el endometrio.

Como se describe en la Tabla 42-3, también hay disponibles parches, anillos, inyecciones e implantes anticonceptivos que contienen estrógeno y progesterona. Estos dispositivos por lo general son efectivos durante algunas semanas y hasta algunos años.

La anticoncepción de emergencia, conocida como píldora “del día siguiente”, contiene o una alta dosis de progesterona sintética, o un químico que interactúa con receptores de progesterona. Ambos tipos de píldoras actúan principalmente al evitar la ovulación o demorarla el tiempo suficiente para que cualquier espermatozoide en el tracto reproductivo de una mujer muera antes de que ocurra la ovulación.

Los métodos de barrera evitan que los espermatozoides lleguen a un óvulo

Los métodos de barrera incluyen condones masculino y femenino, capuchones cervicales, diafragmas, esponjas vaginales y espermicidas (químicos que matan espermatozoides). Un condón femenino recubre por completo la vagina; un condón masculino

severidad de las epidemias, pero no hay cura. Una mujer embarazada con síntomas activos puede transmitir el virus a su embrión en desarrollo, en casos muy raros produciendo discapacidad mental o física o muerte uterina. El herpes también puede transmitirse a bebés durante el parto.

El **virus del papiloma humano (VPH) (FIG. E42-3a)** infecta a la mayoría de las personas sexualmente activas en algún momento de su vida; en cualquier momento dado, alrededor de 80 millones de estadounidenses tienen VPH. La mayoría no experimentan síntomas y nunca saben que fueron infectados. Sin embargo, en ocasiones el virus produce verrugas en labios, vagina, cérvix o ano en las mujeres, y en pene, escroto o ingle en los hombres. Ciertas cepas de VPH producen la mayoría de, y posiblemente todos, los casos de cáncer cervical, que mata a más de 4 mil mujeres cada año en Estados Unidos. Ahora están disponibles dos vacunas que evitan las infecciones con las formas causantes de cáncer más comunes de VPH. Los CDC recomiendan la vacuna contra VPH para hombres y mujeres, de preferencia antes de volverse sexualmente activos. Las vacunas de VPH no pueden curar las infecciones existentes.

Infecciones por protistas y artrópodos

La **tricomoniasis** es causada por un protista que coloniza las membranas mucosas que recubren el tracto urinario y los genitales tanto de hombres como de mujeres. Los CDC estiman que aproximadamente 3.7 millones de estadounidenses tienen tricomoniasis. Los síntomas pueden incluir comezón o sensaciones de ardor y, en ocasiones, flujo del pene o la vagina. Sin embargo, la mayoría de las personas no tienen síntoma alguno, de modo que no se tratan y pueden transmitir la enfermedad a sus parejas sexuales. Las infecciones prolongadas producen esterilidad. La tricomoniasis puede curarse con antibióticos orales como metronidazol.

Los **piojos públicos** son pequeños insectos que viven y ponen sus huevos en el vello púbico (**FIG. E42-3b**). Sus piezas bucales están adaptadas para penetrar la piel y succionar sangre y fluidos corporales, un proceso que produce mucha comezón. Aunque los piojos públicos tal vez no transmiten enfermedades de manera directa, infecciones bacterianas ocurren con frecuencia cuando las personas se rascan las mordidas que pican. Unos tres millo-



(a) Virus del papiloma humano (b) Piojo público

▲ FIGURA E42-3 Agentes de enfermedades de transmisión sexual

(a) El ADN de algunas cepas del virus del papiloma humano se inserta en cromosomas de células del cérvix. Las proteínas sintetizadas a partir de las instrucciones en el ADN viral pueden promover la división celular incontrolada, lo que produce cáncer. (b) A los piojos públicos se les llama “cangrejos” debido a su forma y las pequeñas garras en los extremos de sus patas, que usan para colgarse del vello púbico.

nes de personas en Estados Unidos contraen piojos públicos cada año. Para matar los piojos se usan insecticidas tópicos, como permetrina.

EVALÚA LO SIGUIENTE Imagina que eres un médico cuyos pacientes en ocasiones preguntan acerca de control natal. Proporciona un método anticonceptivo para cada uno de los siguientes pacientes y explica por qué sería adecuado: pareja A, hombre y mujer que copulan con regularidad pero no quieren tener hijos nunca; pareja B, hombre y mujer que copulan regularmente y quieren tener hijos algún día, y la persona C, mujer sola que en ocasiones tiene cópulas con hombres solos y no quiere embarazarse. Asegúrate de incluir el nivel de protección contra ITS que es probable necesite cada persona.

cubre el pene. Por tanto, ambos tipos de condón evitan que los espermatozoides tengan contacto con la vagina. Puesto que el pene no toca directo la vagina, ambos tipos también ofrecen muy buena protección contra la diseminación de las ITS.

Otros métodos de barrera proporcionan poca o ninguna protección contra las ITS. El diafragma y el capuchón cervical cubren el cérvix, y evitan que los espermatozoides salgan de la vagina y entren al útero. Una esponja vaginal está empapada con espermicida y mata los espermatozoides antes de que puedan salir de la vagina. Todos los dispositivos de barrera son más efectivos cuando se combinan con un espermicida, como protección adicional en caso de que las barreras se rompan.

Los dispositivos intrauterinos pueden funcionar durante varios años

Existen dos formas comunes de dispositivo intrauterino (DIU). Un DIU de cobre tiene alambre de cobre enrollado alrededor de una “T” de plástico. Un DIU hormonal contiene progesterona

sintética en lugar del enrollado de cobre. La acción primaria de ambos tipos de DIU es evitar la fecundación al interferir con la motilidad o sobrevivencia de los espermatozoides y al engrosar el moco cervical de modo que los espermatozoides no puedan entrar a las trompas uterinas. Ambos también alteran el recubrimiento uterino, lo cual reduce la probabilidad de implantación de un embrión, en caso de que ocurra fecundación. Un DIU se inserta a través del cérvix en el útero, donde en general permanece en su lugar durante varios años. Los DIU son enormemente efectivos (menos de 1% de tasa de embarazo) y no requieren alguna otra acción para evitar el embarazo. La mayoría de las mujeres pueden embarazarse poco después de remover un DIU.

Otros métodos anticonceptivos por lo general son menos confiables

En principio, la abstinencia de la cópula durante el periodo ovulatorio del ciclo menstrual puede ser muy efectiva para evitar embarazos. En la práctica, los métodos anticonceptivos con base

en la monitorización de la fertilidad tienden a ser relativamente poco confiables porque es difícil predecir con exactitud la ovulación. Además, los espermatozoides pueden sobrevivir algunos días en el tracto reproductivo femenino, de modo que la cópula debe evitarse durante varios días antes de la ovulación. En el método de calendario (antes llamado método del ritmo), una mujer mantiene el registro de cuándo menstrúa y calcula cuándo debería ocurrir su siguiente ovulación. Por desgracia, en muchas mujeres la duración del ciclo menstrual varía un poco de mes a mes. El método de calendario puede mejorarse un poco al seguir la huella de la temperatura corporal, que se eleva ligeramente alrededor del momento de ovulación, y la monitorización de la cantidad y textura del moco cervical, que aumenta en volumen y se vuelve húmedo y resbaloso justo antes de la ovulación.

Los métodos enormemente inseguros incluyen la retirada (sacar el pene de la vagina antes de la eyaculación) y las duchas (intentar lavar los espermatozoides fuera de la vagina antes de que hayan entrado al útero).

Los métodos de control natal masculinos están en desarrollo

Quizá hayas notado que la mayoría de las técnicas de control natal están diseñados para uso de las mujeres. Tal vez existan tres razones principales para esto. Primera: las mujeres, no los hombres, son quienes se embarazan, tienen los riesgos sanitarios del embarazo y el parto, y por lo general tienen un papel mayor en el cuidado de los hijos que los hombres. Segunda: es relativamente simple diseñar métodos de control natal del tipo “úselo y olvídense de él”

para mujeres, incluidas píldoras de control natal y dispositivos intrauterinos, que no interfieren con el deseo o el desempeño sexual. Ha resultado ser mucho más difícil diseñar métodos similares para hombres. Tercera: las encuestas de opinión muestran que una cantidad significativa de hombres, con frecuencia más de 25%, afirman que nunca usarían métodos hormonales de control natal, incluso si se les asegura que las hormonas no interferirían con su desempeño sexual u otras características sexuales secundarias.

No obstante, los investigadores trabajan en la anticoncepción masculina. Una de las opciones bajo investigación es inyectar tapones en los conductos deferentes; los tapones bloquean el movimiento de los espermatozoides de los testículos a la uretra. Otras opciones incluyen medicamentos, por lo general administrados mediante inyecciones, que bloquean la acción de GnRH, FSH o LH, lo que en consecuencia evita la producción de espermatozoides. Estos medicamentos necesitarían complementarse con inyecciones de testosterona, porque se inhibiría la producción de testosterona por parte de los testículos (véase la Fig. 42-13). Los medicamentos no hormonales que selectivamente alteran la diferenciación de espermatozoides han mostrado éxito en ensayos animales, pero éstos tal vez estén a años de distancia para su uso humano.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los principales métodos de anticoncepción, sus mecanismos de acción y su efectividad?

ESTUDIO DE CASO / OTRO VISTAZO

Criar a un rinoceronte

Ya sea que se use inseminación artificial o una forma natural, la reproducción de rinocerontes es más exitosa cuando a tiempo pueden transferir el espermatozoide para coincidir con la ovulación. La forma más segura de lograr esta sincronía es inducir la ovulación de la hembra cuando está listo un rinoceronte macho o una muestra de esperma. Como aprendiste, la ovulación en los mamíferos es estimulada por un torrente de LH y FSH, que a su vez es estimulada por un torrente de GnRH. La ovulación en los rinocerontes hembras puede inducirse al inyectar a las hembras con una versión sintética de GnRH.

El siguiente paso depende de cómo se fecundará la hembra. Para apareamiento normal, los biólogos esperan hasta que la hembra muestre signos de interés en el apareamiento. Entonces macho y hembra se alojan juntos y se observa con cuidado para percibir señales de apareamiento o agresión. Para inseminación artificial, los biólogos usan ultrasonido para comprobar la presencia de folículos maduros. Semen recolectado de un rinoceronte macho se inserta entonces en el útero de la hembra. Para FIV, los biólogos extraen óvulos maduros del ovario de la hembra, y de nuevo usan ultrasonido para guiar sus esfuerzos, mezclar óvulos con espermatozoides, e implantar los embriones resultantes en el útero de la hembra.

Todos estos procedimientos han demostrado ser exitosos. Rinocerontes blancos, negros, de la India y de Sumatra se han reproducido con éxito usando una o más de estas técnicas. Con especies en gran peligro de extinción como los rinocerontes de Sumatra, Java y negro, preservar la diversidad genética es de extrema importancia, lo que significa que a cada macho y hembra se le deba dar la oportunidad de transmitir sus genes mediante la reproducción con rinocerontes de

todo el mundo. La inseminación artificial con el uso de espermatozoides congelados es mucho más segura y menos costosa que el embarque de rinocerontes entre zoológicos. Incluso la inseminación artificial puede ayudar a preservar los genes de rinocerontes machos muertos. Tashi, una hembra de rinoceronte de la India en el zoológico de Buffalo, se inseminó artificialmente con esperma de Jimmy, un rinoceronte macho que murió en el zoológico de Cincinnati unos 10 años atrás. Los espermatozoides de Jimmy se almacenaron todo este tiempo, congelados en nitrógeno líquido. El zoológico de Buffalo llamó Monica a la cría, en honor de la Dra. Monica Stoops del zoológico de Cincinnati, quien realizó la inseminación artificial (véase la fotografía de apertura del capítulo).

Técnicas similares también se han usado con otras especies en peligro. Por ejemplo, en el Smithsonian National Zoo en Washington, D.C., nacieron hurones de pies negros cuyos padres habían muerto casi una década antes. Además del zoológico de Cincinnati, muchas otras instalaciones, incluido el Audubon Nature Institute y el zoológico de San Diego, mantienen “zoológicos congelados”: tanques de almacenamiento de nitrógeno líquido que contienen espermatozoides, muestras de tejido e incluso embriones congelados de especies en peligro.

CONSIDERA ESTO Para los estándares de rinocerontes, los rinocerontes blancos del sur son abundantes: existen más o menos 20 mil de ellos. En contraste, hay menos de 50 rinocerontes de Java y 100 rinocerontes de Sumatra en el mundo. ¿Cómo podrían usarse los rinocerontes blancos para aumentar la reproducción de los rinocerontes de Java y de Sumatra? Describe las ventajas y obstáculos a tus propuestas.

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

42.1 ¿Cómo se reproducen los animales?

Los animales se reproducen o sexual o asexualmente. La reproducción asexual produce descendencia que es genéticamente idéntica al progenitor. En la reproducción sexual, gametos haploides, por lo general de dos progenitores separados, se unen y producen descendencia que es genéticamente diferente de cualquier progenitor.

Durante la reproducción sexual, un gameto masculino (un pequeño espermatozoide móvil) fecunda un gameto femenino (un gran óvulo no móvil). Algunas especies animales son hermafroditas y producen tanto espermatozoides como óvulos, pero la mayoría tienen sexos separados. La fecundación puede ocurrir afuera de los cuerpos de los animales (fecundación externa) o dentro del cuerpo de la hembra (fecundación interna). La fecundación externa debe ocurrir en agua, de modo que los espermatozoides puedan nadar para reunirse con el óvulo. La fecundación interna por lo general ocurre mediante copulación, en la cual el macho deposita espermatozoides directo en el tracto reproductor de la hembra.

42.2 ¿Cuáles son las estructuras y funciones de los sistemas reproductivos humanos?

El sistema reproductivo masculino humano consta de testículos pareados, que producen espermatozoides y testosterona, estructuras accesorias que conducen espermatozoides afuera del cuerpo del hombre hacia el sistema reproductivo de la mujer; y tres conjuntos de glándulas. Las vesículas seminales, la próstata y las glándulas bulbouretrales secretan fluidos que dan energía al espermatozoide, lo activan para nadar y proporcionan el pH adecuado para la sobrevivencia de los espermatozoides. La espermatogénesis y la producción de testosterona se estimulan mediante FSH y LH. La espermatogénesis y la producción de testosterona comienzan en la pubertad y continúan a lo largo de la vida.

El tracto reproductivo femenino consta de ovarios pareados, que producen óvulos y las hormonas estrógeno y progesterona, y estructuras accesorias que conducen espermatozoides hacia el óvulo y reciben al embrión durante el desarrollo prenatal. La oogénesis, la producción de hormonas y el desarrollo del recubrimiento del útero se repiten en un ciclo menstrual mensual. El ciclo está controlado por hormonas provenientes del hipotálamo (GnRH), la hipófisis anterior (FSH y LH) y los ovarios (estrógeno y progesterona). La producción de estrógeno y los óvulos maduros comienzan en la pubertad y dura hasta la menopausia.

Durante la copulación, el macho eyacula semen en la vagina de la hembra. Los espermatozoides nadan a través de la vagina y el útero hacia la trompa uterina, donde usualmente tiene lugar la fecundación. El óvulo no fecundado está rodeado por dos barreras, la corona radiante y la zona pelúcida. Enzimas liberadas desde los acrosomas en las cabezas de los espermatozoides digieren estas capas, lo que permite al espermatozoide llegar al óvulo. Sólo un espermatozoide entra al óvulo y lo fecunda.

42.3 ¿Cómo pueden evitar el embarazo las personas?

La anticoncepción permanente puede lograrse mediante esterilización, por lo general al cortar los conductos deferentes en los hombres (vasectomía) o las trompas uterinas en las mujeres (ligadura tubárica). Las técnicas de anticoncepción temporal incluyen aquellas que evi-

tan la ovulación al entregar estrógeno y progesterona, por ejemplo, píldoras de control natal, anillos vaginales, parches e implantes anticonceptivos, e inyecciones de hormonas. Los anticonceptivos de emergencia demoran o evitan la ovulación. Puede evitarse que los espermatozoides lleguen a un óvulo mediante métodos como el diafragma, el capuchón cervical, la esponja vaginal y el condón, por lo general acompañados con espermicida. Los dispositivos intrauterinos bloquean el movimiento de los espermatozoides y pueden evitar la implantación del embrión temprano. Los métodos de monitorización de la fertilidad, que usualmente tienen una tasa de falla relativamente elevada, requieren abstinencia alrededor del momento de la ovulación. La retirada y las duchas no son confiables.

Términos clave

acrosoma 798	hormona liberadora de gonadotropina (GnRH) 796
anticoncepción 805	hormona luteinizante (LH) 796
célula de Sertoli 797	infección de transmisión sexual (ITS) 808
célula intersticial 797	labio 804
cérvix 802	menstruación 803
ciclo menstrual 800	miometrio 802
cigoto 793	oocito primario 800
clamidia 808	oocito secundario 800
clítoris 804	oogénesis 800
conductos deferentes 798	oogonio 800
conductos seminíferos 797	ovario 794
copulación 795	ovulación 796
corona radiante 804	óvulo 794
cuerpo lúteo 801	partenogénesis 793
cuerpo polar 800	pene 798
desove 794	piojo púbico 809
embrión 794	placenta 802
endometrio 802	progesterona 801
epidídimo 798	próstata 799
escroto 797	pubertad 796
espermátide 798	regeneración 793
espermatozito primario 798	reproducción asexual 793
espermatozito secundario 798	reproducción sexual 793
espermatogénesis 798	semen 799
espermatogonio 797	sífilis 808
espermatozoide 794	síndrome de inmunodeficiencia adquirida (sida) 808
esterilización 805	testículo 794
estrógeno 796	testosterona 796
fecundación 794	tricomoniasis 809
fecundación externa 794	trompa uterina 802
fecundación interna 795	uretra 798
folículo 800	útero 802
fragmentación 793	vagina 802
gemación 793	vesícula seminal 799
glándula bulbouretral 799	virus del papiloma humano (VPH) 809
gónada 793	zona pelúcida 804
gonadotropina coriónica (CG) 803	
gonorrea 808	
hermafrodita 794	
herpes genital 808	
hormona foliculostimulante (FSH) 796	

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- En los seres humanos, los espermatozoides se producen en
 - el espermatóforo.
 - los conductos seminíferos.
 - el epidídimo.
 - la uretra.
- En los seres humanos, la fecundación por lo general ocurre en
 - las fimbrias.
 - la vagina.
 - el útero.
 - las trompas uterinas.
- El cuerpo lúteo
 - produce LH y FSH.
 - produce estrógeno y progesterona.
 - nutre al oocito en desarrollo.
 - forma la corona radiante.
- En un ciclo menstrual que no resulta en embarazo,
 - LH estimula el desarrollo de folículo temprano en el ciclo.
 - GnRH estimula el desarrollo de folículo tarde en el ciclo.
 - la ovulación usualmente ocurre un día o dos antes de la menstruación.
 - la realimentación negativa por parte de estrógeno y progesterona inhibe la secreción de GnRH.
- Las enfermedades de transmisión sexual
 - principalmente son causadas por protistas.
 - con frecuencia, pero no siempre, pueden curarse con antibióticos adecuados.
 - siempre producen síntomas que alertan a la víctima de la enfermedad.
 - pueden transmitirse fácilmente con un beso.

Llena los espacios

- La reproducción de un solo animal, sin necesidad de que espermatozoides fecunden un óvulo, se llama reproducción _____. Un(a) _____ es un nuevo individuo que crece en el cuerpo del adulto y con el tiempo se desprende para volverse independiente. Durante _____, un animal adulto se divide en dos o más piezas, y cada pieza regenera un organismo completo.
- En los mamíferos, la gónada macho se llama _____. Produce tanto espermatozoides como la hormona sexual _____. Dentro de la gónada masculina, la espermatogénesis ocurre dentro de estructuras huecas enrolladas llamadas _____.
- Un espermatozoide consta de tres regiones, la cabeza, la pieza intermedia y la cola. La cabeza contiene muy poco citoplasma y consta principalmente de _____, en donde se encuentran los cromosomas, y un saco de enzimas, _____. Organos en la pieza intermedia, _____, proporcionan energía para el movimiento de la cola.

- Los espermatozoides se almacenan en _____ y _____ hasta la eyaculación, cuando los espermatozoides, mezclados con fluidos de tres glándulas, _____, _____ y _____, fluyen a través de _____ hacia la punta del pene.
- En los mamíferos, la gónada femenina es _____. Produce óvulos y dos hormonas, _____ y _____. Aunque usualmente se le refiere como un "huevo", las hembras de los mamíferos en realidad ovulan una célula llamada _____, que sólo ha completado la meiosis I. La meiosis I también produce una célula mucho más pequeña, _____, que sirve principalmente como una forma para desechar cromosomas. El óvulo es barrido por estructuras ciliadas, llamadas fimbrias, que forman la entrada a _____. Por lo general, la fecundación ocurre en esta estructura. El óvulo fecundado se implanta entonces en _____, donde se desarrollará hasta el nacimiento.
- Los oocitos se desarrollan en una estructura multicelular, el folículo. Después de la ovulación, la mayoría de las células del folículo permanecen en el ovario y forman una glándula endocrina temporal, _____. Esta glándula se desintegra aproximadamente 10 días después de la ovulación a menos que sea estimulada por una hormona, _____, secretada por el embrión en desarrollo.

Preguntas de repaso

- Describe las ventajas y desventajas de la reproducción asexual y de la reproducción sexual. Ofrece tres ejemplos de animales que se involucren en cada tipo de reproducción.
- Compara las estructuras del óvulo y el espermatozoide. ¿Qué modificaciones estructurales tiene el espermatozoide que facilitan el movimiento, el uso de energía y la ganancia de acceso al óvulo?
- ¿Cuál es el papel del cuerpo lúteo en un ciclo menstrual? ¿En el embarazo temprano? ¿Qué determina su supervivencia después de la ovulación?
- Menciona las estructuras, en orden, a través de las cuales pasa un espermatozoide, a partir de los conductos seminíferos de los testículos y terminando en la trompa uterina de la hembra.
- Menciona las tres glándulas accesorias del tracto reproductivo masculino. ¿Cuáles son las funciones de las secreciones que producen?
- Describe las interacciones entre las hormonas secretadas por la hipófisis y los ovarios que produce el ciclo menstrual.
- Describe los principales métodos de anticoncepción, incluidos sus métodos de acción, probables tasas de falla, y protección contra ITS.

Aplicación de conceptos

- Un hipotético medicamento anticonceptivo que bloqueara los receptores para FSH y LH, ¿sería útil para los hombres? ¿Cómo funcionaría? ¿Qué efectos colaterales pudiera tener?



Las salamandras, como este ajolote, pueden regenerar las patas perdidas.

Volver a correr el programa de desarrollo

LOS PLATELMINTOS LO HACEN. Las estrellas de mar lo hacen. En una medida más limitada, pero todavía muy impresionante, lo hacen algunos insectos, cangrejos, cangrejos de río, salamandras, caimanes juveniles y lagartijas.

¿Qué pueden hacer estos animales? Pueden regenerar partes corporales perdidas. Los platelmintos y estrellas de mar incluso pueden regenerar la mayoría de un cuerpo perdido, a partir de una

43

DESARROLLO ANIMAL

ESTUDIO DE CASO

parte bastante pequeña. Corta un platelminto a la mitad, y la porción de la cola puede regenerar una nueva cabeza. Corta los brazos de algunas especies de estrellas de mar y cada brazo puede regenerar un animal completo. Insectos, cangrejos y cangrejos de río pueden regenerar patas y antenas perdidas. Algunas salamandras pueden regenerar sus patas y colas. Caimanes juveniles y algunas especies de lagartijas pueden regenerar sus colas.

La regeneración es mucho más complicada que sanar una herida. En la curación de heridas, algunos tipos de células proliferan y en esencia pegan los extremos de la herida. En los mamíferos adultos, el trabajo por lo general no se hace muy bien, y una cicatriz permanece como recordatorio perenne de la lesión. Para algunas heridas, como el daño a la médula espinal, la curación enlaza las partes rotas y ayuda a restablecer el suministro sanguíneo pero deja una cicatriz que evita la recuperación de alguna función significativa. En contraste, la regeneración es como un volver a correr el programa de desarrollo de la parte corporal perdida. Cuando una salamandra regenera una pata perdida, deben crecer hueso, tendones, vasos sanguíneos, nervios, músculo y piel, todo en los lugares correctos y mutuamente integrado de manera adecuada para restaurar la función de la pata.

La regeneración humana ha sido un sueño de los médicos durante décadas. Si un embrión humano puede hacer crecer una pierna durante el desarrollo, ¿por qué un adulto no puede volver a crecer una pierna para sustituir una perdida por amputación? Para descubrir si la regeneración en los seres humanos puede ser posible, los investigadores biomédicos primero necesitan entender cómo está controlado el desarrollo normal.

DE UN VISTAZO

43.1 ¿Cuáles son los principios del desarrollo animal?

43.2 ¿Cómo difieren los desarrollos directo e indirecto?

43.3 ¿Cómo avanza el desarrollo animal?

43.4 ¿Cómo se controla el desarrollo?

43.5 ¿Cómo se desarrollan los seres humanos?

43.6 ¿El envejecimiento es la etapa final del desarrollo humano?

43.1 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPIOS DEL DESARROLLO ANIMAL?

Desarrollo es el proceso mediante el cual un organismo multicelular crece y aumenta en organización y complejidad. Por lo regular se considera que el desarrollo comienza con un óvulo fecundado y termina con un adulto sexualmente maduro. Tres procesos principales contribuyen al desarrollo. Primero: células individuales se multiplican. Segundo: algunas de sus células hijas se **diferencian**, o especializan en estructura y función, por ejemplo, como células nerviosas o musculares. Tercero: conforme se diferencian, grupos de células se mueven hacia ubicaciones precisas en el cuerpo y se organizan en estructuras multicelulares, como un cerebro o un músculo bíceps.

Todas las células del cuerpo de un animal individual (excepto los gametos) son genéticamente idénticas entre sí y al óvulo fecundado del cual provienen. ¿Cómo células genéticamente idénticas se diferencian en estructuras notablemente diferentes? Como verás, la solución es activar y desactivar conjuntos específicos de genes en diferentes lugares en el cuerpo de un animal, en momentos específicos durante su vida.

El capítulo comenzará con un breve sondeo de las diversas formas en las que se desarrollan diferentes especies animales.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- definir *desarrollo* y describir cómo la división y la diferenciación celulares subyacen al desarrollo animal?

43.2 ¿CÓMO DIFIEREN LOS DESARROLLOS DIRECTO E INDIRECTO?

Los animales experimentan uno de dos tipos de desarrollo conforme avanzan desde el nacimiento hasta la adultez: **desarrollo directo**, en el cual el animal recién nacido se parece al adulto (**FIG. 43-1**), o **desarrollo indirecto**, en el cual el recién nacido tiene una estructura corporal muy diferente de la del adulto (**FIG. 43-2**).

► **FIGURA 43-1 Desarrollo directo** La descendencia de los animales con desarrollo directo se parece mucho a sus progenitores desde el momento de eclosionar o nacer. **(a)** Un caballo de mar macho da a luz. El caballo de mar hembra deposita sus huevos en su saco, donde se desarrollan durante algunas semanas. Contracciones musculares del saco expulsan hasta 200 crías. **(b)** Muchos caracoles terrestres y de agua dulce eclosionan a partir de pequeños huevos ricos en yema. **(c)** Las madres mamífero nutren a sus crías en desarrollo dentro de sus cuerpos antes de nacer y con leche de sus glándulas mamarias después del nacimiento.



(a) Caballos de mar



(b) Caracoles



(c) Osos polares



(a) Oruga (larva)



(b) Mariposa (adulto)

▲ **FIGURA 43-2 Desarrollo indirecto** Las larvas de animales con desarrollo indirecto son muy diferentes de la forma adulta, en estructura, comportamientos y nichos ecológicos. **(a)** Las orugas de mariposas, como la morfo azul que se muestra aquí, se alimentan con hojas, por lo general de un número limitado de especies vegetales huésped. **(b)** El principal alimento de la mayoría de las mariposas adultas es el néctar de las flores. Aunque los adultos de morfo azul beben néctar, prefieren fluidos de frutos en fermentación e incluso cadáveres de animales en descomposición.

Una gran variedad de especies animales, incluidos algunos caracoles, peces y anfibios, y todos los mamíferos y reptiles (incluidas aves), experimentan desarrollo directo. Para los animales de un tamaño adulto dado, los recién nacidos de las especies con desarrollo directo por lo general son bastante grandes, mucho más que la descendencia recién eclosionada de las especies con desarrollo indirecto. Por tanto, necesitan cantidades significativas de nutrientes antes de salir al mundo. Para satisfacer estos requerimientos alimenticios evolucionaron dos estrategias. Las aves

y la mayoría de los otros reptiles, y muchos peces, producen huevos que contienen grandes cantidades de una reserva alimenticia llamada **yema**, que nutre al embrión antes de que eclosionen. Los mamíferos, algunas serpientes y pocos peces tienen relativamente poca yema en sus huevos; en vez de ello, los embriones se nutren dentro del cuerpo de la madre. A pesar del extenso desarrollo en el huevo o en el cuerpo de la madre, las crías de muchos animales con desarrollo directo, como las de aves y mamíferos, requieren cuidado y alimentación adicionales después del nacimiento. Debido a estas demandas tanto antes como después del nacimiento, se producen pocos descendientes. Sin embargo, la costosa inversión paterna ayuda a que una proporción bastante alta de los descendientes sobreviva hasta la adultez.

El desarrollo indirecto ocurre en la mayoría de los anfibios e invertebrados. En estas especies, las hembras por lo general producen grandes cantidades de huevos, cada uno conteniendo una pequeña cantidad de yema. La yema nutre al embrión en desarrollo hasta que eclosiona en una pequeña etapa de alimentación sexualmente inmadura llamada **larva**. Dependiendo de la especie, las larvas pueden comer algas (renacuajos de muchas especies de ranas), plantas (muchas larvas de insectos; véase la Fig. 43-2a), animales muertos (muchos tipos de larvas de mosca) o heces (escarabajos estercoleros). Algunas, como las larvas de libélulas, depredan otros animales. Incluso otras larvas, como las de la mayoría de los invertebrados acuáticos, filtran protistas de estanques, lagos o ambientes marinos. Después de alimentarse durante algunas semanas o varios años, las larvas experimentan una revolución en su forma corporal, conocida como **metamorfosis**, y se convierten en adultos sexualmente maduros.

La mayoría de las larvas no sólo se ven muy diferentes de los adultos de la especie, sino también tienen diferentes papeles en sus ecosistemas. Por ejemplo, la mayoría de las mariposas adultas sorben néctar de las flores, mientras que sus larvas (orugas) comen hojas (véase la Fig. 43-2a). La mayoría de los sapos pasan la mayoría de su vida adulta en tierra, y se alimentan de insectos, gusanos y caracoles; sus larvas renacuajos son acuáticas y por lo general se alimentan con algas.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir los desarrollos directo e indirecto y mencionar algunos grupos animales que tengan cada tipo de desarrollo?

43.3 ¿CÓMO AVANZA EL DESARROLLO ANIMAL?

La mayoría de los mecanismos de desarrollo son similares en todos los animales. Aquí el enfoque se hará sobre el desarrollo vertebrado. Se comenzará por describir el desarrollo en anfibios como ranas, tritones y salamandras. Los anfibios desde hace mucho tiempo han sido sujetos predilectos para el estudio del desarrollo porque se les puede inducir a reproducirse en cualquier momento del año; producen numerosos huevos grandes y embriones, y los embriones se desarrollan en agua, donde pueden observarse con facilidad.

El clivaje del cigoto comienza el desarrollo

El desarrollo comienza cuando un óvulo fecundado, o **cigoto**, experimenta una serie de divisiones celulares mitóticas que de manera colectiva se llama **clivaje** (FIG. 43-3 1). El cigoto es una célula

muy grande; un cigoto de rana, por ejemplo, puede ser un millón de veces mayor que una célula promedio en una rana adulta. Durante el clivaje, existe poco o ningún desarrollo celular entre las divisiones celulares, de modo que conforme el clivaje avanza, el citoplasma disponible se divide en células cada vez más pequeñas, cuyo tamaño se aproxima de manera gradual al de las células en un adulto. Después de algunas divisiones celulares, se forma una bola sólida de células, la **mórula**. Conforme el clivaje continúa, se abre una cavidad dentro de la mórula **2** y las células se convierten en la cubierta exterior de una estructura hueca llamada **blástula**.

Los detalles del clivaje difieren entre las especies y en parte están determinados por la cantidad de yema, porque la yema entorpece la división del citoplasma. En las ranas, las células en la porción de yema del cigoto (la parte inferior pálida del cigoto en Fig. 43-3) se dividen de manera más lenta que las células en la porción casi libre de yema (la parte superior oscura del cigoto), de modo que la mórula tiene células más grandes en la parte inferior que en la parte superior. Los huevos con yemas en extremo grandes, como los de gallina, no pueden dividirse todo el tiempo; en tales casos, el clivaje produce un cúmulo plano de células en la parte superior de la yema. No obstante, siempre se produce una blástula hueca (o su equivalente; véase la Sección 43.5), aunque en las aves y los reptiles que ponen huevos, parece una bolsa aplastada en lugar de una bola.

La gastrulación forma tres capas de tejido

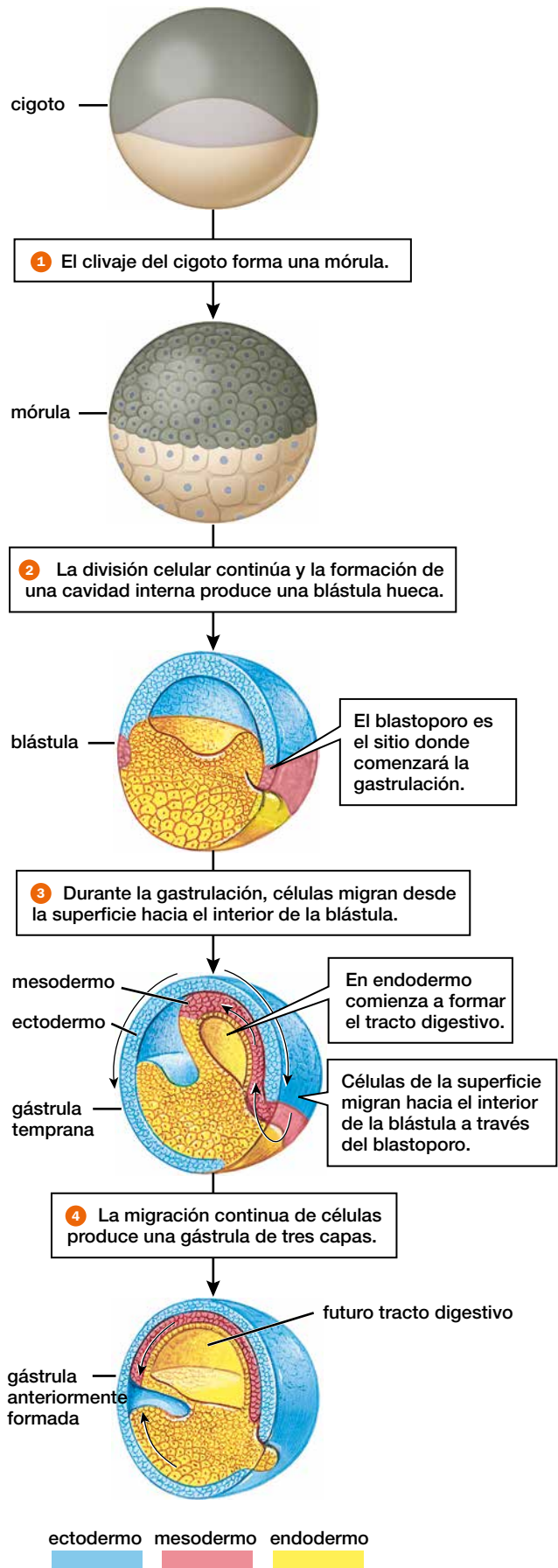
En anfibios y muchos otros animales, la ubicación de las células sobre la superficie de la blástula predicen su destino de desarrollo final en el adulto. En la Figura 43-3 se colorearon estas células azul, amarillo o rosa. Estos colores indican las partes del cuerpo adulto que las células están destinadas a producir.

Las células sobre la superficie de la blástula se mueven hacia sus destinos adecuados durante la **gastrulación** **3** (literalmente, “producción del estómago”). La gastrulación comienza cuando un hoyuelo llamado **blastoporo** se forma en un lado de la blástula. El hoyuelo se agranda y se profundiza cada vez más dentro de la blástula para formar una cavidad que se convertirá en el tracto digestivo.

Las células migratorias con el tiempo forman tres capas de tejido en el embrión, que ahora se llama **gástrula** **4**. Las células que se mueven a través del blastoporo para recubrir el futuro tracto digestivo (amarillo) se llaman **endodermo** (que significa “piel interior”). El endodermo también forma el hígado, el páncreas y el recubrimiento del tracto respiratorio. Las células que permanecen en el exterior de la gástrula en desarrollo (azul) se llaman **ectodermo** (“piel exterior”). Estas células básicamente forman estructuras superficiales, como piel, pelo y uñas. El ectodermo también forma el sistema nervioso. Las células que migran entre el endodermo y el ectodermo forman la tercera capa (rosa), llamada **mesodermo** (“piel media”). El mesodermo forma estructuras que por lo general se ubican entre la piel y el recubrimiento del tracto digestivo, incluidos los músculos, el esqueleto y el sistema circulatorio. La **TABLA 43-1** menciona las principales estructuras producidas a partir de cada capa de células.

Las grandes partes corporales se desarrollan durante la organogénesis

Organogénesis es el desarrollo de los órganos corporales a partir de tres capas embrionarias. La organogénesis avanza mediante dos procesos principales. Primero: una serie de genes “maestros”



▲ **FIGURA 43-3** De cigoto a gástrula

TABLA 43-1 Derivación de tejidos adultos a partir de capas celulares embrionarias

Capa embrionaria	Tejido adulto
Ectodermo	Epidermis de la piel; pelo; recubrimiento de boca y nariz; glándulas de la piel; sistema nervioso
Mesodermo	Dermis de la piel; músculo, esqueleto; sistema circulatorio; gónadas; riñones; capas exteriores de los tractos digestivo y respiratorio
Endodermo	Recubrimiento de los tractos digestivo y respiratorio; hígado; páncreas

activan y desactivan células específicas. Un poco como el interruptor de arranque de tu automóvil, que activa el motor, los faros, la alarma de los cinturones de seguridad, el volante, etcétera, cada gen maestro controla la actividad de muchos genes individuales involucrados en la producción de, por decir, un brazo o una columna vertebral. En la Sección 43.4 se regresará al papel de los genes maestros en el desarrollo.

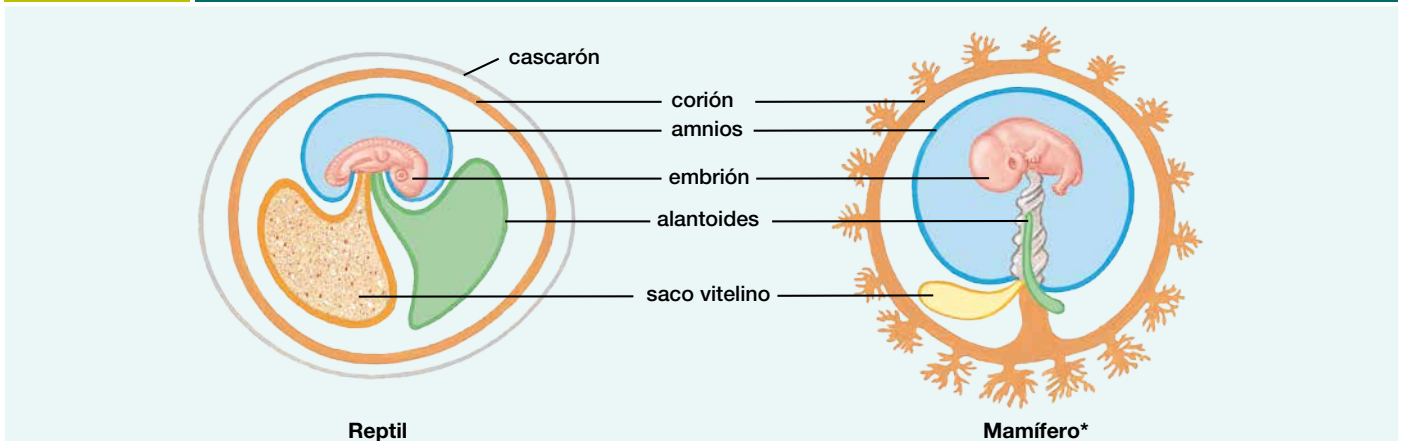
Segundo: la organogénesis corta las células superfluas, en forma muy parecida a como Miguel Ángel cinceló el mármol “adicional”, lo que reveló su estatua de David. En el desarrollo,

esculpir las partes corporales con frecuencia requiere la muerte de las células en exceso. Por ejemplo, los embriones humanos tempranos tienen colas y dedos palmeados. Conforme mueren las células de la cola y las membranas interdigitales, la cola desaparece y los dedos se separan.

El desarrollo en reptiles y mamíferos depende de membranas extraembrionarias

Todos los embriones animales se desarrollan en agua. Esto no sólo asegura que el embrión no se deshidrate, sino que el agua también le proporciona oxígeno y se lleva sus desechos. Mantener a los embriones húmedos no es un problema para los peces, que viven y se reproducen en agua, o para los anfibios, que pueden pasar sus vidas adultas en tierra pero ponen sus huevos en agua. Sin embargo, para los vertebrados terrestres, proporcionar un ambiente acuoso para el desarrollo embrionario es un reto importante.

La vida vertebrada completamente terrestre no fue posible sino hasta la evolución del **huevo amniótico**. Esta innovación surgió por primera vez en reptiles y persiste en la actualidad en dicho grupo (incluidas aves) y sus descendientes, los mamíferos. Dentro de un huevo amniótico, el embrión se desarrolla en un ambiente acuoso, incluso si, como en los reptiles, el huevo se pone en tierra. El huevo amniótico incluye cuatro **membranas**

TABLA 43-2 Membranas embrionarias vertebradas

Membrana	Estructura	Función	Estructura	Función
Corión	Membrana que recubre el interior del cascarón	Actúa como superficie respiratoria; regula el intercambio de gases y agua entre el embrión y el aire	Contribución fetal a la placenta	Proporciona el intercambio de gases, nutrientes y desechos entre el embrión y la madre
Amnios	Saco que rodea al embrión	Encierra al embrión en fluido	Saco que rodea al embrión	Encierra al embrión en fluido
Alantoides	Saco conectado al tracto urinario embrionario; membrana rica en capilares que recubre el interior del corión	Almacena desechos (especialmente orina); actúa como superficie respiratoria	Saco membranoso que surge de los intestinos; varía en tamaño	Puede almacenar desechos metabólicos; contribuye a los vasos sanguíneos del cordón umbilical
Saco vitelino	Membrana que rodea la yema	Contiene yema como alimento; digiere yema y transfiere sus nutrientes hacia el embrión	Pequeño saco membranoso lleno con fluido	Ayuda a absorber nutrientes desde la madre; forma células sanguíneas; contribuye al cordón umbilical

*Los mamíferos marsupiales, como canguros y zarigüeyas, y los monotremas, como los ornitorrincos y equidnas, tienen las mismas cuatro membranas extraembrionarias. Sin embargo, la placenta en los marsupiales por lo general se deriva principalmente a partir del saco vitelino en lugar del corión y el alantoides. Los monotremas ponen huevos con membranas extraembrionarias que son similares a las de los reptiles.

extraembrionarias: corión, amnios, alantoides y saco vitelino (TABLA 43-2). En los reptiles, el **corión** recubre el cascarón del huevo y permite el intercambio de oxígeno y dióxido de carbono entre el embrión y el aire. El **amnios** encierra al embrión en su propio “estanque privado”. El **alantoides** rodea y aísla los desechos. El **saco vitelino** contiene la yema.

En los mamíferos (excepto ornitorrincos y equidnas, que ponen huevos), el embrión se desarrolla dentro del cuerpo de la madre hasta su nacimiento. No obstante, todavía persisten las cuatro membranas extraembrionarias, y de hecho estas membranas son esenciales para el desarrollo, como se describe en la Tabla 43-2.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir el desarrollo temprano en los anfibios, incluyendo los procesos de clivaje, formación de blástula y organogénesis?
- mencionar las membranas extraembrionarias y describir sus funciones en reptiles y mamíferos?

43.4 ¿CÓMO SE CONTROLA EL DESARROLLO?

Un cigoto y casi todas las células tanto de embriones como de adultos contienen los mismos genes: todos los genes necesarios para producir un animal adulto completo. Sin embargo, en cualquier célula dada, algunos genes se usan, o expresan, mientras otros no. La diferenciación de las células durante el desarrollo surge debido a diferencias en la expresión genética.

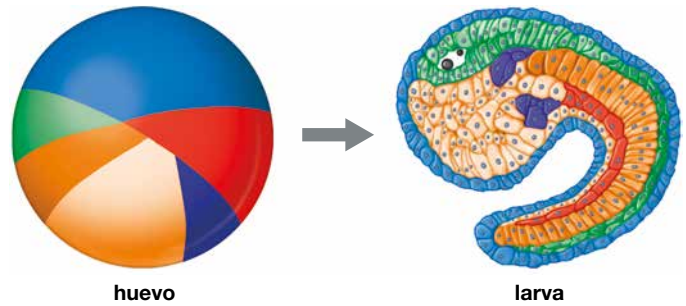
Existen varios métodos para controlar la expresión genética (véase el Capítulo 13). Un método importante es controlar cuáles genes se transcriben en ARN mensajero (ARNm), los cuales después dirigen la síntesis de las proteínas codificadas por los genes. Toda célula contiene proteínas, llamadas *factores de transcripción*, que se enlazan con genes específicos y estimulan o inhiben su transcripción. Cuáles genes se transcriben determina entonces la estructura y el funcionamiento de la célula.

En los embriones animales, la diferenciación de células individuales y el desarrollo de estructuras completas son impulsados por uno o ambos de dos procesos: (1) las acciones de los factores de transcripción y otras sustancias reguladoras de genes heredadas de la madre en su huevo, y (2) comunicación química entre las células del embrión.

Moléculas maternas en el óvulo pueden dirigir la diferenciación embrionaria temprana

Casi todo el citoplasma en un cigoto ya está presente en un huevo antes de su fecundación; el espermatozoide aporta poco más que un núcleo (véase el Capítulo 42). En la mayoría de invertebrados y algunos vertebrados, moléculas proteínicas específicas se ubican en diferentes lugares en el citoplasma del huevo. Algunas de estas proteínas son factores de transcripción que regulan cuáles genes se activan y desactivan, en algunos casos activando genes maestros que controlan la actividad de muchos otros genes.

Durante las primeras divisiones de clivaje, el cigoto y sus células hijas se dividen en lugares y orientaciones específicos. Como resultado, estas células embrionarias tempranas reciben



▲ FIGURA 43-4 Un “mapa de destino” del huevo de ascidia

Sustancias reguladoras de genes en el citoplasma del huevo de una ascidia controlan el desarrollo temprano. En este dibujo, los colores del huevo y la larva muestran cuáles partes del huevo originarán cuáles partes de la larva.

PENSAMIENTO CRÍTICO Si el desarrollo en los seres humanos estuviese tan profundamente determinado como lo está en la ascidia, ¿los gemelos idénticos serían más o menos comunes? Explica.

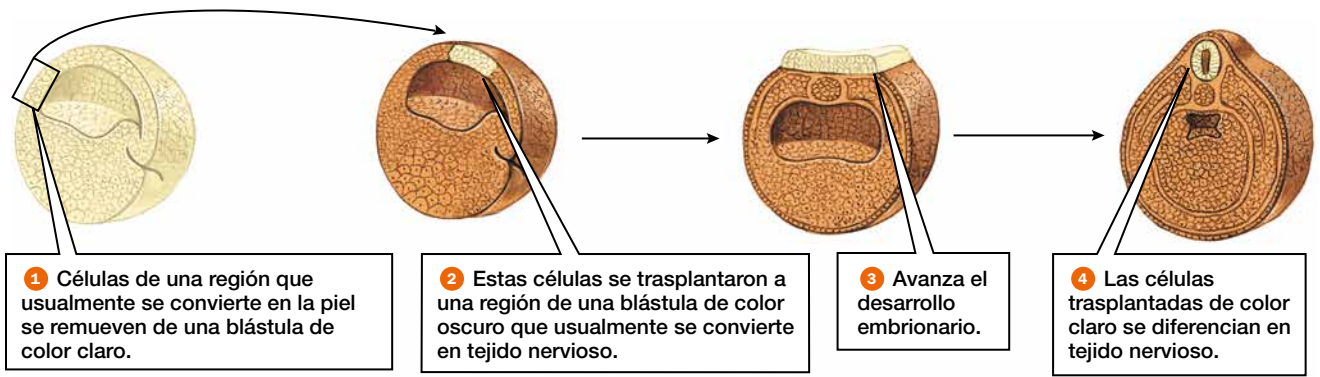
diferentes factores de transcripción del huevo. Por tanto, diferentes células transcriben distintos genes, comienzan la diferenciación en distintos tipos de células, y, en muchos casos, a final de cuentas dan lugar a estructuras adultas específicas. En algunos animales, la posición de las moléculas maternas en el huevo controlan tan profundamente el desarrollo que el huevo puede mapearse de acuerdo con las principales estructuras que se producirán a partir de las células hijas que herede cada sección del citoplasma (FIG. 43-4).

El desarrollo temprano en los mamíferos es difícil de estudiar, porque los huevos son muy pequeños (1/1000 del volumen de un huevo de rana) y se producen en cantidades pequeñas (más o menos de uno a una docena por ovulación). La evidencia actual sugiere que las células formadas durante el clivaje en los mamíferos tal vez no son por completo idénticas, pero, a diferencia de las células de los embriones tempranos de anfibios y ascidias, su destino de desarrollo no está rígidamente determinado.

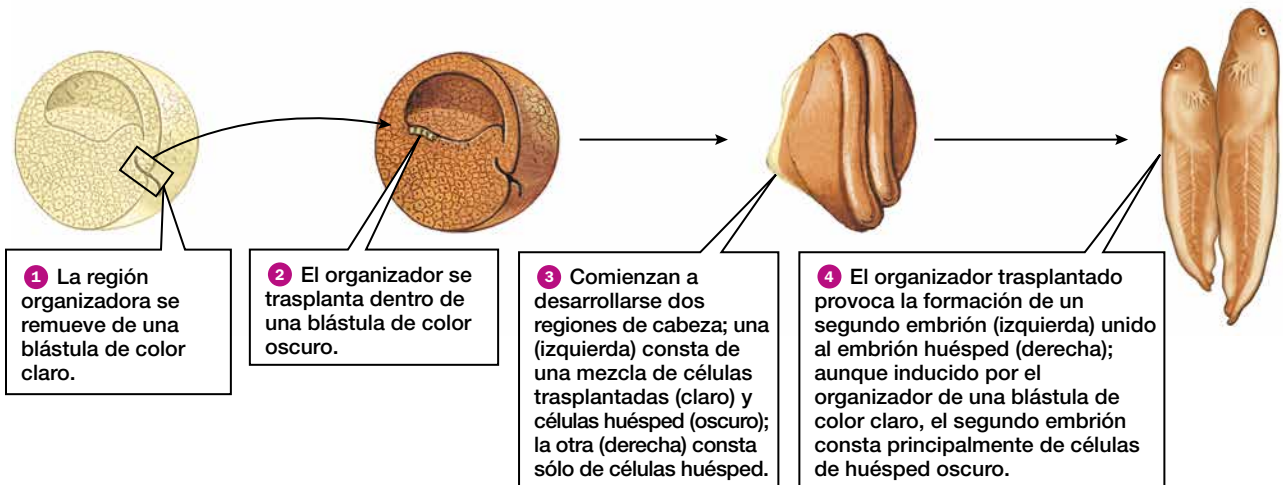
La comunicación química entre células regula la mayor parte del desarrollo embrionario

Conforme el desarrollo avanza, las células se diferencian en respuesta a mensajeros químicos liberados por otras células, casi siempre cercanas, un proceso llamado **inducción**. Aunque el descubrimiento de los mecanismos celulares de inducción tuvo que esperar hasta que las técnicas de genética y biología molecular se inventaron a finales del siglo XX, los principios de inducción se descubrieron hace más de un siglo por parte de investigadores que observaron cuidadosamente los efectos de trasplantar pequeños cúmulos de células entre embriones anfibios.

A comienzos del siglo XX, embriólogos trasplantaron trozos de embriones anfibios con color claro (los donadores) a varias posiciones en embriones con color oscuro (los huéspedes), y viceversa. De esta forma, podrían usar la diferencia de color para determinar si una estructura que se desarrolló en los embriones huéspedes se formó de células que originalmente provenían del donador o del huésped. Descubrieron que el destino de las células trasplantadas, en general, no estaba predeterminado. En vez de ello, las células del embrión huésped indujeron a las células



(a) Un experimento típico de trasplante



(b) Trasplante de la región organizadora

▲ **FIGURA 43-5 Inducción** Durante la mayor parte del desarrollo, el destino de cualquier célula dada está enormemente influido por las células que la rodean. **(a)** Cuando parte de la blástula de un anfibio se trasplanta en una segunda blástula, las células circundantes por lo general inducen al trasplante a asumir las características de la región donde se colocó el trasplante. **(b)** Sin embargo, si las células del organizador, cerca de la abertura del blastoporo, se trasplantan en otro embrión, inducen a las células circundantes del huésped a desarrollarse en la mayor parte de las estructuras de un segundo embrión.

del donador a asumir el destino de desarrollo del área del huésped donde se trasplantaron (**FIG. 43-5a**).

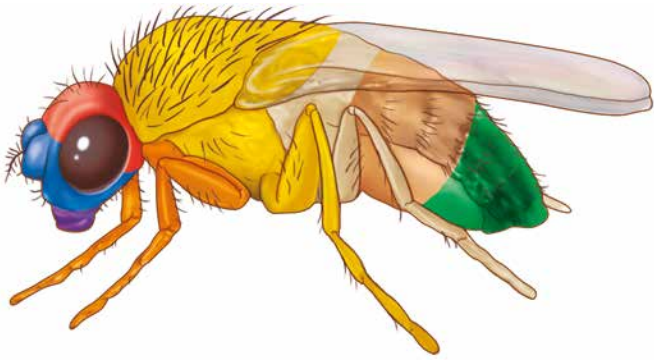
Sin embargo, no todos los trasplantes simplemente se mezclan, y sin interrupciones se convierten en parte del embrión huésped. En la década de 1920, Hans Spemann y Hilde Mangold descubrieron que un cúmulo específico de células ubicado cerca del blastoporo de un embrión anfibio, ahora llamado el organizador, determina si las células cercanas se convertirán en ectodermo o mesodermo, e incluso dónde se formarán la cabeza y el sistema nervioso. Un trasplante desde la región organizadora de un embrión donador indujo a células de un embrión huésped a formar partes de una segunda cabeza y, ocasionalmente, a convertirse en casi un embrión secundario completo (**FIG. 43-5b**).

Ahora se sabe que las células del organizador liberan proteínas que interactúan con otras moléculas mensajeras para estimular o inhibir la expresión de genes maestros en células cercanas. Estos genes maestros con frecuencia codifican factores de transcripción que alteran la transcripción de muchos otros genes. Cuáles grupos de genes se expresa determina las estructuras y

funciones de las células. Conforme estas células se diferencian, a su vez liberan químicos que alteran el destino de otras células, en una cascada que culmina en el desarrollo de los tejidos y órganos del cuerpo adulto.

Los genes homeobox regulan el desarrollo de segmentos completos del cuerpo

Los **genes homeobox**, que se encuentran en animales tan diversos como moscas de la fruta, ranas y seres humanos, comprenden un conjunto en particular importante de genes maestros. Aunque sus funciones difieren un poco en distintos animales, los genes homeobox por lo general codifican factores de transcripción que afectan el desarrollo de una región específica del cuerpo. Los genes homeobox se descubrieron en moscas de la fruta, donde mutaciones específicas hacen que partes enteras del cuerpo se dupliquen, sustituyan u omitan. Por ejemplo, un gen homeobox mutante provoca el desarrollo de un segmento corporal adicional, completo, con un conjunto adicional de alas.



▲ **FIGURA 43-6** Los genes homeobox regulan el desarrollo de segmentos corporales. La secuencia de genes homeobox en el cromosoma corresponde a su papel en el desarrollo de diferentes segmentos corporales. En las moscas de la fruta, cada gen homeobox está activo en el segmento corporal que se muestra en el mismo color, en un orden de cabeza a cola.

PENSAMIENTO CRÍTICO Las serpientes tienen costillas en todo su cuerpo, desde justo detrás de la cabeza hasta la punta de la cola y carecen de patas. Propón un posible mecanismo genético para esta estructura corporal, con base en los genes homeobox.

Los genes homeobox están ordenados en los cromosomas en un orden de cabeza a cola y se transcriben en células en las ubicaciones específicas del cuerpo cuyo desarrollo controlan. Por ejemplo, los genes homeobox “cabeza” se transcriben en la cabeza del embrión, y los genes homeobox “cola” se transcriben en la cola (**FIG. 43-6**).

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar los papeles de las sustancias reguladores de genes en el citoplasma del huevo, los factores de transcripción y la inducción entre células en el desarrollo?
- describir el papel de los genes homeobox?

ESTUDIO DE CASO / CONTINUACIÓN

Volver a correr el programa de desarrollo

En las salamandras y otros anfibios, las proteínas mensajeras secretadas alteran la expresión de los genes maestros, incluidos genes homeobox. Los genes maestros a su vez inducen el desarrollo de patas delanteras con húmero (el hueso que se encuentra en la parte superior del brazo de una persona), radio y cúbito (antebrazo), carpianos (muñeca), metacarpianos (palma) y falanges (dedos). La mayoría de estos mismos genes maestros también se activan durante la regeneración de extremidades. ¿El desarrollo de una extremidad humana, y el resto del cuerpo humano, usan procesos similares?

43.5 ¿CÓMO SE DESARROLLAN LOS SERES HUMANOS?

Como se mencionó antes, la colocación específica de los factores de transcripción genética en el huevo no parece ser el principal mecanismo de diferenciación en el desarrollo mamífero. Incluso en embriones muy tempranos, todas las células parecen ser funcionalmente equivalentes. La inducción es el principal mecanismo mediante el cual se desarrollan los embriones humanos y de otros mamíferos, con diferentes moléculas que conducen a varias partes del embrión a desarrollarse en distintas estructuras. Muchas de las mismas moléculas producidas por la región organizadora de un embrión anfibio también se emplean en el desarrollo mamífero, incluidos factores de transcripción similares dentro de células y proteínas secretadas que alteran el desarrollo de células cercanas. Además, moléculas muy similares y rutas intracelulares inducen el desarrollo de las extremidades de todos los tetrápodos. Estas semejanzas aumentan la confianza de los biólogos en que la investigación acerca del desarrollo anfibio proporcionará comprensión acerca del desarrollo mamífero.

Durante los primeros dos meses ocurren diferenciación celular, gastrulación y organogénesis

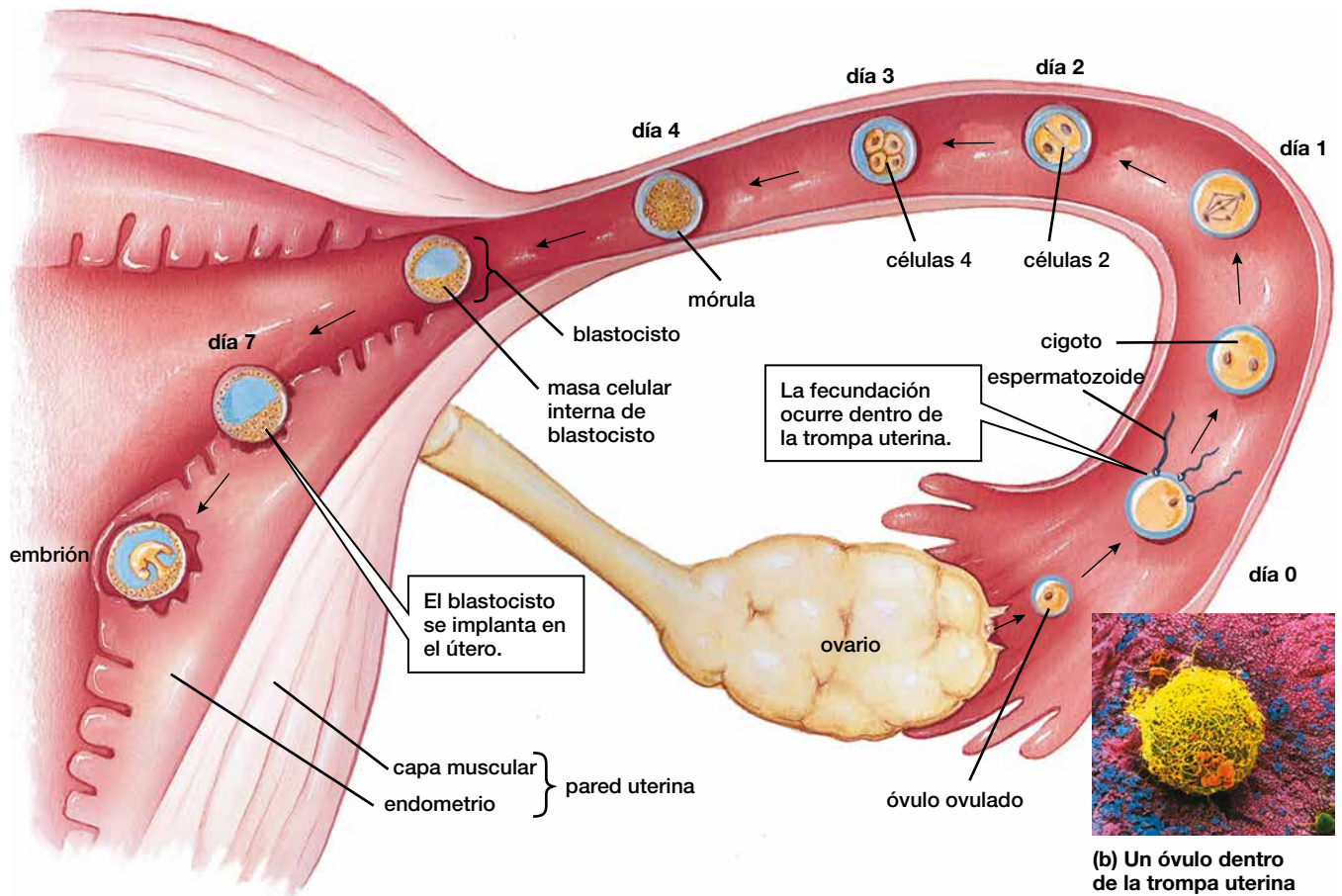
La fecundación de un óvulo humano por lo general tiene lugar en la trompa uterina. El cigoto resultante experimenta algunas divisiones de clivaje en la trompa uterina, y se convierte en mórula en su camino hacia el útero (**FIG. 43-7**). Más o menos cerca del quinto día después de la fecundación, el cigoto se desarrolla en una bola hueca de células, conocida como **blastocisto** (la versión mamífera de una blástula; **FIG. 43-8a**). Un blastocisto humano consta de una capa exterior de células que rodean un cúmulo de células llamadas **masa celular interna**. A partir de aproximadamente el sexto o noveno días después de la fecundación, la capa celular exterior se une a, y luego perfora, el recubrimiento del útero (el endometrio), un proceso llamado **implantación** (**FIGS. 43-8a, b**). La capa celular exterior del blastocisto se convertirá en el corión. El complejo entrelazado del corión y el endometrio forma la placenta, que se describirá dentro de poco.

Todas las células de la masa celular interna tienen el potencial de desarrollarse en cualquier tipo de tejido en el cuerpo humano. Esta notable flexibilidad permite a la masa celular interna producir tanto al embrión entero como al amnios, alantoides y saco vitelino. La masa celular interna también es la fuente usual de células madre embrionarias humanas, como se describe en el “Guardián de la salud: La promesa de las células madre” en la página 822.

Aunque todavía conservan el potencial de desarrollarse en cualquier tipo de célula, las células de la masa celular interna de un blastocisto temprano comienzan a diferenciarse a través del proceso de inducción. Por ejemplo, las células en contacto con la capa celular exterior por lo general producen al propio embrión, mientras que aquellas expuestas al fluido blastocisto producen membranas extraembrionarias, en especial el saco vitelino.

La gastrulación ocurre después de la implantación

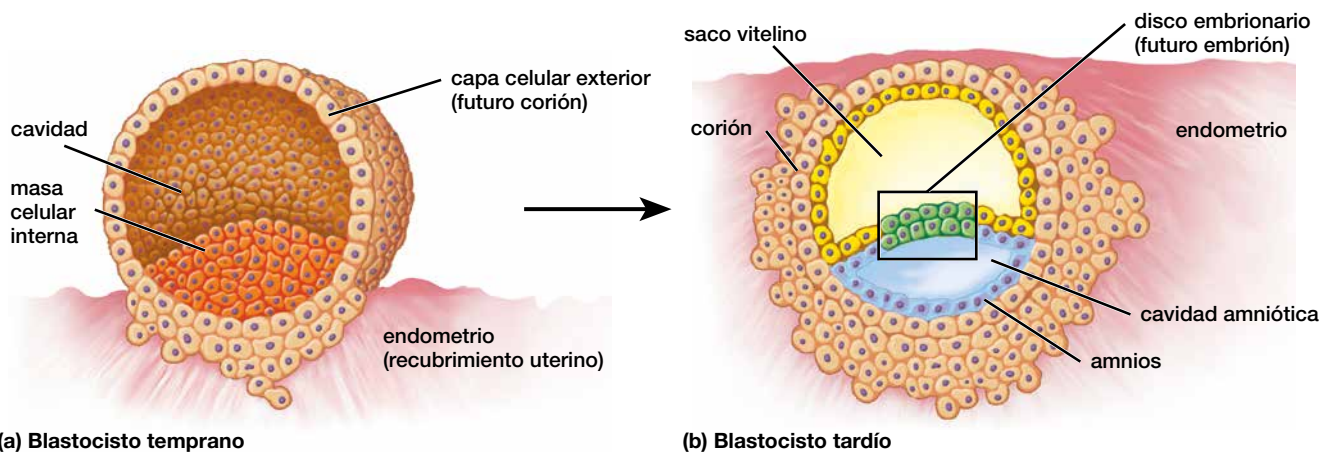
Durante la segunda semana de desarrollo, la masa celular interna crece y se divide, lo que forma dos sacos llenos con fluido



(a) La primera semana de desarrollo

▲ **FIGURA 43-7 El viaje del óvulo (a)** Un óvulo humano se fecunda en la trompa uterina y lentamente viaja hacia el útero. En el camino, el cigoto se divide algunas veces, y primero se convierte en una mórula y después en blastocisto. Cuando el blastocisto llega al endometrio uterino, lo perfora. **(b)** Un óvulo, rodeado por espermatozoides (amarillo en esta micrografía coloreada), se acuna en la trompa uterina.

PENSAMIENTO CRÍTICO La corona radiante y la zona pelúcida rodean un óvulo fecundado. Conforme el huevo se desarrolla en un blastocisto, ¿qué debe ocurrir antes de que el blastocisto pueda implantarse en el útero?



(a) Blastocisto temprano

(b) Blastocisto tardío

▲ **FIGURA 43-8 Implante de blastocisto (a)** Conforme perfora en el recubrimiento uterino, la capa celular exterior del blastocisto forma el corión, la aportación embrionaria a la futura placenta. **(b)** Pocos días después, el blastocisto se sumerge por completo bajo el recubrimiento uterino. La masa celular interna comienza a desarrollarse en saco vitelino, amnios y disco embrionario.



Guardián DE LA SALUD

La promesa de las células madre

Muchas células en los animales adultos están permanentemente diferenciadas como un tipo de célula específico, como células nerviosas o musculares, y no pueden dividirse. Algunas células adultas pueden dividirse, pero sus células hijas sólo pueden diferenciarse en uno o dos tipos de células. Sin embargo, una **célula madre** no se ha diferenciado, puede dividirse muchas veces y originar células hijas que se diferencian en cualquiera de varios tipos diferentes de células. El potencial médico de las células madre es amplio: víctimas de ataques cardíacos, ictus, lesiones de la médula espinal y enfermedades degenerativas, desde artritis hasta enfermedad de Parkinson, se beneficiarían si sus tejidos dañados pudieran regenerarse a partir de células madre.

Existen tres tipos de células madre. El primer tipo, las **células madre embrionarias (CME)**, por lo general se derivan de la masa celular interna de un blastocisto (véase la Fig. 43-8). En un embrión intacto, las células madre de la masa celular interna producen todos los tipos de célula de todo el cuerpo. Las CME producidas en cultivos de células también pueden generar cualquier tipo de célula en el cuerpo, si se exponen a la mezcla correcta de factores de diferenciación, principalmente proteínas o secretadas por células cercanas o parte de la matriz extracelular, que las conducen hacia una ruta de diferenciación u otra (**FIG. E43-1**).

El segundo tipo de célula madre está presente en pequeñas cantidades en la mayor parte del cuerpo, incluidos músculo, piel, médula ósea, grasa, cerebro y corazón. Por lo general se les llama **células madre adultas (CMA)**, aunque también están presentes en niños. Las CMA pueden diferenciarse sólo en algunos tipos de células, por lo general los tipos de célula que usualmente constituyen el tejido a partir del cual se toman. El tercer tipo de célula madre se produce al insertar un puñado de genes o moléculas que regulan la transcripción de genes específicos en células adultas (no madre), y las transforman en **células madre pluripotentes inducidas (CMPI)**. Las CMPI pueden diferenciarse en cualquier tipo de célula.

Todavía existen obstáculos significativos por superar antes de que las células madre puedan convertirse en terapias efectivas para

las personas. Primero, los embriones en la etapa de blastocisto por lo general se destruyen para obtener CME. En la mayoría de los casos, los embriones son “extras” que se crearon para fecundación *in vitro* y con el tiempo se desecharían. No obstante, muchas personas se oponen a destruir embriones humanos para obtener CME. Sin embargo, algunos investigadores han obtenido CME al remover una sola célula de la etapa mórula, que usualmente no daña de manera significativa al embrión, de modo que puede ser posible vislumbrar terapias con CME sin destruir embriones.

Segundo, el sistema inmunitario rechaza las células madre que no son genéticamente idénticas, o al menos tienen una coincidencia muy cercana, con el receptor. El rechazo en general no es un problema con las CMA, que con frecuencia pueden obtenerse del paciente, pero parece probable que las CME pueden rechazarse como extrañas. Los investigadores esperan que las CMPI tomadas de un paciente y trasplantadas de vuelta al mismo paciente no serían rechazadas por el sistema inmunitario. Por desgracia, se evidencia que dichos trasplantes de CMPI se rechazan, al menos en ratones. Estudios posteriores sugieren que diferenciar las CMPI antes de trasplantarlas puede reducir o tal vez eliminar el rechazo.

Tercero, los investigadores todavía no saben con certeza si las CME y las CMPI son seguras para usarse en las personas. Están en desarrollo estudios clínicos para evaluar la seguridad de las CME o CMPI en tejidos tan diversos como médula espinal y retina. Aunque principalmente diseñados para evaluar la seguridad, los estudios también miden el avance de la enfermedad. En un estudio, 10 de 18 pacientes tratados con CME por degeneración retiniana mostraron mejoría en la visión, lo que ofrece esperanza real de una cura.

Las CMA son las únicas células madre actualmente en uso en la práctica clínica. Por ejemplo, las CMA de la médula ósea, que pueden producir todo tipo de eritrocitos y leucocitos en el cuerpo, se han usado durante décadas para tratar algunos tipos de leucemia, anemia y síndromes de inmunodeficiencia. En la actualidad, las CMA formadoras de sangre con frecuencia se “filtran” de la sangre del donador, en lugar de perforar un hueso y extraer médula. Las CMA

que están separados por una doble capa de células llamada **disco embrionario** (véase la Fig. 43-8b). Una capa de células es continua con el saco vitelino. La segunda capa de células es continua con el amnios.

La gastrulación comienza cerca del final de la segunda semana. Las células migran a través de una rendija en el lado amniótico del disco embrionario. Esta rendija es el equivalente del disco del blastoporo anfibio. Una vez dentro del disco, las células migrantes forman mesodermo, endodermo y el alantoides. Las células restantes sobre la superficie se convierten en el ectodermo.

La organogénesis inicia durante las semanas tres a ocho

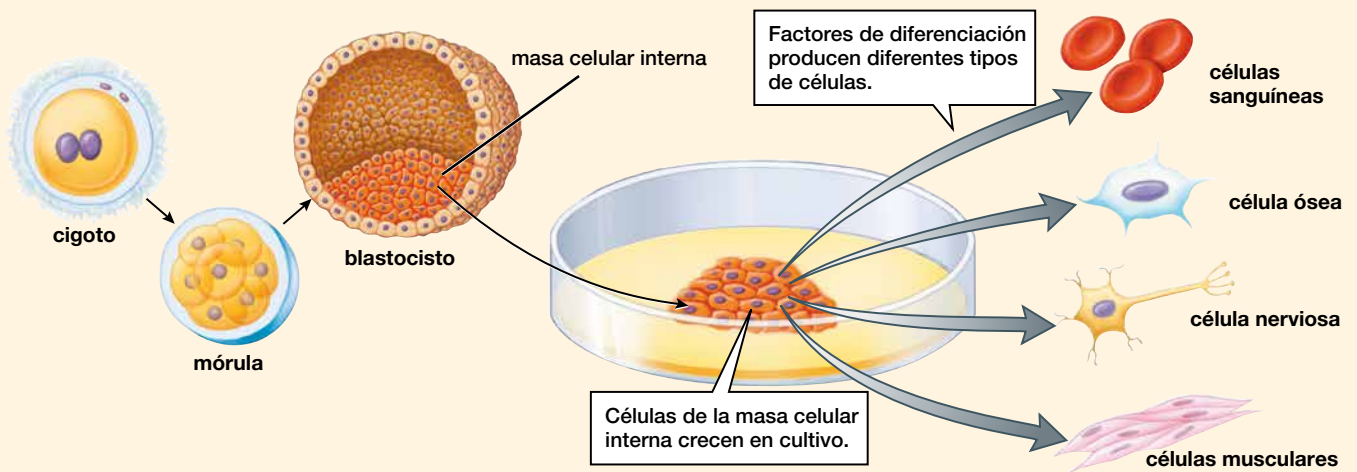
Durante la tercera semana de desarrollo, el embrión comienza a formar la médula espinal y el cerebro. El corazón comienza a latir aproximadamente al comienzo de la cuarta semana. En este momento, el embrión, bañado en fluido contenido dentro del amnios, crece hacia la cavidad uterina (**FIG. 43-9**). Mientras tanto, se forma el cordón umbilical a partir de la fusión del *conducto onfalomesentérico* y del *tallo corporal*. El conducto onfalomesentérico conecta el saco vitelino con el tracto digestivo embrionario. El

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Volver a correr el programa de desarrollo

La activación de los genes homeobox y otros genes maestros dota a un embrión humano con la capacidad para desarrollar todas las partes del cuerpo, incluidos, desde luego, brazos y piernas. Volver a correr un programa similar de desarrollo permite a las salamandras adultas regenerar las extremidades perdidas. ¿Podrá ser posible, algún día, reiniciar el desarrollo humano en momentos y ubicaciones del cuerpo específicos, y por tanto regenerar dedos en pies o manos, o incluso brazos y piernas completos? Esta posibilidad se investiga en el Estudio de caso, Otro vistazo.

tallo corporal contiene el alantoides, que contribuye a los vasos sanguíneos que se convertirán en las arterias y venas umbilicales. El cordón umbilical ahora conecta al embrión con la placenta, que se formó a partir de la fusión del corión del embrión y el recubrimiento del útero.

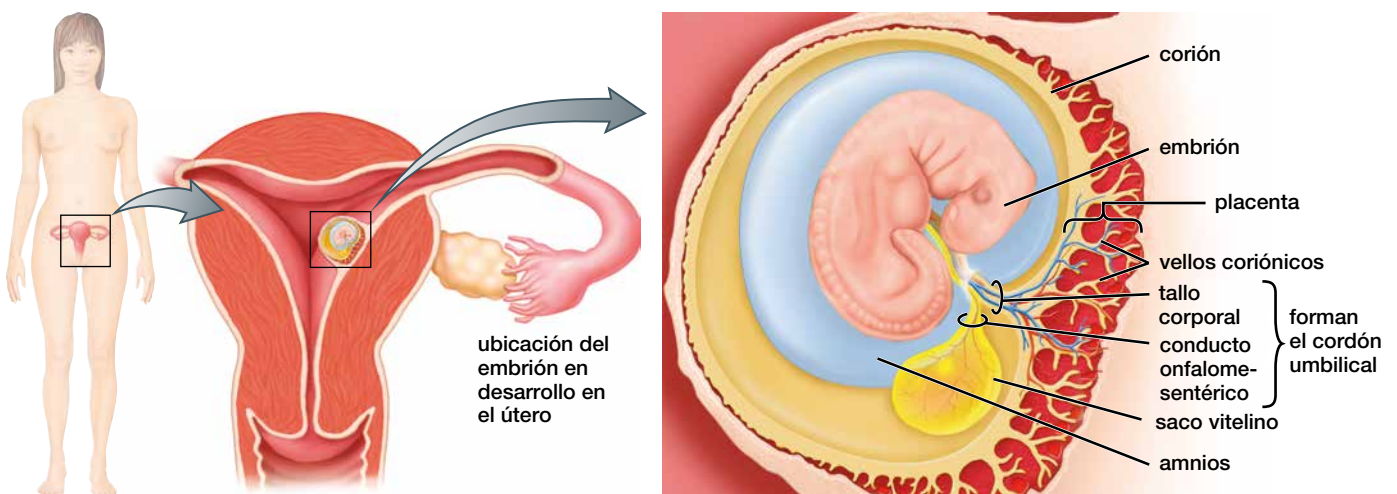


▲ **FIGURA E43-1** Cultivo de células madre embrionarias a partir de la masa celular interna de un blastocisto

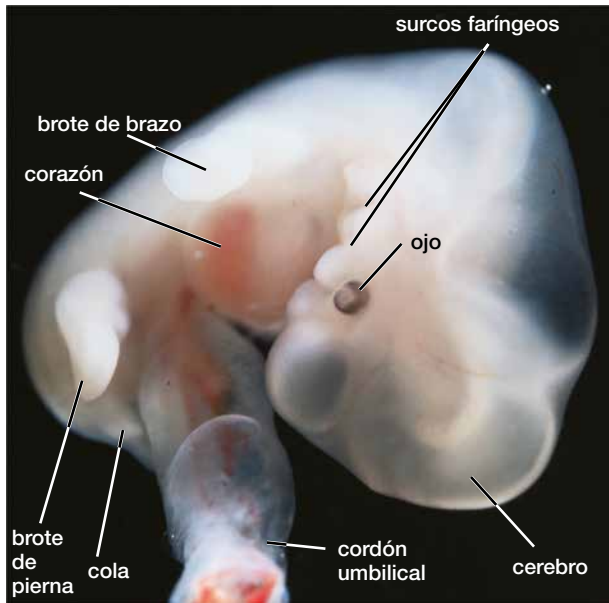
también se han usado durante más de una década para tratar caballos y perros con lesiones óseas, de ligamentos o tendones. Estudios controlados muestran que las células madre inyectadas directo en el sitio de la lesión ayudan a los caballos con daño de tendón y ligamento a recuperarse más rápido y sanar de manera más completa. Algunas personas ya han sido inyectadas con CMA para tratar lesiones de tendón o ligamento. Por ejemplo, el lanzador de béisbol profesional Bartolo Colón recibió CMA para una lesión de hombro que nunca sanó por completo después de cirugía de manguito de los rotadores (véase el Estudio de caso del Capítulo 9). Un año después, podía lanzar para los Yanquis de Nueva York. Desde luego, en realidad nadie sabe si las CMA fueron importantes para la recuperación de Colón o si él habría sanado de cualquier forma. Ahora están en fase de ensayos clínicos terapias que usan células madre adultas

para tratar la enfermedad de Crohn, falla cardíaca congestiva, aterosclerosis de arterias periféricas y muchos otros trastornos.

EVALÚA LO SIGUIENTE Las sorprendentes hazañas de los atletas de alto rendimiento en ocasiones requieren ejercicios que están más allá de lo que sus músculos, ligamentos y tendones pueden soportar. Procedimientos quirúrgicos (como la cirugía de codo de Tommy John para lanzadores de béisbol o la cirugía de hombro del manguito de los rotadores para gimnastas) con frecuencia pueden reparar el daño, pero no siempre. Si fueses un médico que aconseja a un atleta acerca de tratamientos para una articulación lesionada, ¿recomendarías la terapia con células madre? ¿Cuáles son los posibles riesgos?



▲ **FIGURA 43-9** Desarrollo humano durante la cuarta semana El embrión crece hacia el útero, y la placenta se restringe a un lado. El tallo corporal y el conducto onfalomesentérico se combinan para formar el cordón umbilical, que intercambia desechos y nutrientes entre el embrión y la madre.



▲ **FIGURA 43-10** Un embrión humano de cinco semanas de edad Al final de la quinta semana, la cabeza de un embrión humano es casi la mitad de su cuerpo. Son claramente visibles una cola y surcos faríngeos (branquias), evidencia de la relación evolutiva con otros vertebrados.

Durante la cuarta y quinta semanas, el embrión desarrolló una cola prominente y surcos faríngeos (indentaciones detrás de la cabeza que son homólogas a las branquias en desarrollo de un embrión de pez; **FIG. 43-10**). Estas estructuras son recordatorio de que los seres humanos comparten ascendencia evolutiva con otros vertebrados que retienen sus colas y branquias en la adultez. Sin embargo, en los seres humanos, la cola y los surcos desaparecen conforme el desarrollo continúa. Hacia la séptima semana, el embrión tiene ojos rudimentarios y un cerebro que se desarrolla rápidamente, y las membranas interdigitales en manos y pies desaparecen.

Después de dos meses, el embrión tiene apariencia humana

Conforme el segundo mes llega a su fin, casi todos los órganos principales comenzaron a desarrollarse. Las gónadas aparecen y se desarrollan en testículos u ovarios. Se secretan hormonas sexuales: testosterona de los testículos o estrógeno de los ovarios. Estas hormonas afectan el desarrollo de muchas estructuras, incluidos los órganos reproductores, el cerebro y el tracto urinario. Hacia el final del segundo mes, el embrión toma una apariencia generalmente humana y ahora se le llama **feto** (**FIG. 43-11**).

Los primeros dos meses de embarazo son una época de diferenciación y crecimiento extremadamente rápidos para el embrión, y una época de considerable peligro. Aunque vulnerable a lo largo del desarrollo, los órganos que se desarrollan de manera rápida son en especial sensibles a sustancias tóxicas durante esta época.

Crecimiento y desarrollo continúan durante los últimos siete meses

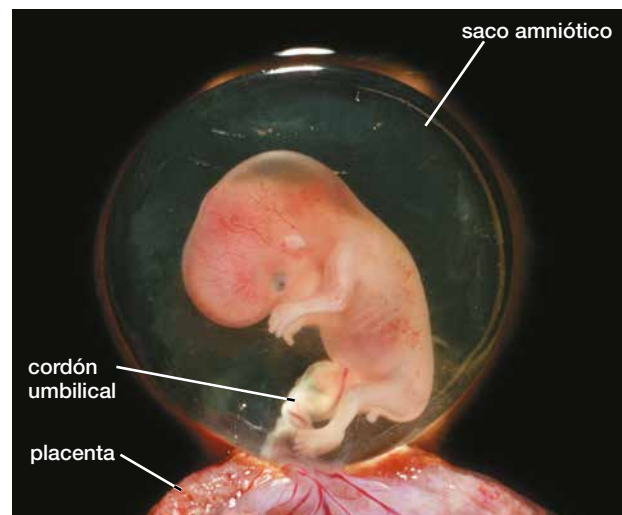
Por lo general, el embarazo continúa durante otros siete meses. Conforme crecen el cerebro y la médula espinal, comienzan a generar comportamientos. Tan temprano como al tercer mes de embarazo, el feto puede moverse, responder a estímulos e incluso succionar su pulgar. Los pulmones, estómago, intestino y riñones

se agrandan y se vuelven funcionales. La orina fetal, de hecho, constituye la mayor parte del líquido amniótico durante los últimos seis meses de embarazo. Aunque un embarazo a término dura alrededor de 38 semanas, casi todos los fetos de 32 semanas o más pueden sobrevivir fuera del útero con asistencia médica. La mayoría de los infantes que nacen a las 26 semanas por lo general sobreviven si se les da cuidado intensivo, pero pueden sufrir de discapacidades en su vida, en particular de trastornos neurológicos. Los infantes que nacen antes de las 26 semanas tienen mucho menor posibilidad de sobrevivir.

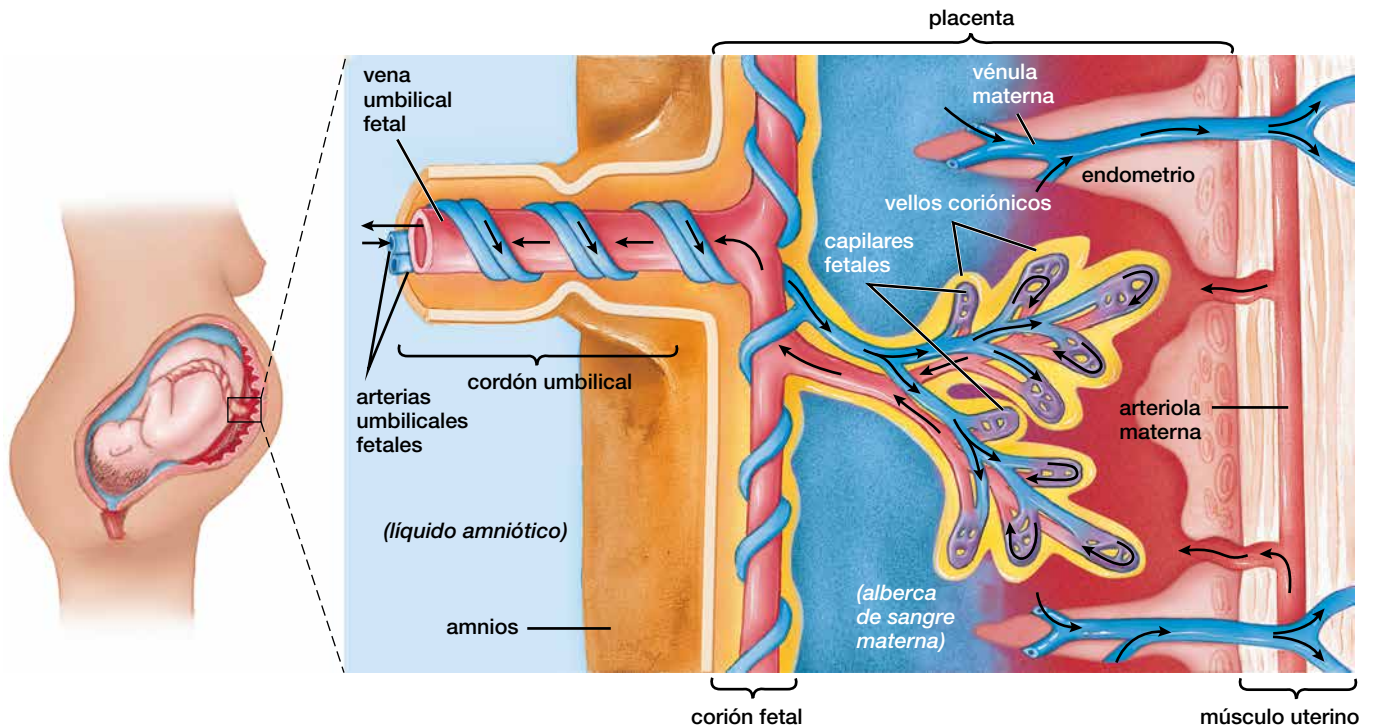
La placenta intercambia materiales entre madre y embrión

Durante los primeros días después de la implantación, el embrión obtiene nutrimentos directamente del endometrio del útero. Durante la siguiente semana, más o menos, la **placenta** comienza a desarrollarse a partir de estructuras interconectadas producidas por el embrión y el endometrio (**FIG. 43-12**). La capa exterior del blastocisto forma el corión, que proyecta **vellos coriónicos** parecidos a dedos que se extienden hacia el endometrio. Vasos sanguíneos del cordón umbilical conectan el sistema circulatorio del embrión con una densa red de capilares en los vellos. Mientras tanto, parte de los vasos sanguíneos del endometrio se erosionan, lo que produce albercas de sangre materna que bañan los vellos coriónicos.

La sangre del embrión y la de la madre permanecen separadas mediante las paredes de los vellos y sus capilares, de modo que los dos suministros de sangre en realidad no se mezclan en gran medida. Las paredes de los capilares y los vellos coriónicos restringen el movimiento de muchas sustancias, incluidas la mayoría de las proteínas y células grandes. Muchas moléculas pequeñas, por otra parte, se mueven con facilidad entre la sangre de la madre y la del embrión. El oxígeno se difunde desde la madre hacia el embrión. Nutrimentos, muchos auxiliados por transporte activo, también viajan desde la madre hacia el embrión. Dióxido de carbono y otros desechos, como urea, se difunden del embrión hacia la madre. Ciertos tipos de anticuerpos, aun cuando son bastante grandes, se transportan selectivamente a través de la placenta desde la madre hacia el embrión, en especial



▲ **FIGURA 43-11** Un embrión humano de ocho semanas Al final de la octava semana, el embrión claramente tiene la apariencia de un ser humano y ahora se le llama feto. La mayoría de los grandes órganos del cuerpo adulto comenzaron a desarrollarse.



▲ **FIGURA 43-12 La placenta** La placenta permite el intercambio de desechos y nutrientes entre los capilares fetales y las albercas de sangre materna, mientras mantiene separados los suministros de sangre fetal y materna. Las arterias umbilicales transportan sangre desoxigenada desde el feto hacia la placenta, y la vena umbilical transporta sangre oxigenada de vuelta al feto.

PENSAMIENTO CRÍTICO Los mamíferos marsupiales, como los canguros, tienen una placenta mucho más rudimentaria. ¿Qué podrías predecir acerca del grado de desarrollo de los marsupiales recién nacidos?

tarde en el embarazo, y tienen un importante papel para defender al infante recién nacido contra enfermedades.

Aunque la placenta aísla al feto de muchos ataques, no proporciona protección completa: algunos organismos patógenos y muchos químicos nocivos pueden pasar a través de ella, como se describe en el “Guardián de la salud: La placenta: ¿Barrera o puerta abierta?” en la página 828.

El embarazo culmina en el parto

Durante los últimos meses de embarazo, el feto por lo general se coloca con la cabeza hacia abajo en el útero, con la corona del cráneo descansando contra, y sostenida por, el cérvix. Alrededor del final del noveno mes, contracciones coordinadas del útero, llamadas **parto**, resultan en el alumbramiento del bebé (**FIG. 43-13**).



▲ **FIGURA 43-13 Parto**

A diferencia de los músculos esqueléticos, los músculos lisos del útero pueden contraerse de manera espontánea, y el estiramiento aumenta su tendencia a contraerse. Conforme el bebé crece, estira los músculos uterinos, que en ocasiones se contraen semanas antes del alumbramiento (a éstos se les llaman contracciones Braxton Hicks o de parto falso).

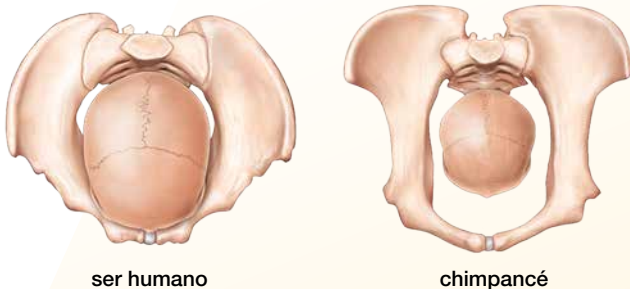
¿TE HAS PREGUNTADO...

y dolorosa. ¿Por qué? Un infante humano, en especial su cabeza, es muy grande comparada con el tamaño del cuerpo y la abertura pélvica de una mujer. La cabeza de un recién nacido en realidad debe apretarse un poco para pasar a través de la abertura pélvica. Entonces, ¿por qué las mujeres no evolucionaron para tener o pelvis más grande o bebés más pequeños?

La hipótesis del “dilema obstétrico” sostiene que las caderas de las mujeres (que son más anchas que las de un hombre de tamaño similar, con una abertura central más grande) son casi tan anchas como pueden ser y todavía así proporcionar eficiente locomoción bípeda. Sin embargo, un estudio reciente descubrió que hombres y mujeres son más o menos igualmente eficientes para caminar a pesar de diferencias en la anatomía de la cadera. Por otra parte, factores como rapidez o agilidad no se midieron, de modo que la hipótesis del “dilema obstétrico” no puede descartarse. ¿Y qué hay de parir infantes más jóvenes, más pequeños o al menos con cabezas más pequeñas? Cierta investigación sugiere que mucho del crecimiento cerebral prenatal es crucial para producir un cerebro adulto grande. De hecho, algunos investigadores hipotetizan que los embarazos humanos duran tanto como es posible y que el parto ocurre más o menos en el momento cuando el cuerpo de una mujer embarazada ya no podría satisfacer las demandas del rápido crecimiento cerebral de su infante. En este escenario, las caderas de las mujeres evolucionaron para tener justo el ancho suficiente para que un infante de cabeza grande se apriete a través de ella y que la locomoción eficiente no sea una fuerza selectiva. Quizá temprano en la evolución humana, nutrición más pobre significó que los bebés nacían más pequeños, en relación con el tamaño de sus madres, de modo que el parto no era tan traumático. El debate evolutivo continúa, pero los hechos permanecen: en los seres humanos modernos, el parto por lo general dura varias horas, lo que produce considerable dolor a la madre y probablemente al infante, y con frecuencia requiere asistencia. ¡No le llaman “trabajo de parto” por nada!

Comparado con el nacimiento de otros mamíferos, el parto es una prueba prolongada

por qué es tan difícil el parto?



ser humano

chimpancé

Un ajuste apretado La cabeza de un ser humano recién nacido apenas puede pasar a través de la pelvis de su madre (izquierda). En otros primates, como los chimpancés, la cabeza del infante se desliza con facilidad (derecha).

Señales químicas de útero, placenta y feto parecen estar todas involucradas en la activación del inicio del parto. La placenta responde a dichas señales al liberar prostaglandinas y otras moléculas mensajeras que hacen que los músculos uterinos tengan más probabilidad de contraerse. Conforme el útero se contrae, empuja la cabeza del feto contra el cérvix, y lo estira. El estiramiento del cérvix envía señales nerviosas al cerebro de la madre, lo que produce la liberación de la hormona oxitocina (véase el Capítulo 38). La oxitocina estimula las contracciones de los músculos uterinos, empujando al bebé más fuerte contra el cérvix, que se estira aún más, lo que provoca la liberación de más oxitocina. Este ciclo de realimentación positiva continúa hasta que el cérvix se expande lo suficiente como para que el bebé salga.

Poco después del nacimiento, el útero reanuda sus contracciones y se encoge de manera notable. Durante estas contracciones, la placenta se desprende de la pared uterina y es expulsada a través de la vagina. Los músculos que rodean los vasos sanguíneos en el cordón umbilical se contraen y apagan el flujo sanguíneo. Aunque amarrar el cordón umbilical es una práctica estándar, por lo general no es necesario; si lo fuese, otros mamíferos no sobrevivirían al parto.

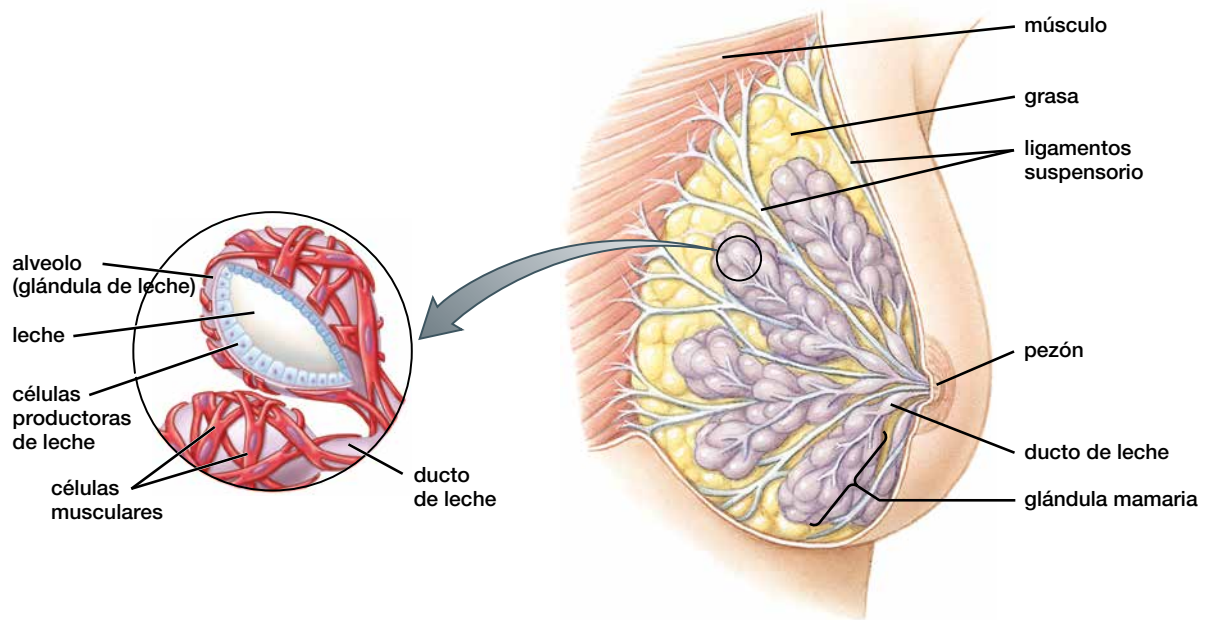
La secreción de leche es estimulada por las hormonas del embarazo

La mama de la hembra humana consta de **glándulas mamarias** productoras de leche incrustadas en tejido graso y conectadas a la pared del pecho mediante ligamentos (**FIG. 43-14**). Las glándulas mamarias constan de cúmulos de glándulas productoras de leche huecas, llamadas alveolos, ordenados en un círculo alrededor del pezón y se extienden hacia atrás casi hasta la pared del pecho. Un alveolo consta de una sola capa de células secretoras de leche que rodean una cavidad hueca, que conecta con un conducto de leche que llega al pezón.

El aprovisionamiento con leche materna a un infante ocurre en tres etapas. La primera es preparar el pecho para la producción de leche. Durante el embarazo, grandes cantidades de estrógeno y progesterona se secretan por parte de la placenta y estimulan la liberación de prolactina por parte de la hipófisis anterior. En conjunto, estas tres hormonas estimulan las glándulas mamarias, lo que las hace agrandarse y desarrollar la capacidad para secretar leche. Sin embargo, los altos niveles de estrógeno y progesterona inhiben la secreción real de leche antes de que nazca el niño.

La segunda etapa es la **lactancia**, la secreción de leche desde las células alveolares hacia las cavidades de los alveolos. Cuando la placenta se expulsa desde el útero poco después del nacimiento, los niveles de estrógeno y progesterona se desploman, mientras que los niveles de prolactina continúan elevados. Liberada de la inhibición del estrógeno y la progesterona, la prolactina estimula la lactancia.

La tercera etapa es el reflejo de expulsión de leche (también llamado “subida de leche”). La succión del infante estimula terminaciones nerviosas en los pezones, lo cual señala al hipotálamo que debe indicar a la hipófisis la liberación de un torrente de oxitocina y prolactina. La oxitocina hace que los pequeños músculos que rodean las glándulas mamarias se contraigan, lo que expulsa la leche fuera de los sacos alveolares hacia los ductos que conducen hacia los pezones. El torrente de prolactina estimula la producción de leche para la siguiente alimentación.



▲ **FIGURA 43-14 Estructura de la mama humana** Durante el embarazo, tejido graso, glándulas secretoras de leche y ductos de leche aumentan en tamaño.

Durante los primeros días después del parto, las glándulas mamarias secretan un fluido amarillento llamado **calostro**. El calostro es alto en proteína y contiene anticuerpos de la madre que ayudan a proteger al infante contra enfermedades mientras se desarrolló su sistema inmunitario. El calostro se sustituye gradualmente por leche madura, que es más alta en grasa y azúcar de leche (lactosa) y más baja en proteína.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir el desarrollo embrionario humano desde la fecundación hasta el parto?
- describir la estructura y función de la placenta?
- mencionar las hormonas involucradas en la producción y secreción de leche, y describir sus papeles en estos procesos?

43.6 ¿EL ENVEJECIMIENTO ES LA ETAPA FINAL DEL DESARROLLO HUMANO?

El **envejecimiento** es la acumulación gradual de daño a moléculas biológicas esenciales, en particular ADN, lo que resulta en defectos en el funcionamiento celular, declive en la salud y a final de cuentas la muerte. Este daño resulta a partir de errores en la replicación del ADN, la radiación del Sol o de rocas radiactivas en la corteza terrestre, y los químicos en alimentos, cigarrillos y productos industriales. Los cuerpos jóvenes con frecuencia pueden reparar tal daño o compensarlo. Sin embargo, conforme la mayoría de los animales envejece, sus capacidades de reparación disminuyen, y la tolerancia del cuerpo ante el daño se supera. Se pierden masa muscular y ósea, la elasticidad de la piel disminuye, los tiempos de reacción se lentifican, y los sentidos como la visión y la audición se vuelven menos agudos. Una respuesta

inmunitaria menos robusta vuelve al individuo envejecido más vulnerable a la enfermedad. Con el tiempo, el animal muere.

¿Por qué los animales más viejos fracasan para reparar el daño a sus cuerpos? ¿El envejecimiento es inevitable? Muchos animales parecen tener *envejecimiento programado*, en el cual características genéticamente determinadas influyen la temporización y la rapidez del envejecimiento. Tal vez el caso más extremo de envejecimiento programado y rápido ocurre en el ratón marsupial (parientes miniatura de los canguros; **FIG. 43-15**). En algunas especies de ratón marsupial, los machos maduran en menos de un año. Después, en un breve apareamiento frenético, se agotan y mueren sólo una o dos semanas después de poner todos sus recursos corporales en grandes testículos,



▲ **FIGURA 43-15 Envejecimiento programado** Después de una o dos semanas de intensa actividad copulatoria, el ratón marsupial macho sufre de enfermedades infecciosas, sangrado interno y gangrena, y muere.



Guardián DE LA SALUD

La placenta: ¿Barrera o puerta abierta?

Los suministros sanguíneos fetal y materno están separados por las paredes de los vellos y los capilares fetales (véase la Fig. 43-12). Acaso la capa protectora más importante sea la cubierta exterior de los vellos coriónicos, que consta de una estructura notable: una delgada célula única gigantesca que contiene miles de millones de núcleos. En un feto a término, esta célula puede tener un área superficial de entre ocho y 13 metros cuadrados, aproximadamente el tamaño del espacio usual de estacionamiento de un automóvil. ¿Por qué una sola célula? Al eliminar las “uniones” entre células, esta capa de una sola célula aísla al feto de muchas sustancias nocivas que pueden estar presentes en la sangre de la madre, desde toxinas y bacterias hasta los leucocitos de la madre, mucho mejor de lo que podría hacer una membrana multicelular. No obstante, muchas moléculas, e incluso algunos microbios infecciosos, todavía pueden moverse de la madre al feto, ya sea directamente a través de esta capa unicelular o a través de vellos dañados ocasionalmente.

Microbios

La mayoría de los microbios que cruzan la placenta deben poder penetrar a través de la membrana plasmática de la capa unicelular en su lado materno, sobrevivir en el citoplasma y luego cruzar a través de la membrana plasmática del lado fetal. La mayoría de las bacterias no pueden cruzar. Las que pueden penetrar a través de la capa celular incluyen *Treponema pallidum*, que causa sífilis, algunos tipos de *Streptococcus* que producen infecciones sanguíneas, y *Listeria*, que con frecuencia se encuentra en alimentos contaminados. Entre los invasores virales se incluyen aquellos que causan herpes genital, rubéola, hepatitis B y VIH. Muchos de estos microbios producen trastornos graves en el feto. Por ejemplo, 30 a 40% de los fetos infectados con sífilis mueren en el útero. *Listeria* puede provocar crecimiento fetal reducido, nacimiento prematuro y meningitis (una infección a veces mortal de las membranas que rodean el cerebro). Las infecciones con alguno de varios tipos de virus pueden producir nacimiento prematuro, retraso mental, defectos oculares y muchos otros trastornos.

Drogas

Muchas drogas medicinales y recreativas son solubles en lípidos y pueden moverse fácilmente a través de las membranas plasmáticas (véase el Capítulo 5), incluidas las de la placenta. Algunas drogas solubles en lípidos pueden dañar al feto. La talidomida, por ejemplo, se prescribió de manera común en Europa a finales de la década de 1950 y principios de la de 1960 para combatir los malestares matutinos durante el embarazo. Sus devastadores efectos sobre los embriones sólo se descubrieron cuando muchos bebés nacieron con extremidades faltantes o extremadamente anormales. A finales de la década de 1980 se descubrió que las mujeres embarazadas que tomaron isotretinoína, un potente medicamento antiacné, tenían mayor riesgo de aborto y nacimiento prematuro. Sus hijos también estaban en riesgo creciente de deformaciones congénitas. Muchas drogas recreativas, como cocaína y metanfetaminas, aumentan el riesgo de aborto, nacimiento prematuro y alumbramiento de infantes con bajo peso natal.

Sustancias tóxicas en humo de cigarrillo

Muchas mujeres que fuman continúan el hábito durante el embarazo, lo que en consecuencia expone a sus hijos en desarrollo a nicotina, monóxido de carbono y un cúmulo de carcinógenos. Estas madres tienen una frecuencia más alta de abortos y tienden a parir infantes con bajo peso. Los niños nacidos de fumadoras tienen mayor incidencia que la normal de problemas conductuales e intelectuales.

Alcohol

El alcohol es soluble tanto en agua como en lípidos. Se disuelve en la sangre y luego pasa fácilmente a través de la placenta: cuando una mujer embarazada bebe la sangre de su hijo no nato tiene la misma concentración de alcohol que su propia sangre. Peor aún: el feto no puede metabolizar el alcohol tan rápidamente como un adulto, de modo que los efectos del alcohol en el feto son mayores y de mayor duración.

De acuerdo con los CDC, aproximadamente 8% de las mujeres estadounidenses beben durante el embarazo. Cada año paren a

muchos espermatozoides y copulación, incluso desconectando sus sistemas inmunitarios y digieren sus músculos para energía. En contraste, las hembras con frecuencia viven un par de años.

En el otro extremo, algunos animales están genéticamente programados para *senescencia despreciable*, en la cual el envejecimiento ocurre de manera extremadamente lenta, si acaso lo hace. Se tienen reportes de tortugas gigantes que tienen 150 a 250 años de edad; el *Sebastes aleutianus* puede

► **FIGURA 43-16 Senescencia despreciable** Las ratas topo desnudas sobreviven con mucho a otros roedores de tamaño similar. Tienen temperaturas corporales, tasas respiratorias y metabolismos mucho más bajos que la mayoría de otros roedores, y casi nunca desarrollan cáncer. Estos factores pueden contribuir a su larga vida.

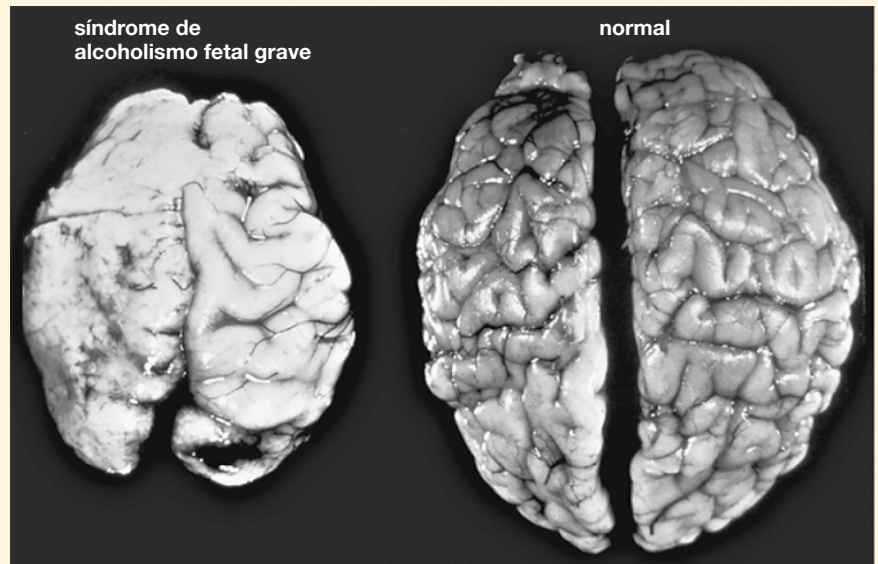


más de 100 mil infantes con una variedad de discapacidades que de manera colectiva se conocen como trastornos del espectro de alcoholismo fetal. Las mujeres que beben durante el embarazo tienden a parir bebés más pequeños con más probabilidad de crecer como personas ansiosas, depresivas o agresivas. Si una mujer embarazada bebe mucho de forma regular (cuatro o más bebidas al día), o participa en abuso de alcohol (cinco o más bebidas a la vez), su hijo tiene un significativo riesgo de desarrollar **síndrome de alcoholismo fetal (SAF)** pleno, incluyendo inteligencia abajo del promedio, hiperactividad, irritabilidad y pobre control de impulsos. Los niños con SAF también pueden tener mermado su crecimiento y presentar defectos del corazón y otros órganos. En casos extremos, los niños afligidos con síndrome de alcoholismo fetal pueden tener cerebros pequeños desarrollados de manera inadecuada (**FIG. E43-2**). El daño es irreversible y puede ser mortal.

Se considera que el síndrome de alcoholismo fetal es la causa más común de retraso mental en Estados Unidos, y es 100% prevenible. La oficina del Jefe Médico Oficial (Surgeon General) de Estados Unidos aconseja a las mujeres embarazadas y a aquellas que tengan probabilidad de quedar embarazadas que eviten por completo el alcohol.

No puede confiarse en que la placenta proteja al embrión

Una mujer embarazada debe suponer que cualquier droga que tome cruzará la placenta hacia su infante en desarrollo. Las etapas cruciales del desarrollo embrionario pueden ocurrir antes de que una mujer incluso se dé cuenta de que está embarazada, de modo que cualquier mujer que intente embarazarse, o que tenga sexo



▲ **FIGURA E43-2 El alcohol deteriora el desarrollo cerebral** La comparación del cerebro de un niño de 2 semanas de edad con síndrome de alcoholismo fetal grave (izquierda) y el cerebro de un niño normal de la misma edad (derecha) muestra los devastadores efectos del alcohol sobre el cerebro en desarrollo.

sin protección, debe tomar las mismas precauciones como si ya estuviera embarazada.

PENSAMIENTO CRÍTICO Demasiadas sustancias pueden pasar a través de la placenta. ¿Por qué crees que es biológicamente útil que los torrentes sanguíneos de feto y madre estén separados por membranas, en lugar de que sus vasos sanguíneos se fusionen en un sistema circulatorio combinado?

vivir al menos 205 años. La rata topo desnuda (**FIG. 43-16**) puede vivir 30 años. Aunque eso puede no parecer demasiado, ratones de tamaño similar y hámsteres enanos por lo general sólo viven de dos a tres años, incluso bajo condiciones ideales; para un roedor, las ratas topo desnudas tienen una vida extremadamente larga.

Durante cientos de años, las personas han intentado demorar el envejecimiento y vivir más tiempo. La atención médica moderna puede evitar o curar muchas enfermedades y corregir o sustituir órganos dañados mediante procedimientos como cirugía de bypass y trasplantes. Algunos cambios en dieta, en particular comer muy pocas cantidades de alimentos altamente nutritivos (llamado de manera eufemística “restricción calórica”), pueden prolongar la vida, al menos en experimentos animales.

Sin embargo, lo que parece ser el máximo de vida humana, casi 130 años, no ha cambiado. ¿Los investigadores pueden aprender los secretos de la senescencia despreciable que gozan las tortugas gigantes, los *S. aleutianus* y las ratas topo desnudas? Si es así, ¿estos hallazgos pueden aplicarse a los seres humanos? ¿Quizá tú vivirás lo suficiente como para descubrirlo!

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- definir *envejecimiento* y describir los mecanismos que se considera lo producen?

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Volver a correr el programa de desarrollo

Si muchos otros animales pueden regenerar partes corporales importantes, ¿por qué los seres humanos no pueden? Bueno, los seres humanos *pueden* regenerar, un poco. Los niños pequeños, hasta más o menos los 10 años de edad, con frecuencia pueden regenerar la punta de un dedo, con uña y todo, que se cortó por accidente, conforme células madre en el muñón cercenado sustituyen las estructuras perdidas. Resultados similares se han reportado en algunos adultos con puntas de dedo cercenadas. Pero la regeneración nunca ocurre, incluso en los niños, si un dedo se corta lo suficiente como para que no quede nudillo. Desde luego, ningún ser humano ha regenerado alguna vez un brazo o pierna perdidos.

Sin embargo, las cosas no son tan desesperanzadoras como esto podría sugerir. Los investigadores intentan descubrir los programas genéticos que corren durante el desarrollo de partes corporales específicas y descubrir cómo activar dichos programas en mamíferos adultos. Una sugerencia asombrosa proviene de los ratones. A diferencia de la mayoría de los ratones, una cepa llamada MRL puede regenerar orejas dañadas, incluidos cartílago, piel y pelo. Los ratones MRL también pueden regenerar parcialmente dedos amputados. Los ratones MRL difieren de otros ratones en muchas formas, incluida

una respuesta inflamatoria reducida a las lesiones, regeneración prolífica de vasos sanguíneos después de una lesión y menor estrés oxidativo. Los ratones MRL también difieren en algunas de las moléculas que controlan el ciclo celular. Algunas de estas características probablemente subyacen a sus habilidades regenerativas. Los ratones son mucho más similares a las personas que las estrellas de mar, las salamandras o las lagartijas, de modo que estudiar los mecanismos de la regeneración en los ratones MRL proporciona la esperanza de que, algún día, pueda descubrirse cómo regenerar partes corporales humanas dañadas o perdidas.

PENSAMIENTO CRÍTICO Los ratones MRL tienen niveles más bajos de una proteína llamada p21 que otros ratones. Dicha proteína está involucrada en el control de la división celular, lo que suprime la división de células con ADN dañado. “Noquear” al gen p21 permite que ratones de otro modo normales regeneren orejas lesionadas. Si alguien diseñara una forma de desactivar selectivamente la proteína p21 en los seres humanos, ¿cuáles pensarías que serían los efectos, tanto para la regeneración como para la salud?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

43.1 ¿Cuáles son los principios del desarrollo animal?

Desarrollo es el proceso mediante el cual un organismo crece y aumenta en organización y complejidad, usando tres mecanismos: (1) multiplicación de células individuales; (2) diferenciación de células hijas, y (3) grupos de células se mueven y organizan en estructuras multicelulares.

43.2 ¿Cómo difieren los desarrollos directo e indirecto?

Los animales experimentan desarrollo o directo o indirecto. En el desarrollo directo, el animal recién nacido es sexualmente inmaduro pero de otro modo parece un adulto pequeño. Los animales con desarrollo directo por lo general o producen grandes huevos llenos con yema o nutren al embrión en desarrollo dentro del cuerpo de la madre. En el desarrollo indirecto, los huevos (que por lo general tienen relativamente poca yema) eclosionan en larvas, que experimentan metamorfosis para convertirse en adultos con formas corporales notablemente diferentes.

43.3 ¿Cómo avanza el desarrollo animal?

El desarrollo animal ocurre en varias etapas. *Clivaje y formación de blástula*: un óvulo fecundado experimenta divisiones celulares con poco crecimiento intermedio. El clivaje resulta en la formación de la mórula, una bola sólida de células. Luego se abre una cavidad dentro de la mórula, que forma una bola hueca de células llamada blástula.

Gastrulación: en la blástula se forma un hoyuelo y las células migran desde la superficie hacia el interior de la bola, lo que con el tiempo forma una gástrula de tres capas. Estas tres capas celulares (ectodermo, mesodermo y endodermo) originan todos los tejidos adultos. *Organogénesis*: las capas celulares de la gástrula forman órganos característicos de la especie animal (véase la Tabla 43-1).

En mamíferos y reptiles (incluidas aves), membranas extraembrionarias (corión, amnios, alantoides y saco vitelino) encierran al embrión en un espacio lleno con fluido y regulan el intercambio de nutrientes y desechos entre el embrión y su ambiente.

43.4 ¿Cómo se controla el desarrollo?

Todas las células de un cuerpo animal contienen un conjunto completo de información genética, aunque diferentes células están especializadas para funciones particulares. Las células se diferencian al estimular y reprimir la transcripción de genes específicos, procesos que están controlados por (1) diferencias en sustancias reguladoras de genes heredados de la madre en su óvulo y/o (2) comunicación química entre las células del embrión, un proceso llamado inducción. Un grupo de genes particularmente importante, llamados genes homeobox, regula la diferenciación de los segmentos corporales y sus estructuras asociadas, como alas o patas.

43.5 ¿Cómo se desarrollan los seres humanos?

Un óvulo humano se fecunda en la trompa uterina. El cigoto resultante se desarrolla en un blastocisto y se implanta en el endometrio. La pared exterior del blastocisto se convierte en el corión y forma la aportación embrionaria a la placenta; en el embrión se desarrolla la masa celular interna y las otras tres membranas extraembrionarias. Durante la tercera y cuarta semanas de gestación, comienza a for-

marse el tracto digestivo, el corazón comienza a latir y aparecen los rudimentos de un sistema nervioso. Hacia el final del segundo mes comenzarán a formarse los órganos principales, y el embrión, ahora llamado feto, parece humano. En los siguientes siete meses antes del nacimiento, el feto sigue creciendo; pulmones, estómago, intestino, riñones y sistema nervioso se agrandan, desarrollan y vuelven funcionales.

El entrelazado del corión del embrión y el endometrio del útero forma la placenta, que ofrece al embrión nutrientes y oxígeno provenientes de su madre, y se lleva sus desechos. La placenta también aísla al embrión de muchas, mas no todas las sustancias potencialmente tóxicas que pueden estar presentes en el sistema circulatorio de la madre.

Durante el embarazo, las glándulas mamarias en las mamas de la madre se agrandan bajo la influencia de estrógeno, progesterona y prolactina. Después de alrededor de nueve meses, las contracciones uterinas se disparan por un complejo interjuego de estiramiento uterino y la liberación de prostaglandina y oxitocina. Como resultado, el útero expulsa al bebé y luego la placenta. Después del parto, el infante comienza a succionar la mama y activa la liberación de prolactina, la cual estimula la producción de leche, y oxitocina, que dispara el flujo de leche hacia el pezón.

43.6 ¿El envejecimiento es la etapa final del desarrollo humano?

El envejecimiento es la acumulación gradual de daño celular (en particular de ADN) a lo largo del tiempo, lo que conduce a pérdida de funcionalidad y, con el tiempo, la muerte. La hipótesis del envejecimiento programado propone que la evolución favoreció procesos genéticos específicos que generan diferentes temporizaciones y tasas de envejecimiento en diferentes animales. Algunas especies animales tienen senescencia despreciable, en la cual el envejecimiento ocurre de manera extremadamente lenta.

Términos clave

alantoides 818	gastrula 816
amnios 818	gastrulación 816
blastocisto 820	genes homeobox 819
blastoporo 816	glándula mamaria 826
blástula 816	huevo amniótico 817
calostro 827	implantación 820
célula madre 822	inducción 818
célula madre adulta (CMA) 822	lactancia 826
célula madre	larva 815
embrionaria (CME) 822	masa celular
célula madre pluripotente	interna 820
inducida (CMPI) 822	membrana
cigoto 815	extraembrionaria 817
clivaje 816	mesodermo 816
corión 818	metamorfosis 815
desarrollo 814	mórula 816
desarrollo directo 814	organogénesis 816
desarrollo indirecto 814	parto 825
diferenciar 814	placenta 824
disco embrionario 822	saco vitelino 818
ectodermo 816	síndrome de alcoholismo
endodermo 816	fetal (SAF) 829
envejecimiento 827	vello coriónico 824
feto 824	yema 815

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- En un huevo reptil, la membrana extraembrionaria que encierra al embrión en un ambiente acuoso es el
 - alantoides.
 - amnios.
 - corión.
 - saco vitelino.
- Los animales con desarrollo indirecto
 - se desarrollan dentro de los cuerpos de sus madres.
 - experimentan metamorfosis desde la etapa larvaria hacia la etapa adulta.
 - incluyen la mayoría de reptiles y mamíferos.
 - por lo general tienen descendencia recién nacida que es similar en apariencia a los adultos de la especie.
- La masa celular interna de un blastocisto humano
 - da lugar al corión.
 - da lugar a la placenta.
 - da lugar al embrión.
 - consta de células enormemente diferenciadas.
- La placenta
 - se forma por el corión y el endometrio del útero.
 - se requiere para la reproducción en vertebrados terrestres.
 - permite la mezcla de los suministros de sangre de la madre y el embrión.
 - se reabsorbe en el cuerpo de la madre después del parto.
- En los seres humanos, ¿en qué etapa del desarrollo embrionario ocurre la implantación en el útero?
 - cigoto
 - mórula
 - blastocisto
 - gastrulación

Llena los espacios

- Un óvulo fecundado, también llamado _____, es una célula muy grande. Uno de los primeros eventos del desarrollo animal es la división de esta célula, un proceso llamado _____, para producir una bola sólida de células mucho más pequeñas, la _____. Pronto, una cavidad se abre en esta bola de células, lo que produce una bola hueca llamada _____. Los movimientos de células en esta bola hueca durante la gastrulación producen las tres capas de tejido embrionario, _____, _____ y _____.
- Las células indiferenciadas que pueden multiplicarse y producir células hijas de muchos tipos diferentes se llaman _____. Las células embrionarias de este tipo pueden diferenciarse en cualquier tipo de célula del cuerpo; se derivan a partir de _____.
- Los genes que controlan el desarrollo de segmentos corporales completos y sus extremidades acompañantes (si las hay) se llaman _____. Por lo general codifican proteínas llamadas _____ que regulan la transcripción de muchos otros genes.
- La producción de leche en las glándulas mamarias es estimulada por una hormona proveniente de la hipófisis

llamada _____. Otra hormona, _____, estimula la contracción tanto de los músculos uterinos durante el parto como los músculos alrededor de las glándulas mamarias lo que causa que éstas expulsen la leche.

Preguntas de repaso

1. Distingue entre desarrollo directo e indirecto y ofrece ejemplos de cada uno.
2. Describe la estructura y función de las cuatro membranas extraembrionarias que se encuentran en reptiles, incluidas las aves. ¿Estas cuatro están presentes en los mamíferos placentarios? ¿En qué formas sus papeles son semejantes en reptiles y mamíferos? ¿Cómo difieren?
3. ¿Qué es gastrulación? Describe la gastrulación en anfibios.
4. Menciona dos estructuras derivadas cada una de las tres capas de tejido embrionario: endodermo, ectodermo y mesodermo.
5. Describe inducción.
6. En los seres humanos, ¿dónde se da la fecundación y qué etapas de desarrollo ocurren antes de que el óvulo fecundado llegue al útero?
7. Describe cómo el blastocisto humano origina al embrión y sus membranas extraembrionarias.

8. Explica cómo la estructura de la placenta evita la mezcla de la sangre fetal y materna mientras permite el intercambio de sustancias entre la madre y el feto.
9. ¿Cómo los cambios en la mama preparan a la madre para nutrir a su recién nacido? ¿Cómo influyen las hormonas en estos cambios y estimulan la producción de leche?

Aplicación de conceptos

1. Una investigadora obtiene dos embriones de rana en la etapa gástrula del desarrollo. Ella remueve con cuidado un cúmulo de células de una ubicación que sabe que usualmente se convertiría en tejido de tubo neural y los trasplanta en una segunda gástrula en un lugar que por lo regular se convertiría en piel. ¿La segunda gástrula desarrolla dos tubos neurales? Explica tu respuesta.
2. En casi todos los animales que producen huevos con muy poca yema, la etapa de la blástula es de forma casi esférica. Sin embargo, los óvulos mamíferos casi no contienen yema pero tienen discos embrionarios planos, que experimentan gastrulación en forma muy parecida a como lo hacen las blástulas esféricas. Propón una explicación para esta diferencia en forma.



UNIDAD 6

Anatomía y fisiología de las plantas

Las flores deleitan a los observadores humanos, pero la verdadera función de la mayoría de ellas es atraer a los polinizadores animales.

“Las planicies están decoradas con mis hermosos colores, y el aire está perfumado con mi fragancia.”

— KHALIL GIBRAN
Canción de la flor XXIII

44

ANATOMÍA DE LAS PLANTAS Y TRANSPORTE DE NUTRIMENTOS



Los ardientes colores rojos de las hojas de arce en otoño son una delicia para los turistas, ¿pero cómo estos colores benefician a los árboles?

ESTUDIO DE CASO

Otoño en Vermont

CADA VERANO, más de 3.5 millones de “mirones de hojas” viajan hacia Vermont para admirar los sorprendes árboles rojos, amarillos y anaranjados. El resto de Nueva Inglaterra, así como la parte norte de Nueva York y el sureste de Canadá, también reciben visitantes atraídos por las asombrosas exhibiciones de los colores otoñales. Pequeños poblados anidados en los valles del norte de los montes Apalaches recogen una abundante cosecha de dólares de turistas a partir del follaje otoñal. Pero, ¿qué hay con los árboles? Los colores no evolucionaron para entretener visitantes. Los cambiantes colores presuntamente ayudan a los árboles en alguna forma, ¿pero cómo?

Durante la mayor parte de la época de crecimiento, las hojas desde luego son verdes, coloreadas por las moléculas de clorofila que son esenciales para la fotosíntesis. Otros pigmentos son responsables de los colores de otoño en las hojas de los árboles y arbustos caducifolios. Los carotenoides, por ejemplo, son los pigmentos

responsables de las hojas otoñales amarillas y anaranjadas (así como de los brillantes colores de narcisos, caléndulas, naranjas y zanahorias). Las hojas verdes contienen carotenoides, que auxilian a la fotosíntesis al absorber algunos colores de luz que no puede incorporar la clorofila. Y si la luz solar es muy brillante a mitad del verano, los carotenoides vacían algo de la energía, lo que protege a las moléculas de clorofila ante daños. Pigmentos llamados antocianinas producen los colores rojos en las hojas de otoño. A diferencia de los carotenoides, las antocianinas no están presentes en la mayoría de las hojas durante el verano, porque sólo se sintetizan en el otoño.

Los colores del otoño incitan un cúmulo de preguntas acerca de las plantas y sus hojas. ¿Por qué las hojas de los árboles caducifolios son grandes y aplanadas, y por qué se desprenden en el verano? ¿Por qué cambian de color antes de caer? ¿Por qué los carotenoides son visibles sólo en el otoño? ¿Por qué la selección natural favorecería las plantas que gastan energía sintetizando antocianinas en hojas que están a punto de caer?

DE UN VISTAZO

- 44.1** ¿Cómo está organizado el cuerpo de las plantas?
- 44.2** ¿Cómo crecen las plantas?
- 44.3** ¿Cuáles son los tejidos diferenciados y tipos de células de las plantas?

- 44.4** ¿Cuáles son las estructuras y funciones de las hojas?
- 44.5** ¿Cuáles son las estructuras y funciones de los tallos?
- 44.6** ¿Cuáles son las estructuras y funciones de las raíces?

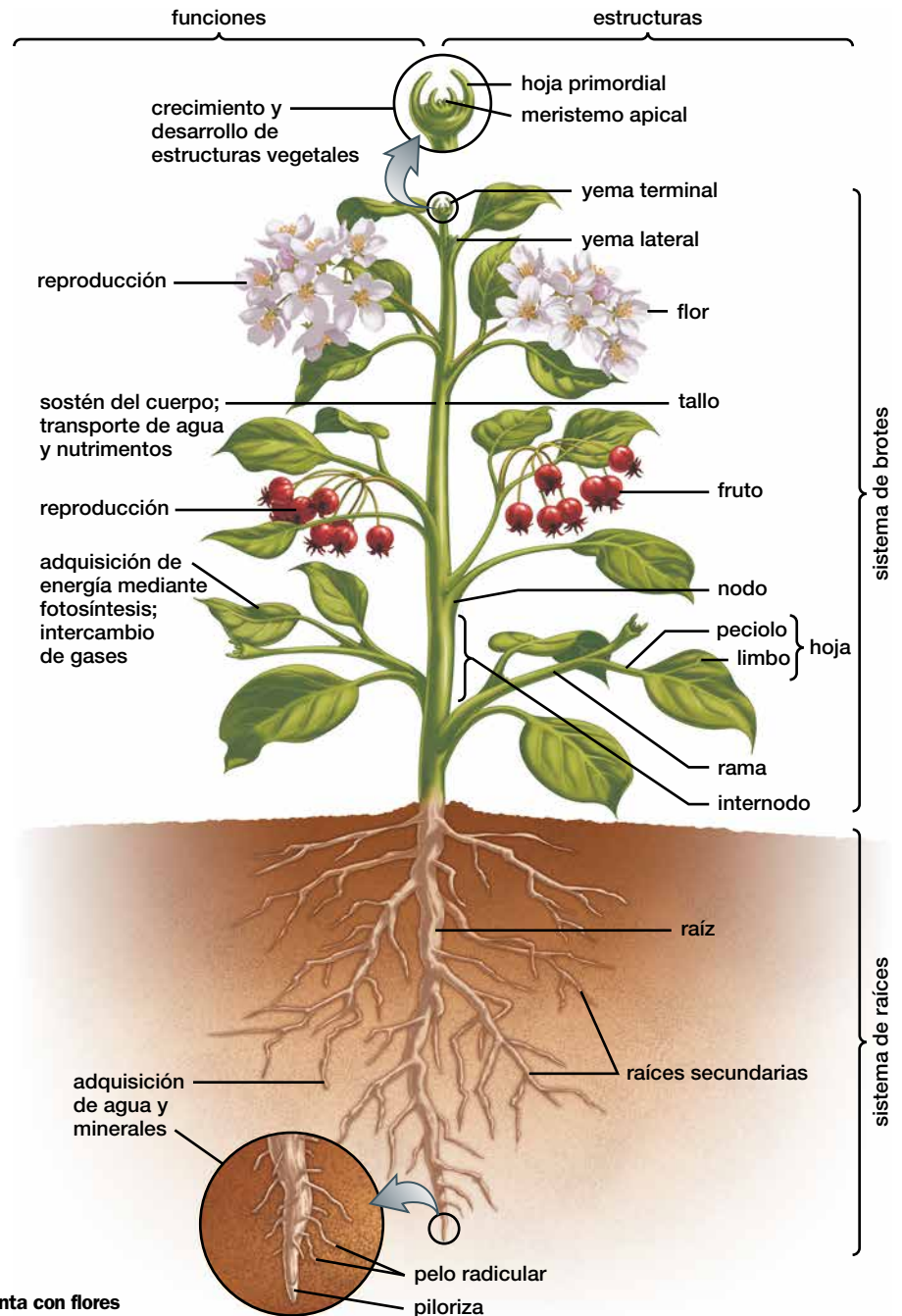
- 44.7** ¿Cómo adquieren nutrientes las plantas?
- 44.8** ¿Cómo las plantas mueven agua y minerales desde las raíces hacia las hojas?
- 44.9** ¿Cómo transportan azúcares las plantas?

44.1 ¿CÓMO ESTÁ ORGANIZADO EL CUERPO DE LAS PLANTAS?

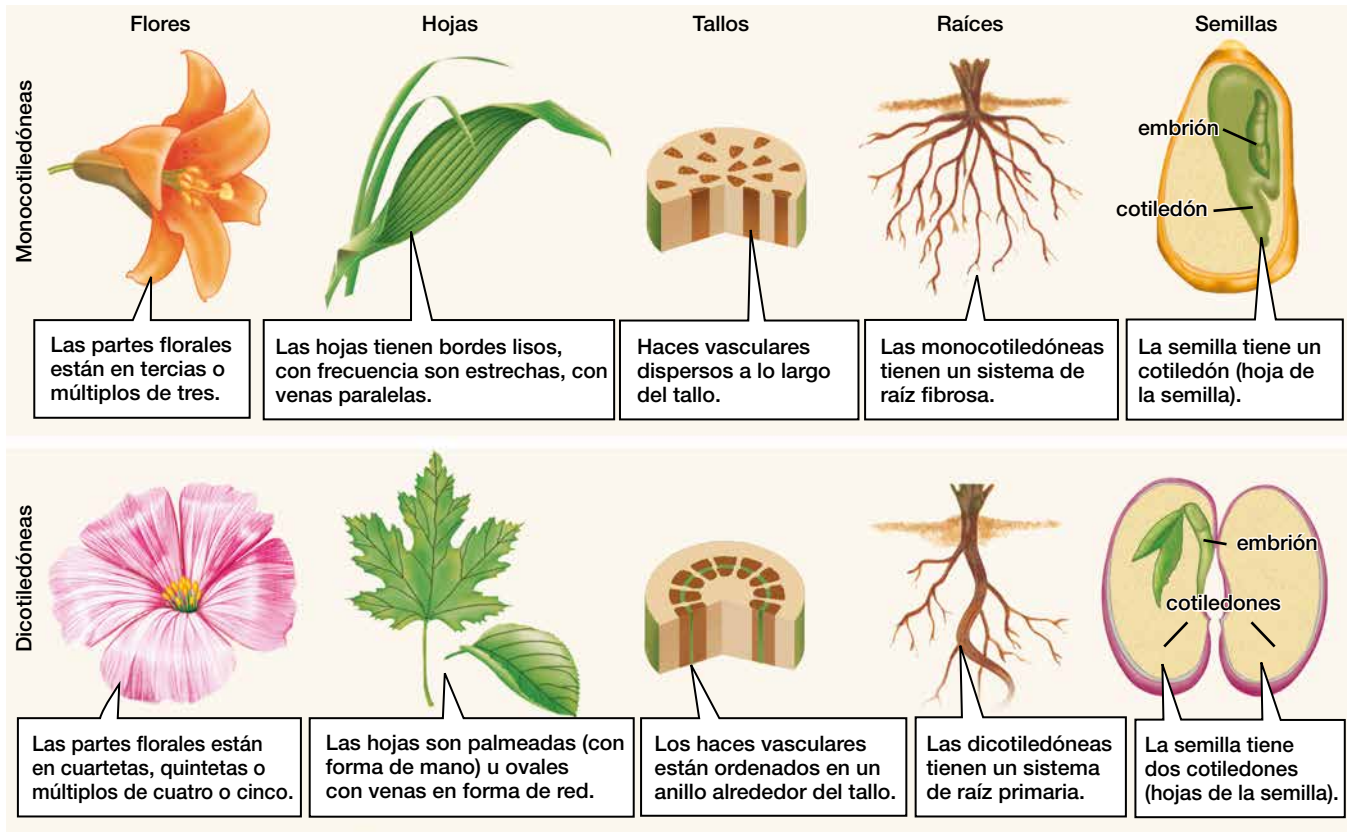
La mayoría de las personas admira los campos de flores silvestres y arboledas de secuoyas gigantes, pero rara vez se detiene a pensar acerca de las adaptaciones que les permiten a estas plantas prosperar. Las plantas no pueden moverse para buscar alimento o agua, escapar de depredadores, evitar el invierno, o encontrar una pareja sexual. Sin embargo, los sauces enanos sobreviven en la dura tundra de Alaska, los mangles se asientan en las aguas saladas a lo largo de las costas de los trópicos, y los cactus soportan el abrasador calor del desierto Mojave. La evolución ha producido una gran variedad de distintos tipos de plantas (véase el Capítulo 22). Este capítulo se enfocará sobre todo en las plantas con flores, o angiospermas, el grupo de plantas más difundido y diverso.

Los cuerpos de las plantas con flores están compuestos por dos partes principales: el sistema de raíces y el sistema de brotes (**FIG. 44-1**). El **sistema de raíces** consta de todas las raíces de una planta. Las **raíces** son porciones ramificadas del cuerpo de una planta, por lo general incrustadas en el suelo, que usualmente realizan seis funciones principales: (1) anclan la planta en el suelo; (2) absorben agua y minerales del suelo; (3) transportan agua, minerales, azúcares y hormonas hacia y desde el brote; (4) almacenan azúcares y almidones excedentes; (5) producen hormonas, y (6) interactúan con los hongos y bacterias del suelo que ayudan a la planta a adquirir nutrientes.

El **sistema de brotes** consta de tallos, hojas, yemas, flores y frutos, y por lo general crece bajo el suelo. Este sistema realiza cinco



► **FIGURA 44-1** Estructuras y funciones de una planta con flores típica. Será útil consultar de nuevo esta figura conforme leas el resto del capítulo.



▲ **FIGURA 44-2** Características de monocotiledóneas y dicotiledóneas

funciones principales: (1) captura energía de luz solar y sintetiza azúcares durante la fotosíntesis; (2) transporta materiales hacia y desde varias partes de la planta; (3) almacenan azúcares y almidones excedentes; (4) reproducen, y (5) producen hormonas. Las principales estructuras de sostén de un brote son los **tallos**, que tienen yemas, hojas y (en épocas) flores y frutos (véase la Fig. 44-1). Una **yema** es un brote embrionario. Diferentes tipos de brotes pueden producir ramas, flores o crecimiento adicional en lo alto de un tallo existente. Las hojas son los principales sitios de fotosíntesis en la mayoría de las plantas. Las flores son los órganos reproductores de las plantas, y producen semillas encerradas en frutos que protegen las semillas en desarrollo y con frecuencia ayudan a dispersarlas (véase el Capítulo 45).

La Tierra sostiene una sorprendente diversidad de plantas con flores, desde los tiernos tulipanes hasta los espinosos cactus, desde los céspedes cortos hasta los altos robles. Sin embargo, todas las plantas con flores pueden colocarse en uno de dos grandes grupos, llamados monocotiledóneas y dicotiledóneas (**FIG. 44-2**). Las **monocotiledóneas** incluyen lirios, narcisos, tulipanes, palmas y una gran variedad de céspedes, no sólo los familiares céspedes de los jardines, sino también trigo, arroz, maíz, avena y bambú. Las **dicotiledóneas** incluyen casi a todas las plantas de “hojas anchas”, como los árboles y arbustos caducifolios, la mayoría de los vegetales, cactus y muchas de las plantas cuyas flores adornan los campos y jardines.

Existen varias diferencias entre monocotiledóneas y dicotiledóneas en los sistemas de raíces y de brotes. Por ejemplo, las monocotiledóneas en general tienen hojas largas y delgadas y raíces fibrosas frondosas (piensa en los céspedes), mientras que

las dicotiledóneas tienen hojas más anchas y raíces principales gruesas (como en los dientes de león o las zanahorias). Sin embargo, la característica que da nombre a los grupos es el número de *cotiledones*. Las monocotiledóneas tienen un solo cotiledón (del griego *mono*, uno), y las dicotiledóneas tienen dos (del griego *di*, dos). Un cotiledón es la parte de un embrión vegetal que absorbe y con frecuencia almacena reservas de alimento en la semilla y luego transfiere el alimento al resto del embrión cuando la semilla brota. Cuando comes un cacahuete, cada mitad de la “nuez” consta casi por completo de un cotiledón, que almacenó almidón y grasas que impulsan el crecimiento de una semilla de cacahuete. A los cotiledones con frecuencia se les llama “hojas de semilla”, porque en ocasiones se convierten en las primeras hojas fotosintéticas verdes durante la germinación de la semilla (lo que se describe en el Capítulo 45).

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- mencionar las principales funciones de brotes y raíces?
- distinguir entre monocotiledóneas y dicotiledóneas?

44.2 ¿CÓMO CRECEN LAS PLANTAS?

Los animales y las plantas se desarrollan en formas radicalmente diferentes. En la madurez, los animales de una especie dada se parecen entre sí en su tamaño y forma básicos. En contraste, la mayoría de las plantas con flores crecen a lo largo de sus vidas, y responden a varios estímulos ambientales. Como resultado,

muchas nunca alcanzan un tamaño corporal estable o una forma precisa, una propiedad llamada **crecimiento indeterminado**. Más aún: mientras que los animales jóvenes crecen al aumentar todas las partes de sus cuerpos, la mayoría de las plantas se vuelven más largas o más altas sólo en las puntas de sus ramas y raíces.

Las plantas están compuestas por dos tipos fundamentalmente diferentes de células: células meristemo y células diferenciadas. Las **células meristemo**, como las células madre de los animales, no están especializadas y son capaces de división celular mitótica (véase el Capítulo 9). La mayoría de sus células hijas pierden la capacidad de dividirse y se transforman en **células diferenciadas** con estructuras y funciones especializadas.

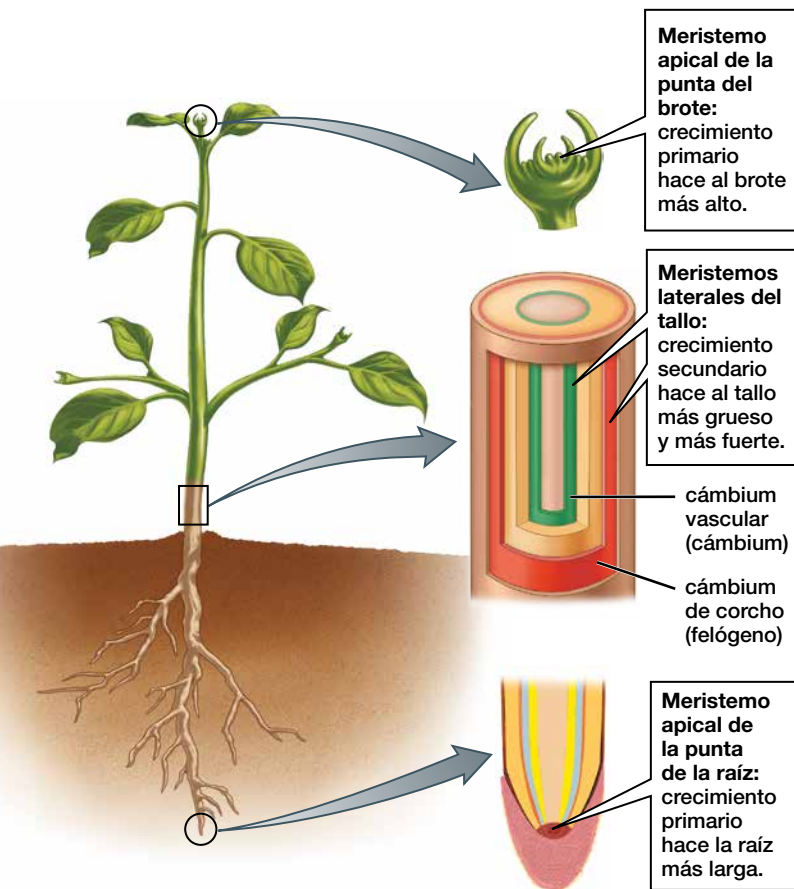
Las plantas crecen como resultado de la división de meristemos que se encuentran en dos ubicaciones generales en el cuerpo de la planta (**FIG. 44-3**). Los **meristemos apicales** (del latín *apex*, punta) se ubican en las puntas de raíces y brotes, y (en las dicotiledóneas) también en las puntas de las ramas. El crecimiento producido por los meristemos se llama **crecimiento primario**, que incluye un aumento en la altura o la longitud de un brote o raíz así como el desarrollo de partes especializadas de la planta, como hojas y yemas. El crecimiento primario a partir de los meristemos apicales explica por qué un columpio amarrado a la rama de un árbol no suba más desde el piso con el curso de los años: un árbol crece más alto conforme su tallo principal se alarga en la punta y crece más ancho conforme sus ramas se extienden desde sus puntas. Los **meristemos laterales** son

¿TE HAS PREGUNTADO...

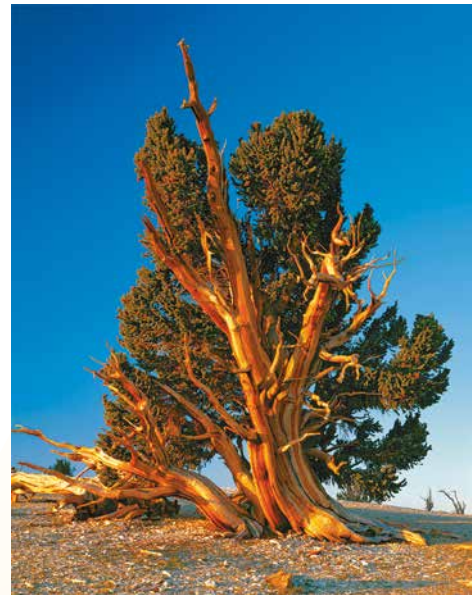
Algunos árboles, como las secuoyas gigantes y los pinos de conos erizados, pueden vivir

más de mil años; el pino de conos erizados más antiguo conocido, llamado Matusalén, ¡tiene más de 4800 años de edad! ¿Qué permite esta longevidad extrema? (1) Las partes esenciales están diseminadas a lo largo del árbol y no concentradas en una sola ubicación como un cerebro o un corazón. Si una rama o parte de una raíz muere, el resto del árbol vive. (2) Puesto que sus meristemos nunca dejan de producir nuevas células, los árboles siempre tienen algunas raíces y ramas jóvenes. (3) Muchos árboles producen resinas u otras sustancias que evitan ataques de bacterias u hongos. (4) Los árboles antiguos con frecuencia viven en ambientes fríos o secos, lo cual limita el crecimiento de bacterias y hongos y reducen la broza que puede incendiarse y quemar los árboles. Salvo accidentes como el golpe de un relámpago o los grandes cambios climáticos, un pino de conos erizados, que tiene todas estas ventajas, potencialmente podría vivir durante decenas de miles de años.

cómo pueden vivir tanto tiempo los árboles?



▲ **FIGURA 44-3 Meristemos** Una dicotiledónea tiene meristemos apicales en las puntas de los brotes, ramas, raíces y raíces secundarias. Meristemos laterales aparecen como cilindros en raíz y brotes en plantas leñosas.



cilindros concéntricos de meristemo que se extienden a través de las raíces, tallos y ramas de muchas plantas dicotiledóneas, pero están ausentes en la mayoría de las monocotiledóneas. La división celular en los meristemos laterales y la diferenciación de las células hijas resultantes producen **crecimiento secundario**, en general un aumento en el diámetro y fuerza de raíces y brotes. El crecimiento secundario ocurre en las plantas leñosas, incluidos árboles caducifolios, muchos arbustos y la mayoría de las coníferas como pinos y píceas. Algunas plantas leñosas se vuelven muy altas y gruesas y pueden vivir durante cientos o, en raras ocasiones, miles de años. El crecimiento secundario es por lo que la rama que sostiene un columpio, el tronco del árbol que sostiene la rama y las raíces que soportan todo el árbol se vuelven más gruesos y más fuertes con el correr de los años.

Muchas plantas, como fresas, céspedes y flores anuales de jardín, no experimentan crecimiento secundario. Como puedes predecir, la mayoría de las plantas que carecen de crecimiento

secundario tienen cuerpos blandos y tallos cortos y flexibles que sobreviven durante una época de crecimiento.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar la diferencia entre células meristemo y células diferenciadas?
- describir los crecimientos primario y secundario?

44.3 ¿CUÁLES SON LOS TEJIDOS DIFERENCIADOS Y TIPOS DE CÉLULAS DE LAS PLANTAS?

Conforme las células de meristemo apical se diferencian, producen varios tipos de células. Cuando uno o más tipos de células especializadas trabajan en conjunto para realizar una función específica, como conducir agua y minerales, forman un **tejido**. Los grupos funcionales de más de un tejido se llaman **sistemas de tejidos**. El cuerpo de la planta está formado por tres sistemas de tejidos: el sistema de tejido fundamental, el sistema de tejido dérmico y el sistema de tejido vascular, cada uno de los cuales se extiende de manera continua a través de raíces, tallos y hojas (TABLA 44-1).

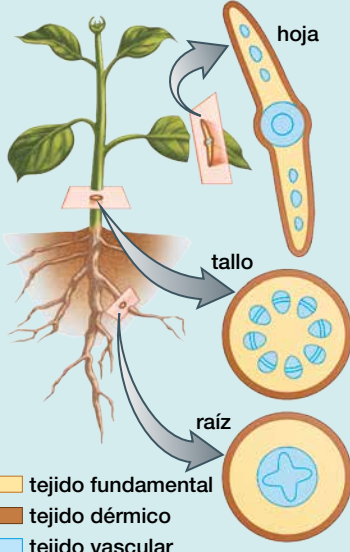
El sistema de tejido fundamental constituye la mayor parte del cuerpo de la planta joven

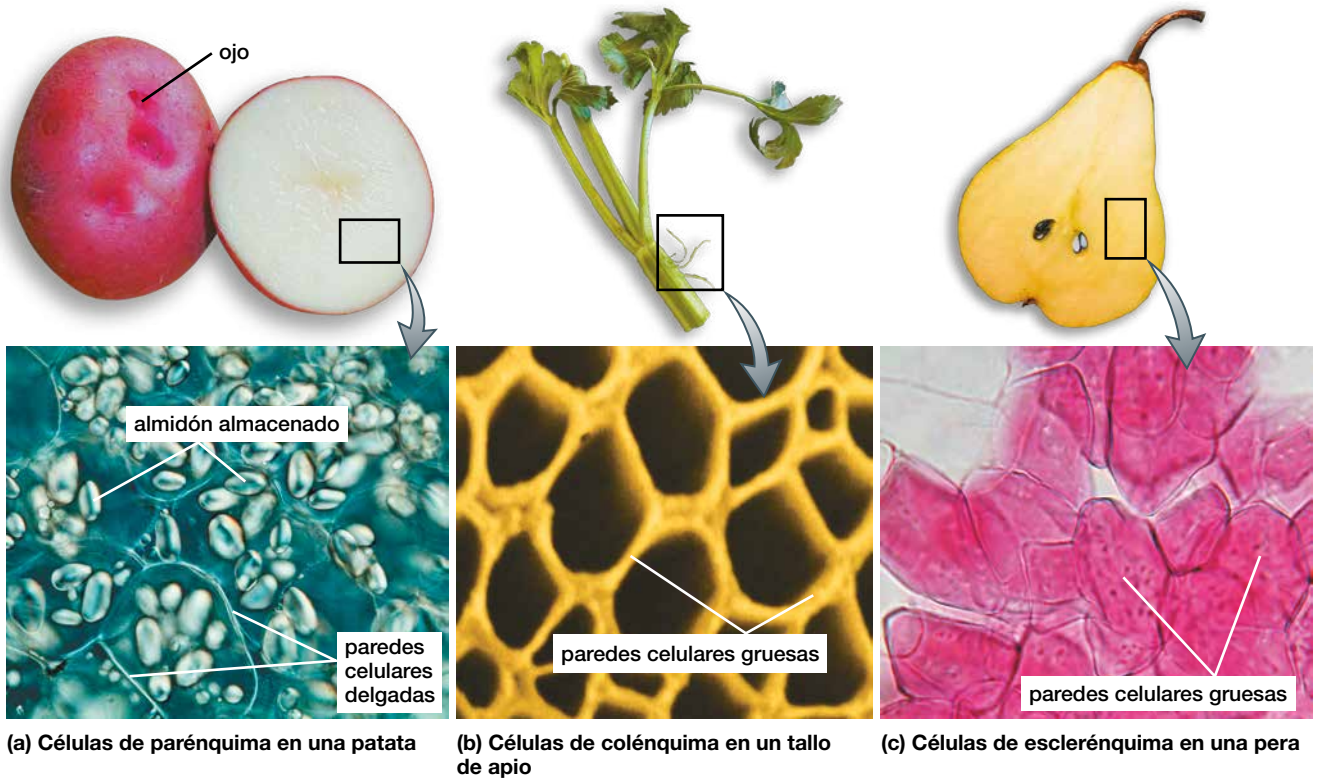
La mayor parte del cuerpo de una planta joven consta de células del **sistema de tejido fundamental**. Existen tres tipos de tejido dentro del sistema de tejido fundamental, cada uno compuesto por un solo tipo de célula: parénquima, colénquima o esclerénquima. Estos tejidos pueden distinguirse entre sí mediante sus paredes celulares y si permanecen vivos en la planta madura. El **tejido parénquima** consta de células de parénquima vivas con paredes celulares delgadas y diversas funciones (FIG. 44-4a).

Las células de parénquima realizan la mayor parte de las actividades metabólicas de la planta, incluyendo fotosíntesis, secreción de hormonas y almacenamiento de alimento. Las estructuras de almacenamiento, incluidas patatas, semillas, frutos (como manzanas y peras), y raíces como zanahoria, están abarrotadas con células de parénquima que contienen varios tipos de azúcares y almidones. Las células de parénquima con pared delgada, infladas con agua, también ayudan a sostener los cuerpos de muchas plantas no leñosas. Las plantas domésticas se marchitan si olvidas regarlas porque sus células de parénquima se desinflan. Las células de parénquima también se encuentran en los sistemas de tejido dérmico y vascular.

El **tejido colénquima** está compuesto por células de colénquima vivas que por lo general son alargadas, con paredes celulares con grosor irregular, pero todavía flexibles (FIG. 44-4b). Las células de colénquima absorben nutrimentos. También forman un tipo de esqueleto flexible que ayuda a sostener los cuerpos de las plantas jóvenes y no leñosas, lo que les proporciona fortaleza flexible contra las fuerzas de flexión, como el viento. El colénquima también endurece las venas gruesas de las hojas y los tallos de las hojas, o *peciolos*, de todas las plantas. Por ejemplo, los tallos de apio (que en realidad son peciolos extremadamente gruesos) están sostenidos mediante “costillas” compuestas de haces de células de colénquima ubicados justo abajo de las células dérmicas exteriores; estos haces forman las cuerdas del apio que pueden enredarse en tus dientes.

El **tejido esclerénquima** está compuesto por células de esclerénquima con paredes celulares gruesas (FIG. 44-4c). Como el colénquima, las células de esclerénquima sostienen y fortalecen el cuerpo de la planta. Sin embargo, a diferencia de las células de colénquima y parénquima, las células de esclerénquima mueren después de que se diferencian, lo que deja detrás sus paredes celulares como una fuente de apoyo. El tejido esclerénquima forma las cáscaras de las nueces y la cubierta exterior de las semillas de durazno. Dispersas a lo largo de las células de parénquima en la carne de una pera, las células de esclerénquima dan a las peras su textura arenosa. Las células de esclerénquima también contribuyen al tejido vascular y forman un importante componente de la madera.

TABLA 44-1 Sistemas de tejidos de las plantas			
Tipo	Tejidos dentro del sistema de tejido	Funciones	Ubicaciones de los sistemas de tejidos
Sistema de tejido fundamental	Parénquima	Fotosíntesis (hojas y tallos jóvenes); almacena nutrimentos; soporte a plantas no leñosas; secreta hormonas; contribuye con los sistemas de tejido dérmico y vascular	
	Colénquima	Almacena nutrimentos; sostiene los cuerpos de las plantas no leñosas y todos los tallos de hojas	
	Esclerénquima	Sostiene el cuerpo de la planta como fibras de fortalecimiento tanto en xilema como en floema; sus paredes celulares son un componente principal de la madera y las cáscaras de nueces	
Sistema de tejido dérmico	Epidermis	Protege las superficies de la planta; regula el movimiento de O ₂ , CO ₂ y agua entre la planta y el aire o el suelo	
	Peridermo (crecimiento secundario)	Engrosa tallos y raíces con una capa de corcho protector	
Sistema de tejido vascular	Xilema	Transporta agua y minerales disueltos desde la raíz hasta el brote	■ tejido fundamental ■ tejido dérmico ■ tejido vascular
	Floema	Transporta azúcares y otras moléculas orgánicas (incluyendo aminoácidos, proteínas y hormonas) a lo largo del cuerpo de la planta.	



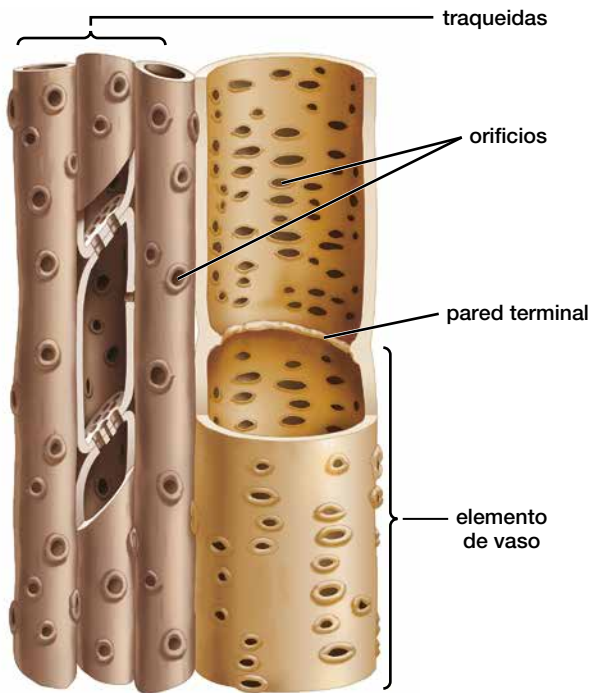
▲ **FIGURA 44-4 Tejido fundamental** (a) Las células de parénquima están vivas, con paredes celulares delgadas. Realizan muchas funciones, incluyendo fotosíntesis, secreción de hormonas y almacenamiento. (b) Las células de colénquima están vivas y tienen paredes celulares gruesas, pero un poco flexibles, que ayudan a sostener el cuerpo de la planta. (c) Las células de esclerénquima tienen paredes celulares gruesas y duras, y mueren después de que se diferencian.

El sistema de tejido dérmico cubre el cuerpo de la planta

El **sistema de tejido dérmico** (del latín *dermos*, piel) cubre y protege todo el cuerpo de la planta. Las células del tejido epidérmico, llamadas de manera colectiva **epidermis**, forman la capa celular más externa que cubre las hojas, tallos y raíces de las plantas jóvenes y los nuevos crecimientos en las plantas viejas (véase la Fig. 44-8). La epidermis en general está compuesta por células epidérmicas aplanadas con pared delgada, firmemente empaquetadas, que carecen de cloroplastos. Algunas células epidérmicas producen **tricomas**, proyecciones que pueden ser o excrecencias de una sola célula o multicelulares. Las tricomas tienen varias formas y funciones. Algunas tricomas (como los pelos radiculares) absorben agua, otras forman un recubrimiento velludo sobre las hojas, y algunas (como las fibras de algodón; **FIG. 44-5**) emergen de la epidermis de las semillas y ayudan a su dispersión. Las partes sobre tierra de una planta están cubiertas con una **cutícula** cerosa impermeable secretada por células epidérmicas. La cutícula reduce la evaporación del agua de la planta y ayuda a protegerla de patógenos. Como se describe más adelante, células guardianas especializadas regulan el movimiento de vapor de agua, O_2 y CO_2 a través de la epidermis en tallos y hojas. En las plantas leñosas, un tipo de tejido dérmico protector llamado **peridermo** sustituye el tejido epidérmico en raíces y tallos conforme experimentan crecimiento secundario (véase la Sección 44.5).



▲ **FIGURA 44-5** Las fibras de algodón son tricomas epidérmicos producidas en las semillas



▲ **FIGURA 44-6 Xilema** El xilema contiene dos tipos de células conductoras: traqueidas y elementos de vaso. Las traqueidas son delgadas con extremos inclinados; los elementos de vaso son mucho más grandes en diámetro y por lo general tienen extremos romos. Tanto los extremos como los lados de traqueidas adyacentes están conectados mediante orificios. Los orificios en sus paredes laterales también conectan las traqueidas y los elementos de vaso.

El sistema de tejido vascular transporta agua y nutrientes

El **sistema de tejido vascular** de las plantas conduce agua y sustancias disueltas a lo largo del cuerpo de la planta. Consta de dos tejidos conductores: xilema y floema. Estos tejidos contienen células conductoras especializadas y con frecuencia incluyen células de esclerenquima para agregar soporte y células de parénquima que almacenan varios materiales. El enfoque en este texto será sobre las células conductoras que son únicas al tejido vascular.

El xilema transporta agua y minerales disueltos desde las raíces hacia el resto de la planta

El **xilema** transporta agua y minerales disueltos desde las raíces hacia todas las partes del sistema de brotes. El xilema contiene dos tipos de células conductoras especializadas: traqueidas y elementos de vaso (**FIG. 44-6**). Tanto las traqueidas como los elementos de vaso desarrollan paredes celulares gruesas y luego mueren, lo que deja detrás tubos huecos de pared celular no viva. Estos tubos están perforados con **orificios**, que son delgados hoyuelos porosos en las paredes celulares. Los orificios permiten que agua y minerales pasen entre las células conductoras del xilema, y también hacia células adyacentes del cuerpo de la planta.

Las **traqueidas** son células delgadas y alargadas con extremos inclinados que se traslapan, conectados mediante orificios.

Los **elementos de vaso**, que son más grandes en diámetro que las traqueidas, forman tuberías llamadas **vasos**. Los elementos

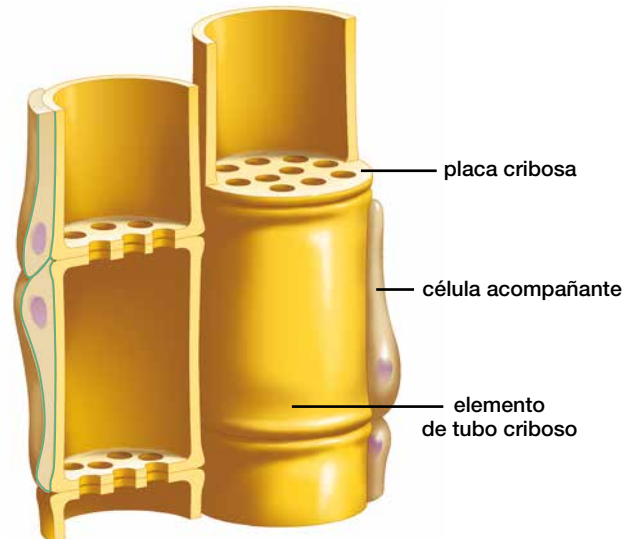
de vaso están apilados extremo con extremo, y sus paredes terminales adyacentes pueden estar perforadas con grandes agujeros, o las paredes terminales pueden desintegrarse por completo, lo que deja un tubo abierto, como se ilustra en la Figura 44-6.

El floema transporta azúcares disueltos y otras moléculas orgánicas a lo largo del cuerpo de la planta

El **floema** transporta soluciones que contienen moléculas orgánicas, incluidos azúcares, aminoácidos y hormonas, desde las estructuras que los sintetizan hasta aquellas que los usan. A diferencia del xilema, en el cual los fluidos realizan un viaje de un sentido de raíz a brote, el floema transporta fluidos arriba o abajo de la planta, hacia o desde las hojas y raíces, dependiendo del estado metabólico de varias partes de la planta en un momento dado.

El floema contiene dos tipos de células que colaboran en la conducción de soluciones ricas en azúcar y otros nutrimentos orgánicos: elementos de tubo criboso y células acompañantes (**FIG. 44-7**). Los **elementos de tubo criboso** están unidos extremo con extremo para formar tuberías llamadas tubos cribosos. Conforme los elementos de tubo criboso maduran, pierden sus núcleos y la mayoría de sus otras organelas, lo que deja detrás sólo una delgada capa de citoplasma que recubre la membrana plasmática. La unión entre dos elementos de tubo criboso se llama **placa cribosa**. Aquí, los poros recubiertos con membrana conectan los interiores de los elementos de tubo criboso, lo que permite al fluido moverse de una célula a la siguiente.

¿Cómo los elementos de tubo criboso pueden mantener y reparar sus membranas plasmáticas cuando carecen de núcleos y la mayoría de las otras organelas? El soporte de vida de los elementos de tubo criboso lo ofrecen las **células acompañantes**, que están conectadas a los elementos de tubo criboso mediante



▲ **FIGURA 44-7 Floema** El sistema conductor del floema consta de elementos de tubo criboso, apilados extremo con extremo. Donde se unen a las placas cribosas, grandes poros recubiertos con membrana permiten al fluido moverse entre ellos. Cada elemento de tubo criboso tiene una célula acompañante que lo nutre y regula su función.

poros llamados **plasmodesmos** (véase el Capítulo 5). Las células acompañantes suministran a los elementos de tubo criboso proteínas y compuestos de alta energía como el ATP.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- mencionar los tres sistemas de tejidos en las plantas con flores y describir sus ubicaciones en el cuerpo de la planta?
- describir los tipos de células en cada sistema de tejido y explicar sus funciones?
- explicar la diferencia entre xilema y floema, tanto en estructura como en función?

44.4 ¿CUÁLES SON LAS ESTRUCTURAS Y FUNCIONES DE LAS HOJAS?

Una **hoja** típica consta de una gran porción plana, el **limbo**, conectado al tallo mediante un pedúnculo llamado **pecíolo**. Dentro del limbo y el pecíolo, xilema y floema conectan la hoja al sistema vascular del resto de la planta (**FIG. 44-8**).

Las hojas son las principales estructuras fotosintéticas de la mayoría de las plantas. La fotosíntesis usa la energía de la luz solar (capturada mediante clorofila) para convertir agua (H_2O) y dióxido de carbono (CO_2) en azúcar, lo que libera oxígeno (O_2) como subproducto (véase el Capítulo 7). El agua se absorbe del suelo mediante las raíces de una planta y se transporta a las hojas, y el CO_2 entra a las hojas del aire. Podrías pensar que la máxima fotosíntesis ocurre en una hoja porosa (que permitiría al CO_2 difundirse con facilidad del aire hacia la hoja) con una gran área superficial (que interceptaría la mayor parte de la luz solar). Sin embargo, en un día caluroso y seco, una planta con grandes hojas porosas puede perder más agua a través de evaporación de la que podría sustituir desde el suelo, lo que amenaza a toda la planta con la muerte por deshidratación. Por tanto, la estructura de las hojas refleja un elegante compromiso entre la necesidad

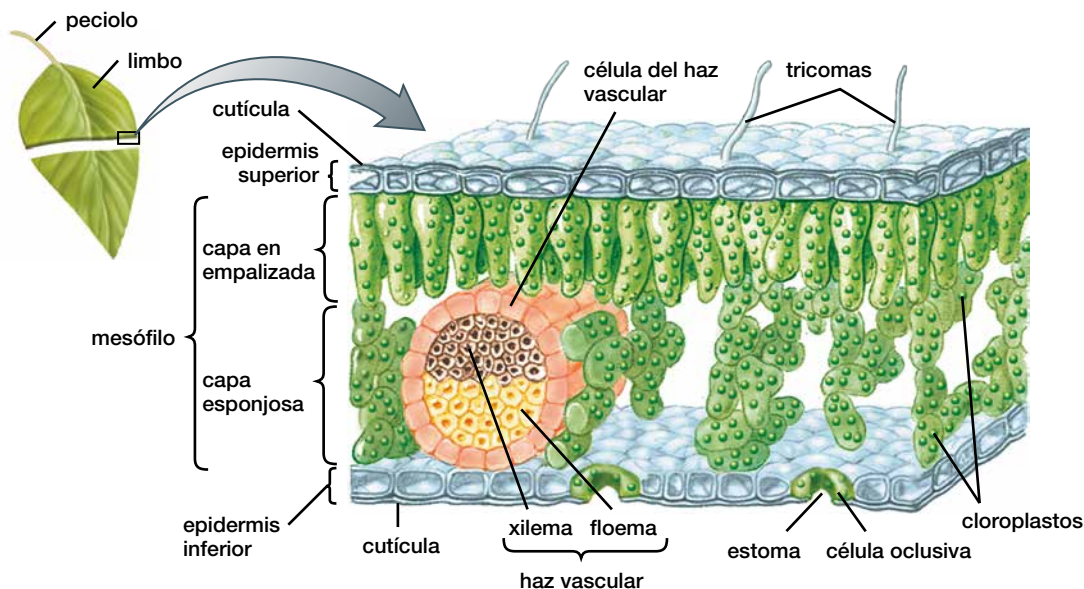
de adquirir luz solar y CO_2 y la de conservar agua. La mayoría de las hojas tienen una gran superficie relativamente impermeable, con poros que pueden abrirse para admitir CO_2 y cerrarse para restringir la evaporación del agua, según lo requiera.

La epidermis regula el movimiento de gases hacia y desde una hoja

La epidermis de la hoja consta de una capa de células transparentes no fotosintéticas que secretan una cutícula cerosa sobre sus superficies exteriores. La cutícula es casi impermeable y reduce la evaporación del agua desde la hoja. Células epidérmicas de muchos tipos de hojas tienen tricomas, que realizan varias funciones; por ejemplo, las tricomas pueden reducir la evaporación del agua, reflejar la radiación ultravioleta dañina, o disuadir a los insectos depredadores. La epidermis y la cutícula están perforadas con aberturas llamadas **estomas** que regulan la difusión de CO_2 , O_2 y vapor de agua hacia y desde la hoja. La mayor parte están en la epidermis inferior sombreada para minimizar la evaporación. Un estoma consta de dos **células oclusivas** con forma de salchicha que encierran, y ajustan el tamaño de, el poro entre ellas. A diferencia de otras células epidérmicas, las células oclusivas contienen cloroplastos y realizan la fotosíntesis.

La fotosíntesis ocurre en las células mesófilas

Células epidérmicas transparentes permiten que la luz solar llegue al **mesófilo** ("mitad de la hoja"), que consta de células de parénquima holgadamente empaquetadas que contienen cloroplastos. Muchas hojas contienen dos tipos de células de mesófilo: una capa superior de **células en empalizada** en columnas y una capa inferior de **células esponjosas** con forma irregular (véase la Fig. 44-8). Las células de mesófilo realizan la mayor parte de la fotosíntesis en una hoja. Los espacios de aire entre las células de mesófilo permiten al CO_2 de la atmósfera difundirse hacia cada célula y al O_2 producido durante la fotosíntesis difundirse al exterior.



◀ **FIGURA 44-8 Una hoja dicotiledónea típica** Una cutícula impermeable cubre las superficies exteriores de las células epidérmicas. Las células epidérmicas de muchas plantas producen tricomas y son transparentes, lo que permite que la luz solar penetre a las células de mesófilo bajo ellas que contienen cloroplastos. Los estomas dentro de la epidermis inferior permiten el intercambio de gases y ayudan a controlar la pérdida de agua.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Otoño en Vermont

La fotosíntesis ocurre en los cloroplastos empaquetados dentro de las células de mesófilo. Las hojas de verano son verdes porque contienen alrededor de 50 veces más clorofila que carotenoides. Pero durante el otoño, los carotenoides tienen su época de gloria porque la clorofila se descompone primero, lo que revela los sorprendentes colores anaranjado y amarillo de los carotenoides, que estuvieron ahí todo el tiempo. Los cambios que experimentan las hojas antes de caer permiten a la planta reclamar nutrientes de las hojas para almacenamiento y usarlos la próxima primavera. ¿Cómo salen de la hoja estos nutrientes?

Las venas transportan agua y nutrientes a toda la hoja

Los **haces vasculares** (también llamados **venas** en las hojas) que contienen xilema y floema conducen materiales entre la hoja y el resto del cuerpo de la planta. El xilema entrega agua y minerales a las células de mesófilo de la hoja. El floema transporta moléculas orgánicas solubles. Por ejemplo, transporta azúcar producida por las hojas maduras hacia otras partes de la planta para proporcionar energía o almacenarla para uso posterior. Conforme las hojas mueren, el floema transporta nutrientes recapturados, en particular aminoácidos nitrogenados, hacia semillas, tallos y raíces para su almacenamiento.

Muchas plantas producen hojas especializadas

Las diferencias en temperatura y la disponibilidad de agua y luz en los hábitats influyen el efecto de la selección natural sobre las hojas. Las plantas que crecen en la luz tenue que llega al suelo de un bosque tropical lluvioso con frecuencia tienen hojas muy grandes, una adaptación demandada por el bajo nivel de luz y permitido por la abundante agua del bosque lluvioso (**FIG. 44-9a**). En contraste, las hojas de los cactus que viven en el desierto se redujeron a espinas que casi no proporcionan área superficial para evaporación (**FIG. 44-9b**). Las espinas también protegen el jugoso tallo del cactus de ser comido por herbívoros. Las hojas rollizas de otras suculentas resistentes a la sequía almacenan agua

en sus células de parénquima y están cubiertas con una gruesa cutícula que reduce de manera importante la evaporación del agua (**FIG. 44-9c**).

Algunas plantas evolucionaron hojas con estructuras y funciones inesperadas. Las cebollas y los bulbos de narciso en realidad son tallos subterráneos extremadamente cortos envueltos con gruesas hojas que se traslapan, las cuales almacenan agua, azúcares y otros nutrientes durante el verano para sostener nuevo crecimiento la próxima primavera (**FIG. 44-9d**). Las plantas carnívoras, como la Venus atrapamoscas y las droseras, tienen hojas que están modificadas en cepos que atrapan y digieren insectos descuidados (véase la fotografía de apertura del Capítulo 46). Las plantas de guisante producen delgadas hojas modificadas llamadas zarcillos que se enrollan en otras plantas, o los empujados de tu jardín, lo que ayuda a la planta a alcanzar luz solar.



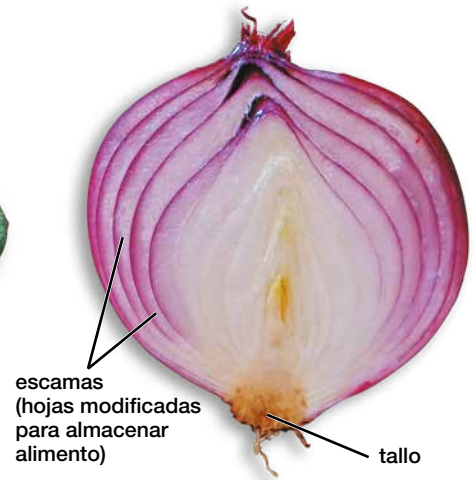
(a) Hojas de oreja de elefante



(b) Espinas de cactus



(c) Hojas de suculenta



(d) Hojas de cebolla

▲ **FIGURA 44-9 Hojas especializadas** (a) Algunas plantas que viven en el lecho del bosque lluvioso (como esta oreja de elefante) tienen hojas enormes que capturan la limitada luz que se filtra a través de los árboles más altos. (b) Las espinas de los cactus del desierto son hojas no fotosintéticas cuya minúscula área superficial reduce la evaporación. Espinas filosas también protegen a la planta de ser pasto de animales. (c) Las plantas suculentas del desierto tienen hojas carnosas que almacenan agua proveniente de las escasas lluvias. (d) Una cebolla consta de un corto tallo central rodeado por hojas gruesas que almacenan agua y alimento.

PENSAMIENTO CRÍTICO Las cebollas son bianuales, es decir, viven sólo dos años. Como jardinero, ¿cuándo deberías cosechar las cebollas para que sean tan grandes como sea posible?

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- elaborar un diagrama de una hoja angiosperma y describir la estructura y función de cada parte?
- describir algunas adaptaciones foliares y explicar la función de cada una?

44.5 ¿CUÁLES SON LAS ESTRUCTURAS Y FUNCIONES DE LOS TALLOS?

Los tallos de una planta sostienen sus hojas, y las levantan hacia la luz solar. También transportan agua y minerales disueltos desde las raíces hacia las hojas y los azúcares producidos en las hojas hacia las raíces y otras partes del brote, como yemas, flores y frutos. En la mayoría de las dicotiledóneas, los tallos experimentan crecimiento primario durante su primer año y en las puntas de sus ramas a lo largo de su vida. En las dicotiledóneas perennes (que viven durante más de dos años), los tallos y ramas más viejos experimentan crecimiento secundario.

El crecimiento primario produce las estructuras de un tallo joven

En la punta de un brote de reciente desarrollo se asienta una **yema terminal** formado por células de meristemo apical rodeadas por hojas en desarrollo, u **hoja primordial** (FIG. 44-10). Durante el crecimiento primario, las células de meristemo se dividen. La mayoría de sus células hijas se diferencian en los tipos de células especializadas de hojas, yemas y las estructuras del tallo. Las células hijas restantes permanecen meristemáticas, lo que proporciona crecimiento futuro del brote.

Bajo la yema terminal, la superficie del tallo puede dividirse en dos regiones: nodos e internodos (FIG. 44-10a). Un **nodo** es el sitio de unión del peciolo de una hoja al tallo. Cuando los nodos se forman por primera vez a partir del meristemo apical, están juntos. Luego el tallo entre los nodos se alarga y forma **internodos** desnudos (literalmente, “entre nodos”). Conforme crecen la mayoría de los brotes dicotiledóneos, pequeños cúmulos de células de meristemo, las **yemas laterales**, quedan detrás en los nodos, por lo general en el ángulo entre el peciolo de la hoja y la superficie del tallo. Bajo condiciones hormonales adecuadas, las yemas laterales brotan y crecen en ramas (véase el Capítulo 46). Conforme una rama crece, duplica el desarrollo del tallo, incluidas nuevas hojas y yemas terminales y laterales. Durante la época reproductiva, por lo general primavera o verano, las células de meristemo forman **yemas florales**, usualmente en las mismas ubicaciones en las cuales de otro modo se desarrollaría una yema o terminal o lateral.

El meristemo apical de un brote también produce las estructuras internas del tallo (véase Fig. 44-10); en general éstas se agrupan en cuatro tipos de tejido: epidermis, corteza, médula y vascular. Monocotiledóneas y dicotiledóneas difieren un poco en su arreglo de tejidos vasculares; aquí sólo se estudiarán los tallos dicotiledóneos.

La epidermis del tallo reduce la pérdida de agua mientras permite la entrada de dióxido de carbono

La epidermis de un tallo joven, como el de las hojas, secreta una cutícula cerosa que reduce la pérdida de agua. Como en las hojas, la epidermis del tallo está perforada con estomas que regulan el movimiento de dióxido de carbono, oxígeno y vapor de agua hacia y desde el tallo.

La corteza y la médula sostienen el tallo, almacenan alimento y pueden realizar fotosíntesis

En las dicotiledóneas, la **corteza** se encuentra entre la epidermis y los tejidos vasculares, y la **médula** llena la parte central del tallo, rodeada por los tejidos vasculares. Corteza y médula constan de células de parénquima que llenan la mayor parte del tallo joven. Las células de corteza y médula realizan tres funciones principales:

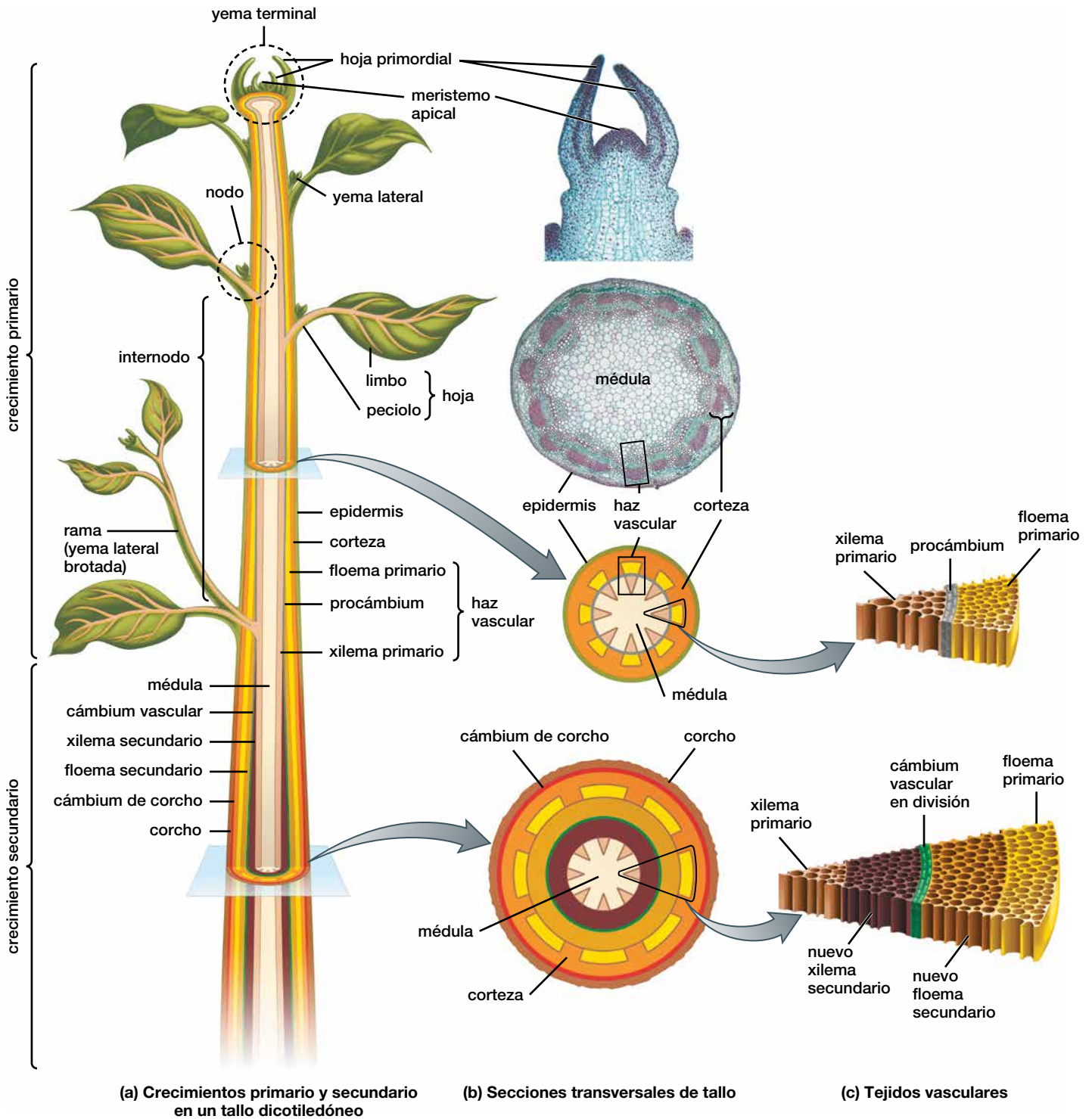
- **Sostén** En los tallos muy jóvenes, el agua que llena las células de corteza y la médula empuja el citoplasma contra la pared celular, lo que produce presión de turgencia (véase el Capítulo 5). La presión de turgencia endurece las células, en forma muy parecida a como el aire infla un neumático, y ayuda a mantener el tallo erguido.
- **Almacenamiento** Células de parénquima tanto en corteza como en tallo convierten azúcar en almidón y almacenan el almidón como reserva alimenticia.
- **Fotosíntesis** En muchos tallos dicotiledóneos jóvenes, las células exteriores de la corteza contienen cloroplastos y realizan fotosíntesis. En plantas como los cactus, en las que las hojas están reducidas a espinas, la corteza del tallo puede ser la única parte verde fotosintética de la planta.

Tejidos vasculares en el tallo transportan agua, nutrimentos disueltos y hormonas

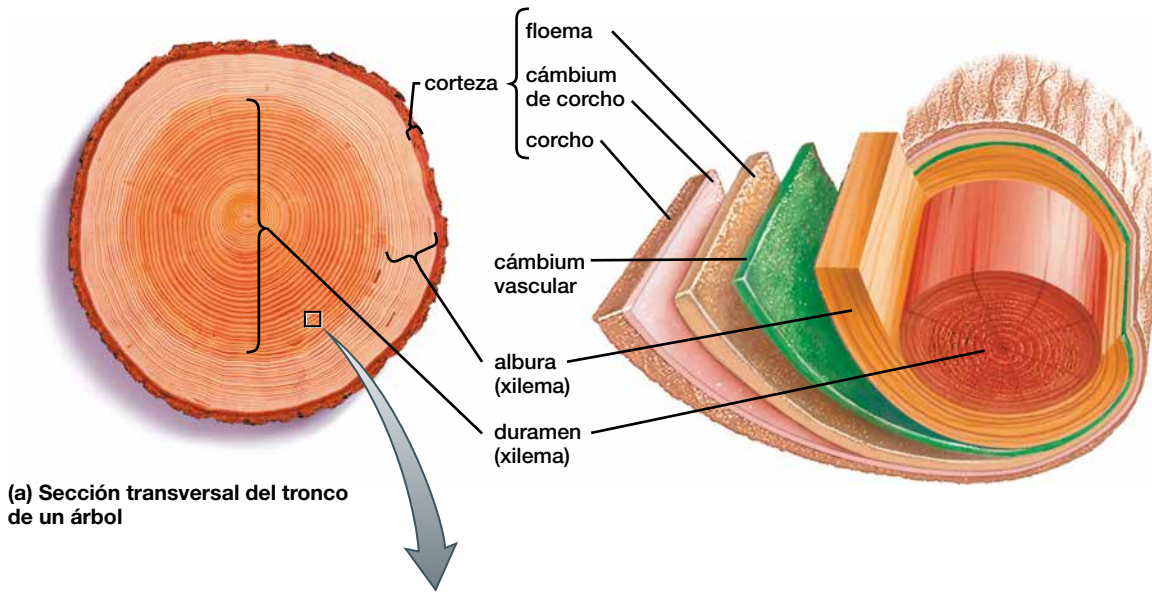
La mayoría de los tallos dicotiledóneos jóvenes contienen haces de tejido vascular, en general con secciones transversales más o menos triangulares, que se extienden a todo lo alto del tallo. Una docena o más de haces están ordenados en un anillo dentro del tallo justo adentro de la epidermis (FIG. 44-10b, arriba). El borde interior punteado de cada haz consta de *xilema primario*, y el borde exterior redondeado consta de *floema primario*, separados por *procambio* (que más tarde se convertirá en cámbium vascular; FIG. 44-10c, arriba). Estas estructuras se describen como “primarias” porque se producen a partir de un meristemo apical durante el crecimiento primario. El xilema lleva agua y minerales disueltos desde las raíces a través del tallo. El floema transporta soluciones que contienen varias moléculas orgánicas arriba y abajo del tallo en respuesta a condiciones metabólicas variables, como se describe más adelante.

El crecimiento secundario produce tallos más gruesos y más fuertes

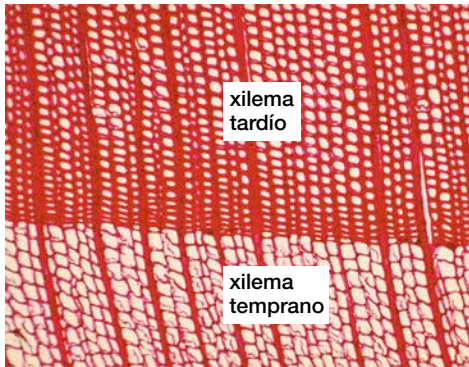
Los tallos de la mayoría de las coníferas y dicotiledóneas perennes experimentan crecimiento secundario, lo que resulta de la división celular en los meristemos laterales del cámbium vascular y el cámbium de corcho (véase la Fig. 44-10). Tales tallos pueden sobrevivir durante décadas, siglos y, en casos raros, incluso milenios, y se vuelven más gruesos y más fuertes cada año.



▲ **FIGURA 44-10 Crecimientos primario y secundario en un brote dicotiledóneo** Un brote dicotiledóneo después de dos años de crecimiento, que muestra crecimiento primario en la parte superior del brote y crecimiento secundario más abajo. **(a)** Corte vertical del tallo, que muestra sus estructuras internas. Secciones transversales de **(b)** todo el tallo y **(c)** tejido vascular después de crecimiento primario (arriba) y crecimiento secundario (abajo). Durante el crecimiento secundario, el cambium vascular forma un anillo completo alrededor del tallo, de modo que xilema y floema secundarios resultantes también forman anillos completos, en lugar de los haces vasculares separados de xilema y floema primarios que se forman durante el crecimiento primario.



(a) Sección transversal del tronco de un árbol



(b) Anillo anual

▲ **FIGURA 44-11 Anillos anuales** (a) La mayoría de los árboles en climas templados forman anillos anuales de xilema secundario. Las células de meristemo lateral (cámbium de corcho y cámbium vascular) son responsables del crecimiento secundario. La madera temprana, que se forma durante primavera y comienzos del verano, consta de células grandes con paredes celulares delgadas y es pálida. La madera tardía, por lo general formada a finales de verano, consta de células más pequeñas con paredes más gruesas y es oscura. (b) Unión entre madera de primavera y de verano en un solo anillo anual.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Esperarías que un árbol de un clima que es uniformemente cálido y húmedo todo el año tenga anillos de crecimiento? Explica tu respuesta.

El cámbium vascular produce xilema secundario y floema secundario

El **cámbium vascular** forma un cilindro de células de meristemo lateral que yacen entre el xilema primario y el floema primario. Las células hijas del cámbium vascular producidas hacia el interior del tallo se diferencian en xilema secundario; las producidas hacia el exterior del tallo se diferencian en floema secundario (**FIG. 44-10c**, abajo).

Las células del xilema secundario, con sus paredes celulares gruesas, forman la madera en árboles y arbustos leñosos. El xilema secundario joven, llamado **albura**, transporta agua y minerales y se ubica justo adentro del cámbium vascular (**FIG. 44-11**). El xilema secundario más viejo, el **duramen**, llena la porción central de los tallos más viejos. El duramen ya no transporta agua y minerales, pero sigue proporcionando sostén y fortaleza al tallo.

Las células de floema son mucho más débiles que las de xilema. Los elementos de tubo criboso y células acompañantes se separan conforme el tallo se alarga y también se comprimen entre el xilema duro en el interior del tallo y la cubierta exterior dura, llamada corcho (véase más adelante). Sólo una delgada tira de floema recién formado permanece viva y en funcionamiento.

La división celular en el cámbium vascular cesa durante el frío del invierno. En primavera y verano, las células del cámbium

se dividen y forman nuevos xilema y floema secundarios. En primavera y comienzos de verano, cuando el agua es abundante, las células de xilema son grandes, con paredes celulares delgadas; a finales de verano, cuando el agua comienza a escasear, las células de xilema son más pequeñas en diámetro, con paredes celulares más gruesas. Como resultado, la sección transversal de los troncos de los árboles con frecuencia muestra un patrón de **anillos anuales** de regiones alternadas pálida (células grandes con paredes delgadas) y oscuras (células pequeñas con paredes gruesas), como se muestra en la Figura 44-11. La edad del árbol puede determinarse al contar los anillos anuales. El ancho de los anillos también proporciona información acerca del clima pasado, porque los años cálidos y húmedos producen células más grandes y anillos más anchos.

El cámbium de corcho sustituye la epidermis con células de corcho

Conforme el tallo aumenta su circunferencia con nuevos xilema y floema secundarios, las células epidérmicas que no se dividen se desconchan. Para proteger el tallo en crecimiento, algunas células subyacentes producen una capa de células de meristemo lateral llamadas **cámbium de corcho** (véanse Figs. 44-10 y 44-11). Estas células se dividen y forman **células de corcho** hijas, con paredes celulares duras e impermeables que protegen el tronco



(a) El corcho protege esta secuoya gigante



(b) Cosecha de corcho de un roble

▲ **FIGURA 44-12 Corcho** (a) El corcho de una secuoya gigante en la Sierra Nevada de California puede tener hasta casi un metro de grosor. Esta enorme capa de corcho resistente al fuego contribuye a la gran longevidad de la secuoya (las secuoyas en la Sierra Nevada por lo general viven más de 2 mil años, y algunas tienen más de 3 mil años de edad). Las áreas ennegrecidas son de incendios pasados. (b) Una capa de corcho se retira de un roble. El corcho volverá a crecer y podrá cosecharse de nuevo más o menos en una década.

tanto de secarse como de daño físico. El cámbium de corcho y sus células de corcho hijas constituyen el peridermo.

Las células de corcho mueren conforme maduran y forman una capa protectora que puede tener más de 60 centímetros de grosor en algunas especies de árboles, como las secuoyas gigantes (**FIG. 44-12a**). Conforme el tronco se expande de año en año, las capas exteriores de corcho se separan o desconchan, lo que se adapta al crecimiento. Los corchos utilizados para taponar botellas de vino están hechos de la capa externa de corcho de los robles, cosechada con cuidado para no dañar el cámbium de corcho subyacente (**FIG. 44-12b**), que se regenerará para la siguiente cosecha de corcho.

La **corteza** incluye todos los tejidos afuera del cámbium vascular: floema, cámbium de corcho y células de corcho (véase Fig. 44-11). Remover una tira de corteza a todo alrededor de un árbol, lo que se llama anillación o incisión anular, mata al árbol porque corta el floema. Sin floema, los azúcares sintetizados en las hojas no pueden llegar a las raíces. Privadas de energía, las raíces ya no pueden asimilar minerales, y el árbol muere.

Muchas plantas producen tallos o ramas especializados

Las plantas con flores evolucionaron diversas especializaciones de tallo. Por ejemplo, muchos tallos están adaptados para almacenar. El tronco gordo y voluminoso del baobab contiene células de parénquima que almacenan agua, lo que le permite prosperar en climas con lluvia esporádica (**FIG. 44-13a**). Los tallos de los cactus tanto fotosintetizan como almacenan agua. La patata blanca común en realidad es un tallo subterráneo, rebosante con

parénquima especializada para almacenar almidón. Cada “ojo” de una patata (véase Fig. 44-4a) es una yema lateral, lista para brotar una rama cuando las condiciones sean favorables. Las fresas envían tallos horizontales llamados estolones que se extienden sobre el suelo y brotan nuevas plantas a partir de sus yemas (**FIG. 44-13b**). Ciertas ramas de uvas y hiedras de Boston forman zarcillos de asimiento que se enrollan alrededor de árboles y emparrados o se adhieren a edificios, lo que da a la planta mejor acceso a la luz solar (**FIG. 44-13c**). Las espinas son adaptaciones de ramas que protegen a ciertas plantas, como los espinos blancos y las acacias de tres espinas, de ser comidas por los grandes herbívoros (**FIG. 44-13d**).

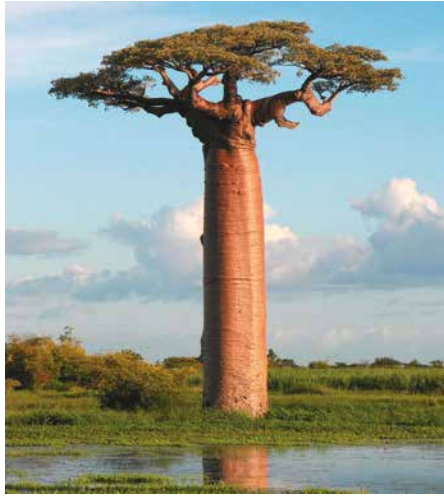
COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- elaborar un diagrama de las estructuras internas y externas de un tallo dicotiledóneo después de crecimiento primario y después de crecimiento secundario?
- explicar la función de cada estructura principal del tallo?
- describir algunas especializaciones de los tallos y las funciones de cada una?

44.6 ¿CUÁLES SON LAS ESTRUCTURAS Y FUNCIONES DE LAS RAÍCES?

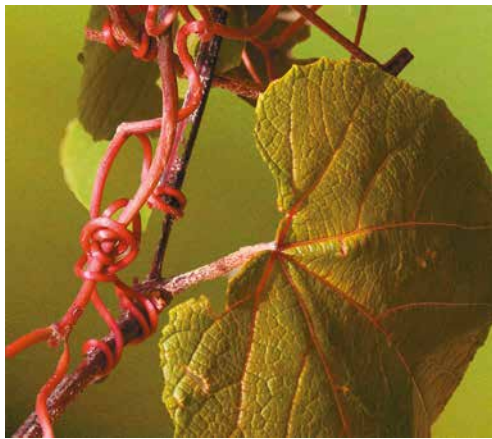
La mayoría de las dicotiledóneas, como zanahorias y dientes de león, desarrollaron un **sistema de raíz primaria**, que consta de una raíz central con muchas raíces más pequeñas que ramifican



(a) Baobab



(b) Plantas de fresa



(c) Zarcillo de vid



(d) Acacia de tres espinas

▲ **FIGURA 44-13 Tallos y ramas especializados** (a) El enormemente expandido tronco almacenador de agua del baobab le permite prosperar en un clima seco. (b) Las fresas pueden reproducirse usando estolones, que son tallos horizontales. Donde un nodo de un estolón toca el suelo, su yema lateral puede brotar en una planta completa. (c) Los zarcillos son ramas especializadas que permiten a las vides colgarse de árboles o emparrados. (d) Las acacias de tres espinas se protegen a sí mismas con ramas modificadas en espinas fuertes, afiladas y con frecuencia bifurcadas.

desde sus lados (**FIG. 44-14a**). La mayoría de las monocotiledóneas, como céspedes y narcisos, producen un **sistema de raíz fibrosa** en el cual muchas raíces de tamaños más o menos iguales surgen desde la base del tallo (**FIG. 44-14b**).

En las raíces jóvenes de los sistemas tanto de raíz primaria como de raíz fibrosa, las divisiones del meristemo apical y la diferenciación de las células hijas resultantes origina cuatro regiones distintas. Las células hijas producidas en el lado inferior del

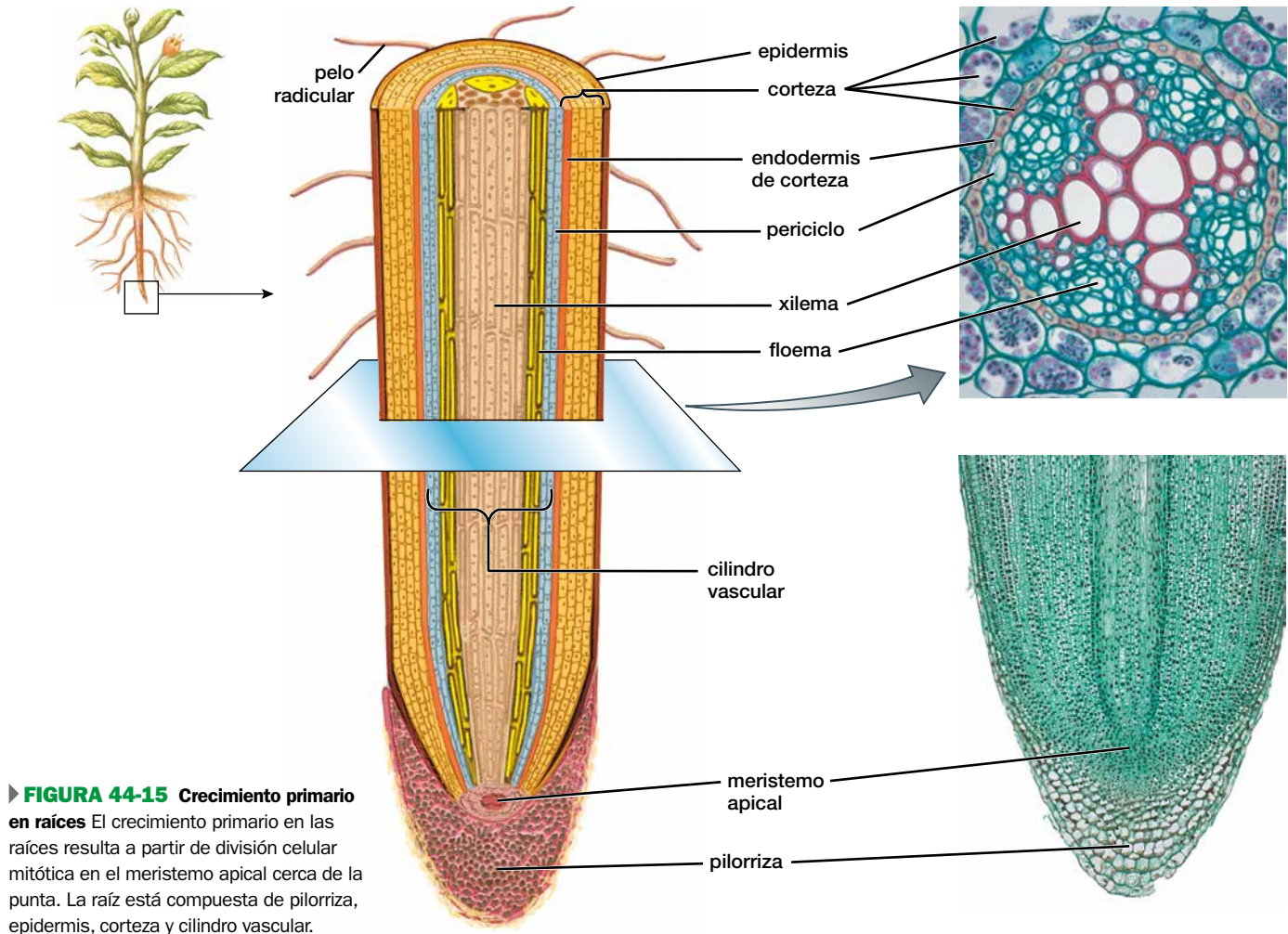


(a) Un sistema de raíz primaria



(b) Un sistema de raíz fibrosa

► **FIGURA 44-14 Pilorizas y raíces fibrosas** (a) En general, las dicotiledóneas tienen un sistema de raíz primaria, que consta de una larga raíz central con muchas raíces secundarias más pequeñas que ramifican de ella. (b) Las monocotiledóneas por lo general tienen un sistema de raíz fibrosa, con muchas raíces más o menos del mismo tamaño.



► **FIGURA 44-15 Crecimiento primario en raíces** El crecimiento primario en las raíces resulta a partir de división celular mitótica en el meristemo apical cerca de la punta. La raíz está compuesta de piloriza, epidermis, corteza y cilindro vascular.

meristemo apical se diferencian en la piloriza. Las células hijas producidas en el lado superior del meristemo apical se diferencian en células de epidermis, corteza y cilindro vascular (FIG. 44-15).

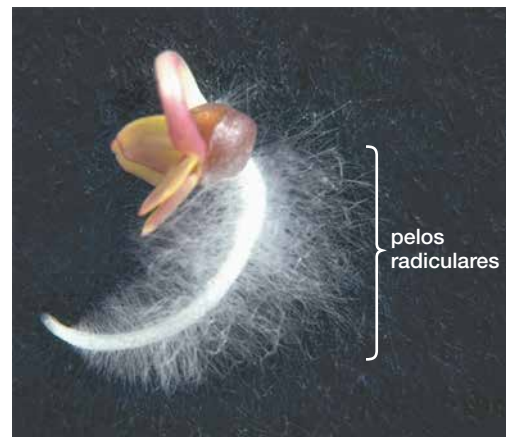
La piloriza blindo el meristemo apical

La **piloriza** se ubica en la punta misma de la raíz y protege al meristemo apical, la fuente del crecimiento primario de la raíz, de desprenderse conforme la raíz empuja hacia abajo entre las partículas rocosas del suelo. Las células de piloriza tienen paredes celulares gruesas y secretan un lubricante baboso que ayuda a la raíz a moverse entre las partículas del suelo. No obstante, las células de la piloriza se desgastan y deben sustituirse de manera continua con células nuevas producidas por el meristemo apical.

La epidermis de la raíz es permeable a agua y minerales

La cubierta de células exterior de la raíz es la epidermis, que está en contacto con el suelo y el agua atrapada entre las partículas del suelo. A diferencia de la epidermis del tallo, que está cubierta con una cutícula cerosa que reduce la evaporación, la epidermis de la raíz carece de una cutícula. En consecuencia, las paredes de las células epidérmicas de la raíz son enormemente permeables al

agua y los minerales. Más aún: muchas células epidérmicas envían tricomas llamadas **pelos radiculares** hacia el suelo circundante (FIG. 44-16; véase también Fig. 44-15). Al expandir el área



▲ **FIGURA 44-16 Pelos radiculares** Los pelos radiculares, que aquí se muestran en un germen de rábano, aumentan enormemente el área superficial de la raíz, lo que mejora la absorción de agua y minerales del suelo.

superficial de la raíz, los pelos radiculares aumentan enormemente la capacidad de la raíz para absorber agua y minerales del suelo.

La corteza almacena alimento y controla la absorción de minerales hacia la raíz

La corteza ocupa la mayor parte del interior de una raíz joven entre la epidermis y el cilindro vascular (véase Fig. 44-15). La corteza está compuesta sobre todo de grandes células de parénquima, con paredes celulares porosas empaquetadas con holgura, pero su capa interna, la **endodermis**, consta de una sola capa de células más pequeñas empaquetadas de manera firme. El azúcar producida en el brote mediante fotosíntesis se transporta vía floema a las células de parénquima de corteza. Las raíces de las plantas perennes convierten el azúcar en almidón, que se almacena durante los fríos meses de invierno. En la primavera, las células de la raíz descomponen el almidón almacenado en azúcar, que se transporta hacia arriba en el floema para impulsar nuevo crecimiento del sistema de brotes. La corteza es en particular grande en las raíces que están especializadas para el almacenamiento de carbohidratos, como las de camote, betabeles, zanahorias y rábanos (FIG. 44-17).

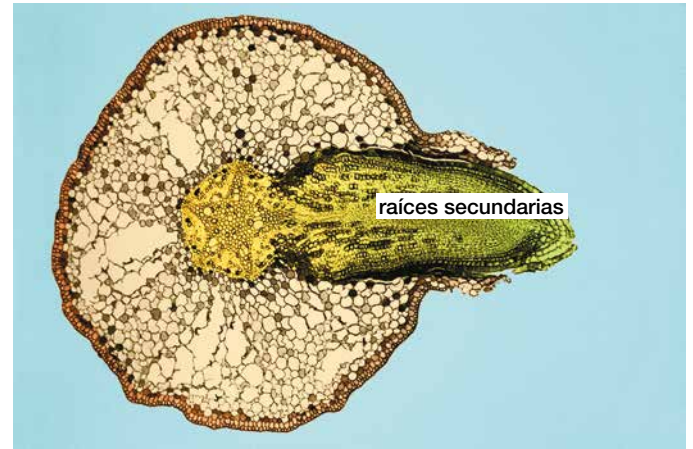
El agua y los nutrientes inorgánicos que entran a la raíz viajan a lo largo o entre las células de la corteza hasta que llegan a la endodermis. Aquí, el agua cargada con nutrientes se fuerza a viajar a través de las membranas plasmáticas de las células endodérmicas, lo que controla la entrada de solutos, como se describe en la Sección 44.7.

El cilindro vascular contiene tejido conductor y forma raíces secundarias

El **cilindro vascular** contiene los tejidos conductores de xilema y floema. La capa exterior del cilindro vascular de la raíz es el **periciclo**, ubicado justo adentro de la endodermis de la corteza y afuera del xilema y el floema (véase Fig. 44-15). El periciclo es la



▲ **FIGURA 44-17 Raíces especializadas** Las pilorrizas dicotiledóneas modificadas para almacenamiento de nutrientes incluyen (de izquierda a derecha) camote, rábanos, zanahorias y betabeles.



▲ **FIGURA 44-18 Raíces secundarias** Las raíces secundarias emergen del periciclo de una raíz. El centro de esta raíz secundaria ya está diferenciado en tejido vascular.

fuente de nuevas ramas en las raíces. Bajo la influencia de hormonas, las células del periciclo se vuelven meristemáticas y se dividen, lo que forma el meristemo apical de una **raíz secundaria** (FIG. 44-18). El desarrollo de raíces secundarias es similar al de las raíces primarias, excepto que la rama debe romper a través de la corteza y la epidermis de la raíz primaria. Lo hace tanto al demoler las células que se encuentran en su camino como al secretar enzimas que las digieren. Los tejidos vasculares de las raíces secundarias conectan con los tejidos vasculares de la raíz primaria.

Las raíces pueden experimentar crecimiento secundario

Las raíces de las plantas leñosas, incluidas coníferas y árboles y arbustos caducifolios, se engruesan y vuelven más fuertes mediante crecimiento secundario. Aunque existen algunas diferencias entre crecimiento secundario en tallos y raíces, los fundamentos son semejantes: cámbium vascular produce xilema y floema secundarios en el interior de la raíz, y cámbium de corcho produce capas protectoras de células de corcho en el exterior de la raíz. El crecimiento secundario en las raíces es leñoso e incapaz de absorber agua o nutrientes; proporciona un anclaje más seguro y en ocasiones almacena alimento para la planta.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- elaborar un diagrama con la estructura de una raíz dicotiledónea después de crecimiento primario y explicar la función de cada estructura principal?
- describir cómo se forman las raíces secundarias?

44.7 ¿CÓMO ADQUIEREN NUTRIENTOS LAS PLANTAS?

Los **nutrientes** son las sustancias obtenidas del ambiente que se requieren para el crecimiento y la supervivencia de un organismo. Las plantas sólo necesitan nutrientes inorgánicos,

TABLA 44-2 Nutrientes esenciales requeridos por las plantas		
Elemento*	Fuente principal	Función
Macronutrientes		
Carbono (C)	CO ₂ en aire	Componente de todas las moléculas orgánicas
Oxígeno (O)	O ₂ en aire y disuelto en agua del suelo	Componente de la mayoría de las moléculas orgánicas
Hidrógeno (H)	Agua en suelo (como H ₂ O)	Componente de todas las moléculas orgánicas
Nitrógeno (N)	Disuelto en agua del suelo [como nitrato (NO ₃ ⁻) y amoníaco (NH ₄ ⁺)]	Componente de proteínas, nucleótidos y clorofila
Potasio (K)	Disuelto en agua del suelo (K ⁺)	Ayuda a controlar la presión osmótica; regula la apertura y cierre de estomas
Calcio (Ca)	Disuelto en agua del suelo (Ca ²⁺)	Componente de paredes celulares; involucrado en la activación enzimática y el control de las respuestas a estímulos ambientales
Fósforo (P)	Disuelto en agua del suelo [como fosfato (PO ₄ ³⁻)]	Componente de ATP, ácidos nucleicos y fosfolípidos
Magnesio (Mg)	Disuelto en agua del suelo (Mg ²⁺)	Componente de clorofila; activa muchas enzimas
Azufre (S)	Disuelto en agua del suelo [como sulfato (SO ₄ ²⁻)]	Componente de algunos aminoácidos y proteínas; componente de coenzima A
Micronutrientes		
Hierro (Fe)	Disuelto en agua del suelo (Fe ²⁺)	Componente de algunas enzimas; activa algunas enzimas; se requiere para la síntesis de clorofila
Cloro (Cl)	Disuelto en agua del suelo (Cl ⁻)	Ayuda a mantener el equilibrio iónico a través de membranas; participa en la división del agua durante la fotosíntesis
Cobre (Cu)	Disuelto en agua del suelo (Cu ²⁺)	Componente de algunas enzimas; activa algunas enzimas
Manganeso (Mn)	Disuelto en agua del suelo (Mn ²⁺)	Activa algunas enzimas; participa en la división del agua durante la fotosíntesis
Cinc (Zn)	Disuelto en agua del suelo (Zn ²⁺)	Componente de algunas enzimas; activa algunas enzimas
Boro (B)	Disuelto en agua del suelo [como B(OH) ₄ ⁻]	Se encuentra en las paredes celulares
Molibdeno (Mo)	Disuelto en agua del suelo [como Mo(O ₄) ₂ ⁻]	Componente de algunas enzimas involucradas en la utilización de nitrógeno

*Se citan en el orden aproximado de abundancia en el cuerpo de la planta.

porque, a diferencia de los animales, ellas pueden sintetizar sus propias moléculas orgánicas. Las plantas requieren algunos nutrientes, llamados macronutrientes, en grandes cantidades; de manera colectiva, éstos constituyen más de 99% del peso seco del cuerpo de la planta. Otros, llamados micronutrientes, sólo se necesitan en cantidades traza (TABLA 44-2).

Las plantas obtienen carbono a partir del dióxido de carbono en el aire, el oxígeno del aire o disuelto en agua, y el hidrógeno del agua. Estos tres elementos (los bloques atómicos constructores de carbohidratos como celulosa, almidón y azúcar) constituyen más de 95% del peso seco de la mayoría de las plantas. Los otros nutrientes se obtienen cuando las raíces de la planta absorben del suelo **minerales**, sustancias inorgánicas como nitrato (NO₃⁻), potasio (K⁺), calcio (Ca²⁺) o fosfato (PO₄³⁻).

Por último, gran parte de la masa de la porción viviente de una planta es agua. El agua proporciona soporte interno a las células de la planta y disuelve y transporta minerales, azúcares, hormonas y otras moléculas orgánicas a lo largo del cuerpo de la planta. Para la mayoría de las plantas, la fuente primaria de agua es el suelo.

Las raíces transportan minerales y agua desde el suelo hacia el xilema del cilindro vascular

Las raíces absorben minerales del suelo y los transportan hacia el brote. El suelo consta de partículas de roca, aire, agua y materia orgánica. Aunque las partículas de roca y la materia orgánica

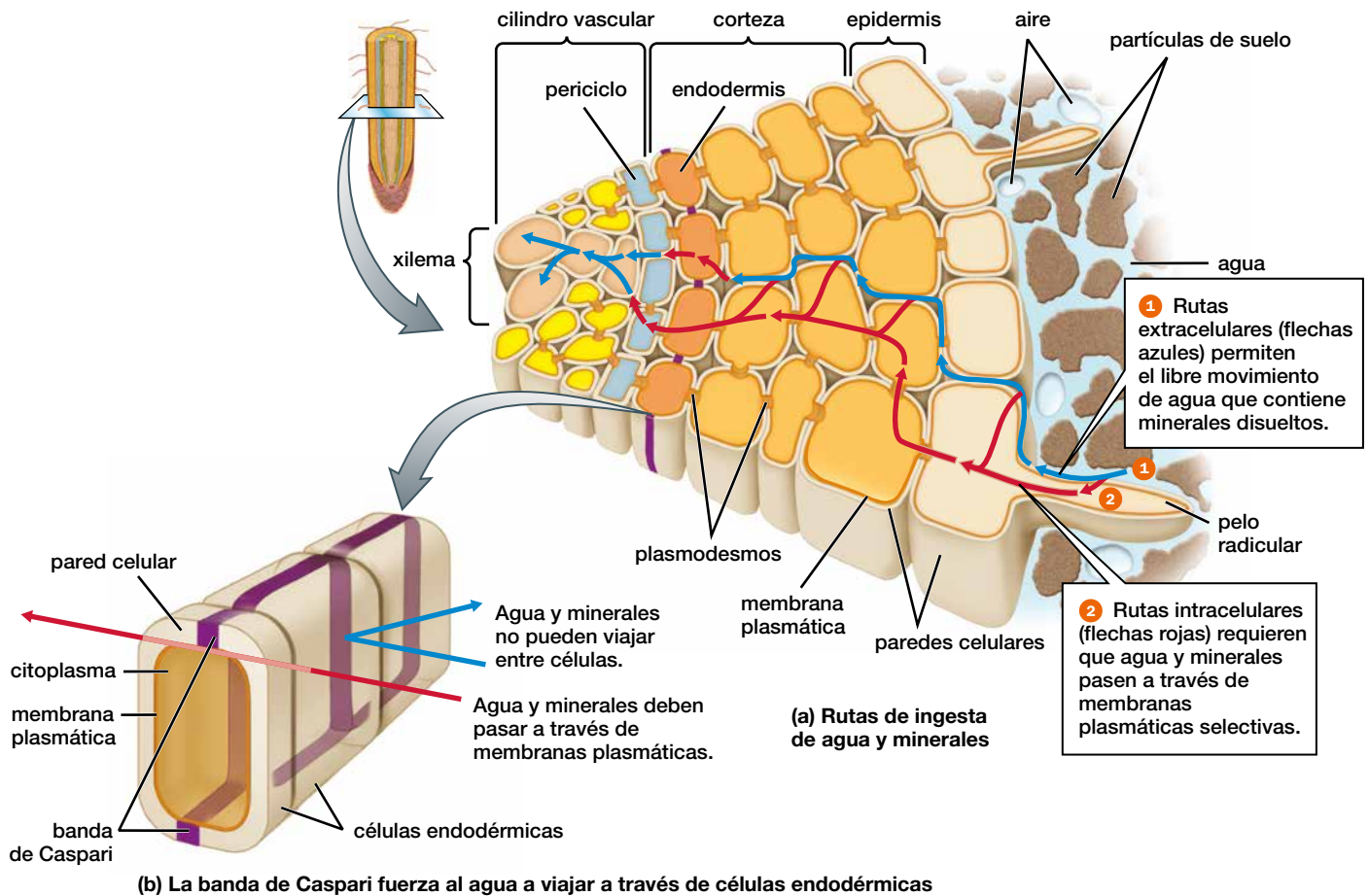
contienen minerales, las raíces sólo pueden asimilar los disueltos en el agua del suelo. Los minerales disueltos se transportan desde la raíz hasta el brote en el xilema; por tanto, una raíz debe conducir minerales desde el agua del suelo hacia el xilema en el cilindro vascular de la raíz (FIG. 44-19). ¿Cómo ocurre esto?

El agua se mueve a través de las raíces vía dos rutas principales

Una raíz joven está constituida por (1) células vivas; (2) espacio extracelular, sobre todo lleno con las paredes celulares porosas no vivientes de las células de la raíz; y (3) las traqueidas y los elementos de vaso del xilema, que constan sólo de paredes celulares (véase la Fig. 44-6). Toda el agua del suelo entra primero a la raíz a través de la paredes celulares de las células epidérmicas. Esta agua viaja después a través de rutas extracelulares o intracelulares en dirección hacia la endodermis (Fig. 44-19).

Las rutas extracelulares ❶ (flechas azules) vagan a través de las paredes celulares y los espacios extracelulares que rodean las células epidérmicas y de la corteza. Las paredes celulares, que constan sobre todo de una matriz de fibras de celulosa, son porosas y permiten el libre movimiento de agua del suelo y sus minerales disueltos.

Las rutas intracelulares ❷ (flechas rojas) comienzan en cualquier parte donde el agua y los minerales entran a las células a través de las membranas plasmáticas selectivas de las células. La



▲ **FIGURA 44-19 Ingesta de agua y minerales en las raíces** (a) Agua con minerales disueltos dentro de la ruta extracelular fluye a través de paredes celulares porosas y el espacio extracelular (flechas azules). Agua y minerales entran al citoplasma celular mediante diferentes mecanismos, pero luego ambos fluyen a través de la ruta intracelular vía plasmodesmos (flechas rojas) (b) La banda de Caspari (ampliación) desvía toda el agua extracelular y sus solutos desde la ruta extracelular hacia la intracelular en la endodermis.

ruta intracelular con más frecuencia comienza en los pelos radiculares de la epidermis, que ofrecen una enorme superficie de membrana plasmática para la ingestión de agua y minerales. Pero el agua y nutrientes seleccionados también pueden entrar a la ruta intracelular en cualquier punto al moverse desde espacios extracelulares hacia células de corteza adyacentes. Tanto el agua como los nutrientes minerales continúan entonces dentro de la ruta intracelular porque las células vegetales adyacentes están conectadas mediante grandes poros llamados plasmodesmos. Estos poros, que están recubiertos con membrana plasmática y llenos con citosol, permiten que las moléculas pasen desde el citoplasma de una célula hacia el citoplasma de células vecinas.

Las rutas intracelular y extracelular convergen en la endodermis cuando toda el agua y todos los minerales se fuerzan a seguir la ruta intracelular a través de células endodérmicas para alcanzar el cilindro vascular. Esto ocurre en la impermeable **banda de Caspari**, que encierra las células endodérmicas y llena el espacio extracelular entre ellas, en forma muy parecida a como el cemento en una pared de ladrillos rodea los bordes de cada ladrillo. La banda de Caspari fuerza al agua a pasar a través de membranas celulares endodérmicas. Las membranas plasmáticas de

las células endodérmicas (así como otras células corticales y epidérmicas) actúan como porteros, y permiten que los nutrientes minerales (como los iones de fosfato) entren al cilindro vascular, pero bloquean muchas sustancias tóxicas (como los iones de aluminio) y algunos microorganismos infecciosos que dañarían a la planta. La banda de Caspari evita que esta solución filtrada se difunda de vuelta a través de los espacios extracelulares de la corteza. Después de que agua y solutos seleccionados entran al cilindro vascular, la solución nutritiva fluye hacia arriba a través de los orificios y agujeros que perforan las paredes celulares muertas que constituyen el xilema.

Los minerales entran a las células de la raíz mediante transporte activo, y el agua fluye mediante ósmosis

La ruta intracelular requiere que el agua y los minerales se muevan por separado a través de la membrana plasmática, que es libremente permeable al agua pero que requiere proteínas transportadoras selectivas para varios minerales. El agua del suelo tiene una concentración muy baja de nutrientes minerales comparada con el citosol de las células vegetales, de modo que las células de raíz usan transporte activo para concentrar minerales del agua



▲ **FIGURA 44-20 Presión radicular** La presión radicular puede forzar el agua fuera de las puntas de la hoja de ciertas plantas de crecimiento bajo, como esta fresa.

del suelo. Entonces el agua se mueve hacia las células de corteza mediante ósmosis, y se difunde desde áreas de alta concentración de agua (bajo contenido mineral) hacia áreas de baja concentración de agua (alto contenido mineral).

En algunas plantas, esta entrada osmótica de agua seguida de la absorción de minerales es tan poderosa que en realidad empuja la solución arriba del brote, un fenómeno llamado **presión radicular**. En ocasiones, el efecto de la presión radicular es visible conforme gotitas son forzadas a salir de las venas en las puntas de las hojas en las plantas de crecimiento bajo (**FIG. 44-20**).

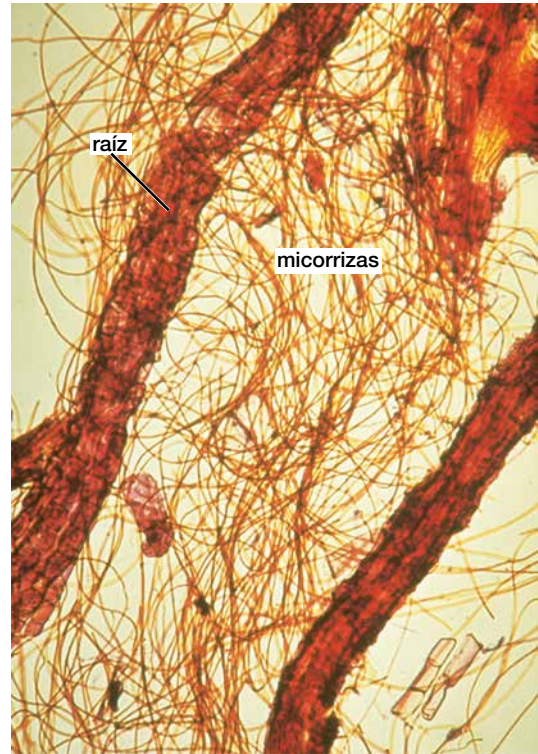
Sin embargo, en gran parte de las plantas, en la mayoría de las condiciones, la presión radicular no es la principal fuerza que mueve agua hacia arriba a través del xilema. El flujo de agua y sus minerales disueltos a través del xilema desde las raíces hacia las partes superiores de la planta es impulsado mediante transpiración, la evaporación de agua a través de estomas, lo que ocurre sobre todo en las hojas.

Las relaciones simbióticas ayudan a las plantas a adquirir nutrientes

Los minerales esenciales para el crecimiento de la planta, en particular nitrógeno y fósforo, con frecuencia son muy escasos en el agua del suelo como para sostener las plantas. Sin embargo, la mayoría de las plantas evolucionaron relaciones mutuamente benéficas con hongos que las ayudan a adquirir dichos nutrientes. Además, ciertas plantas han forjado relaciones con bacterias que pueden cosechar nitrógeno del aire.

Micorrizas fúngicas ayudan a la mayoría de las plantas a adquirir minerales

Las raíces de casi 90% de las plantas terrestres forman relaciones simbióticas con hongos. Los complejos resultantes, llamados **micorrizas** ("raíz hongo", en griego) ayudan a la planta a obtener minerales escasos del suelo, en particular fósforo y nitrógeno (**FIG. 44-21**). Hebras fúngicas microscópicas se extienden desde el suelo hacia la raíz, donde se entremezclan entre las células de la



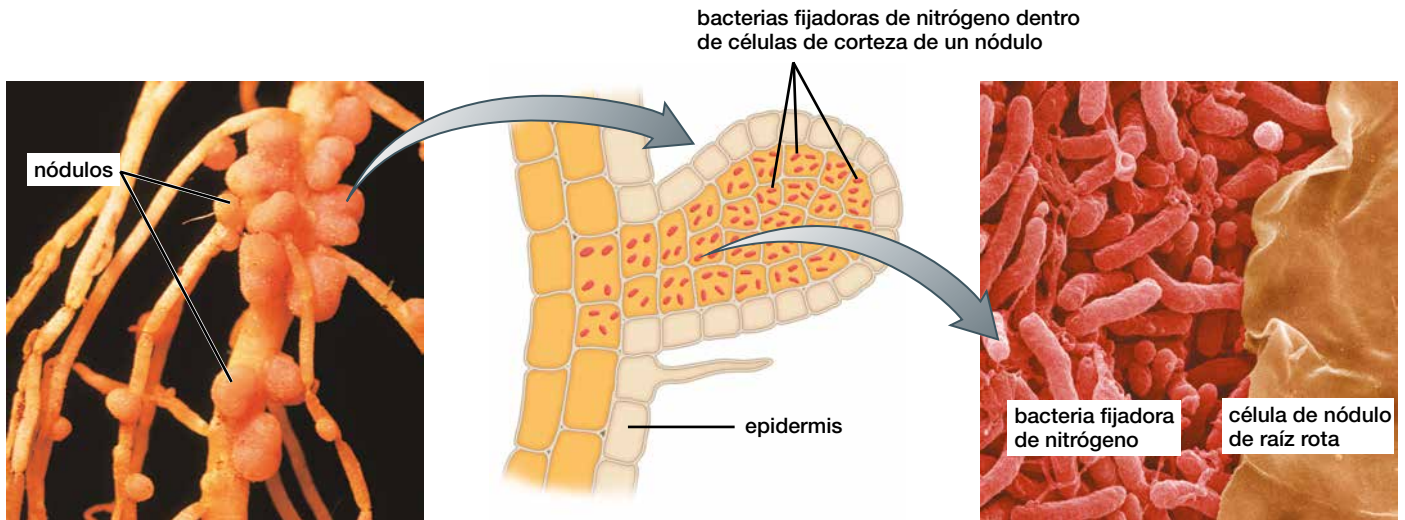
▲ **FIGURA 44-21** Una red de hebras fúngicas rodea y penetra una raíz

raíz. La red de filamentos fúngicos aumenta enormemente el volumen de suelo del cual pueden absorber minerales, comparado con el volumen en contacto con la raíz sola. Los minerales absorbidos por el hongo se transfieren entonces hacia la raíz. El hongo, a cambio, recibe azúcares de la planta; de hecho, la mayoría de los hongos micorrizos no podría sobrevivir sin esta fuente de energía.

Bacterias fijadoras de nitrógeno ayudan a las plantas a adquirir nitrógeno

Aminoácidos, ácidos nucleicos y clorofila contienen nitrógeno, de modo que las plantas necesitan grandes cantidades de ellos. Aunque el gas nitrógeno (N_2) constituye alrededor de 78% de la atmósfera y se difunde con facilidad en los espacios de aire en el suelo, las plantas pueden absorber nitrógeno del suelo sólo en forma de amoníaco (NH_3) o nitrato (NO_3^-). Algunas **bacterias fijadoras de nitrógeno** en el suelo combinan el N_2 atmosférico con hidrógeno para formar NH_3 , un proceso llamado **fijación de nitrógeno**. Entonces las bacterias usan NH_3 para sintetizar aminoácidos y ácidos nucleicos. Sin embargo, la fijación de nitrógeno requiere mucha energía, y usa ocho ATP para formar una sola molécula de NH_3 . En consecuencia, las bacterias fijadoras de nitrógeno no fabrican mucho NH_3 adicional.

Las legumbres y algunas otras plantas entran en una relación benéfica de manera mutua con ciertas especies de bacterias fijadoras de nitrógeno. Las bacterias entran a los pelos radiculares de la legumbre y se abren camino hacia las células de la corteza. Tanto las bacterias como las células de corteza se multiplican, forman una protuberancia, o **nódulo**, compuesto por



▲ **FIGURA 44-22** Los nódulos de raíz en las legumbres están llenos con bacterias fijadoras de nitrógeno

células de corteza llenos de bacterias (**FIG. 44-22**). Las bacterias viven de las reservas alimenticias de la raíz, y obtienen tanta energía que producen más NH_3 del que necesitan. El NH_3 adicional se difunde hacia las células de corteza huésped, lo que proporciona a la planta nitrógeno útil. La mayoría de las legumbres también se asocian con micorrizas, y se beneficia de sus socios bacterianos y micorrizos.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo la raíz ingiere minerales y agua?
- explicar la función de la banda de Caspari en la ingesta de minerales y agua?
- describir cómo ocurre la presión radicular?
- explicar la importancia de las micorrizas y las bacterias fijadoras de nitrógeno en la nutrición de las plantas?

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Otoño en Vermont

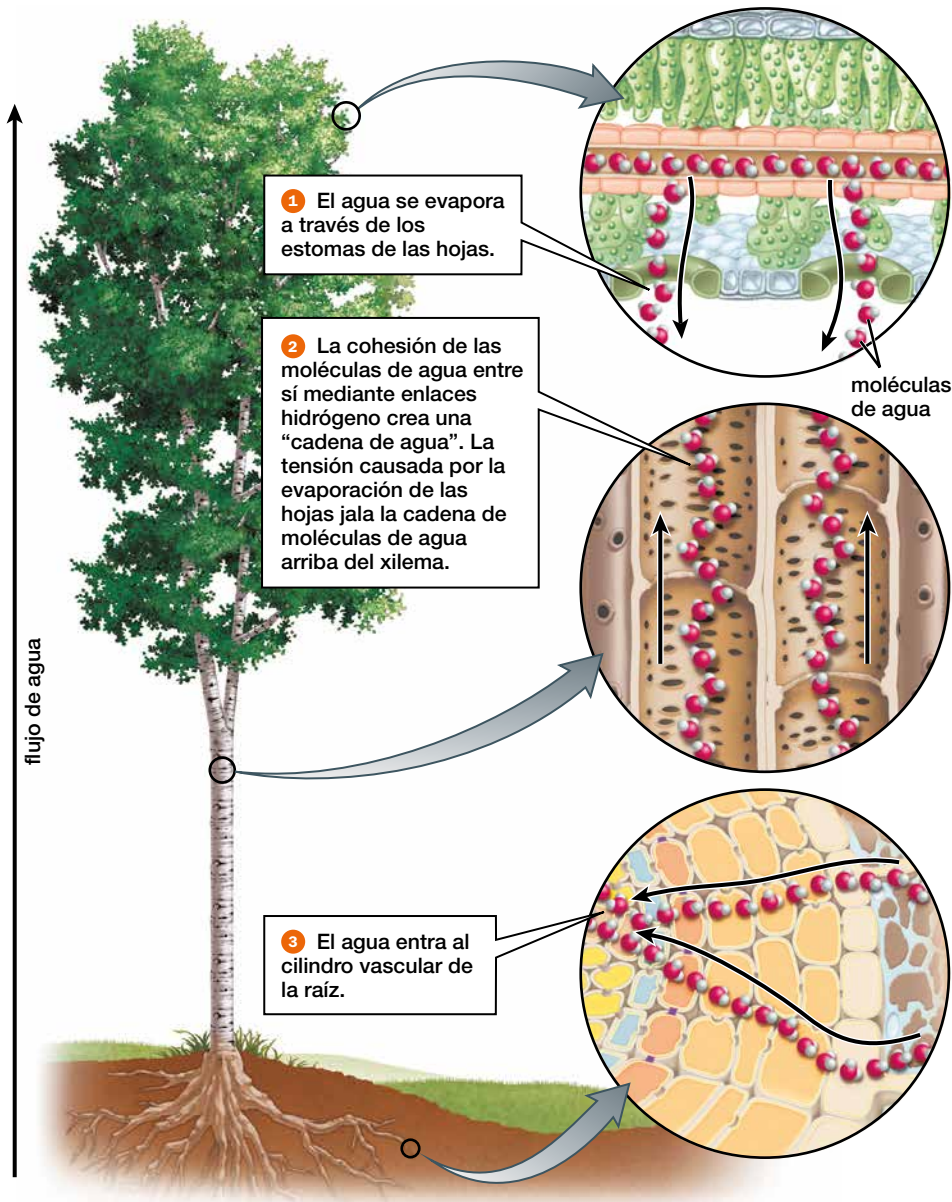
Los brillantes colores del otoño duran sólo algunas semanas, y luego las hojas caen. ¿Por qué los árboles caducifolios sueltan sus hojas? En los climas templados, el suelo está congelado durante largos periodos durante el invierno, lo que evita que los árboles absorban agua del suelo. Sin un suministro continuo de agua desde las raíces, la transpiración de las hojas con el tiempo haría que el árbol muriera por falta de agua y nutrientes disueltos. Al soltar sus hojas y entrar a un estado de latencia, los árboles caducifolios reducen la pérdida de agua durante el invierno cuando no podrían absorber agua de reemplazo desde el suelo congelado. Durante la época de crecimiento, ¿cómo la transpiración de las hojas transporta nutrientes desde el suelo hacia las puntas de las ramas?

44.8 ¿CÓMO LAS PLANTAS MUEVEN AGUA Y MINERALES DESDE LAS RAÍCES HACIA LAS HOJAS?

Después de entrar al xilema radicular, el agua fluye hacia el resto de la planta y los minerales disueltos en el agua se transportan de manera pasiva conforme el agua se mueve hacia arriba. Pero en las secuoyas más altas, las partes superiores pueden estar a 115 metros de las raíces. ¿Cómo las plantas superan la fuerza de gravedad y hacen que el agua fluya hacia arriba? En la mayoría de las plantas, al menos 90% del agua absorbida por las raíces se evapora a través de los estomas de las hojas. Esta evaporación, llamada **transpiración**, proporciona la fuerza que impulsa el agua hacia arriba a través del cuerpo de la planta.

El mecanismo cohesión-tensión explica el movimiento del agua en el xilema

El **mecanismo cohesión-tensión** explica cómo el agua sube por el xilema mediante la transpiración de las hojas (**FIG. 44-23**). Enlaces de hidrógeno entre las moléculas de agua las mantienen juntas (véase el Capítulo 2). Tal como los hilos de algodón, débiles de manera individual, juntos crean la fuerte tela de tus pantalones, la red de enlaces de hidrógeno individualmente débiles en el agua produce una fuerte **cohesión**, la resistencia de una sustancia a separarse. La cohesión crea una cadena de agua en el xilema, que se extiende en toda la altitud de la planta y es al menos tan fuerte como el alambre de acero del mismo diámetro. El componente de tensión del mecanismo cohesión-tensión lo suministra la evaporación del agua de las hojas durante la transpiración. Primero el agua se evapora de las células de mesófilo en los espacios de aire dentro de la hoja y luego sale a través de estomas hacia la atmósfera **1**. Conforme el agua sale de las células de mesófilo, su concentración de agua disminuye. Esto hace que el agua se mueva por ósmosis desde el xilema cercano hacia las células de mesófilo para sustituir el agua que se evapora.



◀ **FIGURA 44-23** El mecanismo cohesión-tensión de flujo de agua desde la raíz hasta las hojas en el xilema. La fuerza generada por la transpiración puede arrastrar agua desde el suelo hasta las partes superiores de los árboles más altos.

La cohesión y la tensión funcionan en conjunto para mover agua arriba del xilema

Las moléculas de agua que salen del xilema se ligan mediante cohesión con otras moléculas de agua en el mismo tubo de xilema. Por tanto, conforme las moléculas de agua salen del xilema para sustituir el agua evaporada de las células de mesófilo, jala más agua arriba del xilema ②. La tensión en el xilema es tan fuerte como para levantar el agua más de 150 metros, mucho más alto que cualquier árbol. La tensión que jala el agua arriba del xilema continúa todo el camino hacia las raíces, donde el agua en el espacio extracelular del cilindro vascular es jalada a través de los orificios porosos en las paredes de los elementos de vaso y las traqueidas del xilema, lo que reabastece las moléculas de agua en el fondo de la cadena ③. El movimiento del agua en el xilema

de raíz hace que el agua entre a la raíz desde el suelo. Sólo las partes arriba del suelo de la planta, por lo general el brote, pueden transpirar, de modo que el agua que fluye en el xilema es unidireccional, hacia arriba desde la raíz hacia el brote.

Un gran árbol de arce puede transpirar alrededor de 750 litros de agua al día: casi una tonelada de agua levantada a más de 15 metros, todos los días. ¿Qué proporciona la energía para transportar tanta agua? A final de cuentas, el Sol. La luz solar calienta tanto las hojas como el aire, lo que impulsa la evaporación del agua desde las hojas. Ahora imagina todo un bosque, donde cada árbol libera cientos de litros de agua al aire a través de transpiración cada día. Este proceso puede tener un gran efecto sobre el clima local, como se describe en el "Guardián de la Tierra: Los bosques riegan sus propios árboles".



Los bosques riegan sus propios árboles

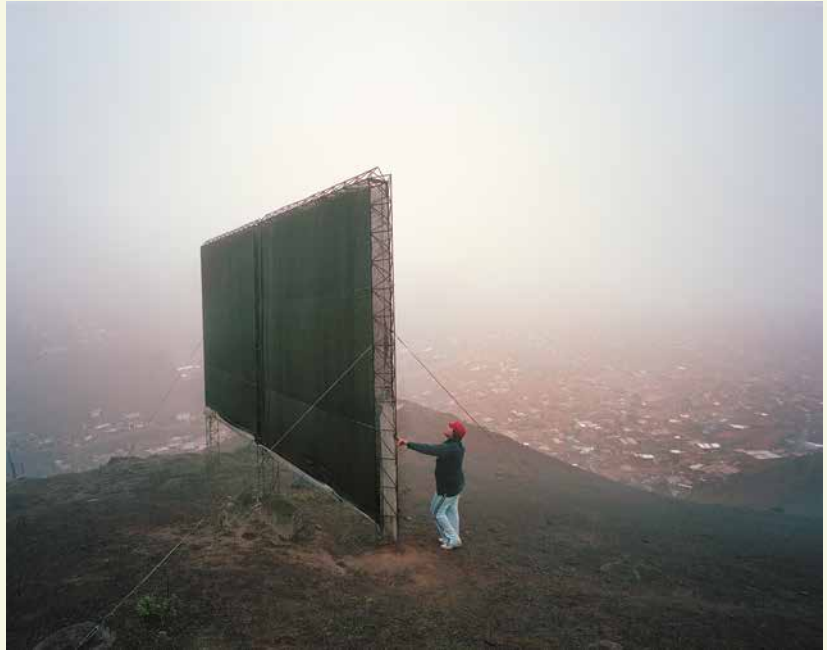
Los bosques lluviosos tropicales crecen en la cuenca del río Amazonas debido a las temperaturas cálidas y abundantes lluvias todo el año. ¿De dónde proviene la lluvia? Mucha de ella proviene de las masas de aire húmedo que se desarrollan cerca del ecuador (véase el Capítulo 30). Sin embargo, los bosques lluviosos tropicales son una fuente significativa de su propia alta humedad y lluvia abundante.

En el bosque lluvioso amazónico, un kilómetro cuadrado de suelo sostiene cientos de árboles altísimos, cada uno con cientos de miles de hojas. El área superficial combinada de las hojas empuja el área superficial del suelo. Por tanto, la mayor parte del agua que se evapora del bosque proviene de los árboles: tan poco como seis o nueve litros al día para los árboles pequeños en el suelo, pero hasta 600 litros al día para los árboles grandes del dosel. Esta evaporación produce alta humedad perpetua. Parte del agua transpirada cae de nuevo como lluvia, justo ahí en el bosque lluvioso. De hecho, hasta la mitad de la lluvia en la región amazónica es agua transpirada por los mismos árboles.

Cuando los bosques lluviosos se talan, el clima local cambia de manera drástica. En el bosque intacto, el agua que se evapora de las hojas enfría el aire. Conforme los árboles se remueven y la transpiración se reduce, la región se vuelve no sólo más seca, sino también más calurosa. La lluvia disminuye y la temperatura aumenta también en los bosques adyacentes no cortados; los árboles del bosque lluvioso no prosperan bajo estas condiciones, de modo que muchos comienzan a morir. Estos bosques no talados pero dañados también transpiran menos agua, lo que vuelve el clima local incluso más seco y más caluroso, y el ciclo vicioso continúa.

La transpiración del bosque lluvioso también puede afectar los bosques que son relativamente distantes del bosque lluvioso. Por ejemplo, la Reserva del Bosque Nuboso Monteverde, en Costa Rica, depende de un velo de niebla para su supervivencia. La transpiración de los bosques lluviosos de tierra baja de Costa Rica bombea humedad hacia los vientos que fluyen por las laderas de las montañas. Conforme el aire se enfría, la humedad se condensa en niebla. Sin embargo, un siglo de tala ha eliminado casi 80% de los bosques lluviosos de Costa Rica. Como resultado, el aire contiene menos humedad. El aire más seco requiere temperaturas más frías para condensar el agua, lo que significa que la niebla se forma más alto en las montañas que en años anteriores. Como resultado, el bosque en la parte inferior de las montañas está cambiando, con diferentes especies de árboles, e incluso diferentes especies de aves y lagartijas, que colonizan las laderas.

Los impactos de los árboles sobre su propio crecimiento no están limitados a los bosques lluviosos tropicales. En Tenerife, una de las Islas Canarias en la costa noroeste de África, la lluvia promedio menos de 20 centímetros al año (una lluvia típica de desiertos), con temperaturas altas promedio entre 20 y 31 °C todo el año. No obstante, algunas laderas montañosas de Tenerife sostienen bosques de pino. ¿Cómo es posible esto? Desde luego, es un poco más



▲ **FIGURA E44-1 Atrapaniebla** La niebla que se condensa en la fina malla de estas redes proporciona agua líquida.

frío, con un poco más de lluvia, en las laderas montañosas que en la costa. Sin embargo, el factor principal es el bosque mismo. Los árboles interceptan la neblina derivada a través de la isla desde el océano Atlántico. El agua proveniente de la niebla se condensa en los árboles y gotea hacia el suelo. Más de la mitad del agua en las corrientes de Tenerife proviene de niebla condensada.

Las personas han creado estructuras que atrapan nubes y también crean bosques que atrapan nubes. Por ejemplo, justo al sur de Lima, Perú, la ciudad montañosa de Bellavista florece en una región que obtiene alrededor de 1.5 centímetros de lluvia al año. Antes dependiente de costosa agua transportada en camiones, la ciudad ahora produce cientos de litros de agua al día durante el invierno a partir de la niebla transportada de manera gratuita por los vientos del océano Atlántico. La niebla es atrapada como condensación en finas redes de malla (**FIG. E44-1**), que gotean en tuberías y el agua se recolecta en grandes depósitos de almacenamiento. El agua limpia no sólo se usa para beber, la jardinería y una pequeña cervecería, sino también se transforma en paisaje. El agua de niebla ha permitido a los residentes plantar cientos de perennes cuyas finas hojas actúan como atrapaniebla naturales. Con la ayuda de embudos plásticos que dirigen el agua hacia sus raíces, los árboles pueden hidratarse a sí mismos y tal vez crearán un bosque autosustentable.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Bajo qué condiciones ambientales puede seguir floreciendo Bellavista? ¿Qué cambios podrían minar el progreso que se realiza ahí?

Los minerales suben por el xilema disueltos en agua

Los minerales absorbidos por las raíces de la planta están disueltos en agua donde forman iones cargados, incluidos NO_3^- , NH_4^+ , K^+ , Ca^{2+} , PO_4^{3-} y C^- . Los iones se disuelven en agua porque las partes o negativa o positiva de las moléculas de agua se atraen eléctricamente hacia los iones (véase el Capítulo 2). En el xilema, la atracción eléctrica enlaza los minerales al agua de manera holgada. Por tanto, los minerales se transportan junto con el agua desde la raíz hasta el brote.

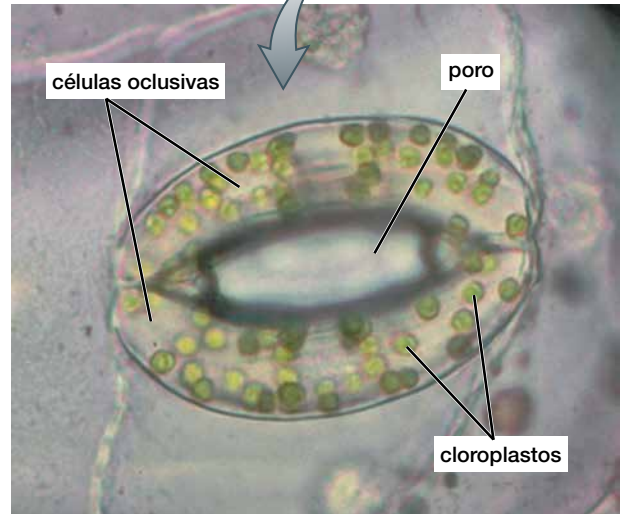
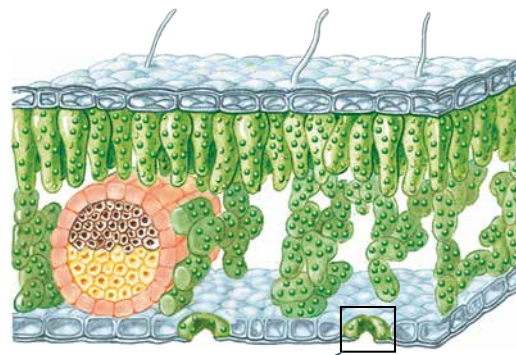
Los estomas controlan la tasa de transpiración

La transpiración impulsa el transporte de agua y minerales, pero también es una gran amenaza para las plantas porque es, con mucho, la fuente más grande de pérdida de agua: una pérdida que puede ser mortal en clima caluroso y seco. La pérdida de agua puede reducirse al cerrar los estomas a través de los cuales se evapora el agua. Sin embargo, cerrar los estomas también evita que el CO_2 entre a la hoja, y el CO_2 se requiere para la fotosíntesis. En consecuencia, una planta debe regular sus estomas para lograr un equilibrio entre adquirir dióxido de carbono y perder agua. En la mayoría de las plantas, los estomas se abren durante el día, cuando la luz solar puede impulsar la fotosíntesis, y se cierran durante la noche, para conservar agua. Sin embargo, si evaporación excesiva amenaza a la planta con deshidratación, los estomas se cerrarán sin importar la hora del día.

Células oclusivas regulan la apertura y el cierre de los estomas

Un estoma consta de dos células oclusivas que rodean un poro central (FIG. 44-24). ¿Cómo abren y cierran sus estomas las plantas? En realidad ésta es una cuestión de dos partes: (1) mecánicamente, ¿cómo cambia el tamaño de la abertura?, y (2) fisiológicamente, ¿cómo las células oclusivas responden a los estímulos, como la luz solar o la deshidratación, y ajustan el tamaño de la abertura?

Las células oclusivas ajustan el tamaño de la abertura de un estoma al cambiar su volumen y forma, lo cual logran al absorber o perder agua. Las células oclusivas tienen tanto una forma inusual



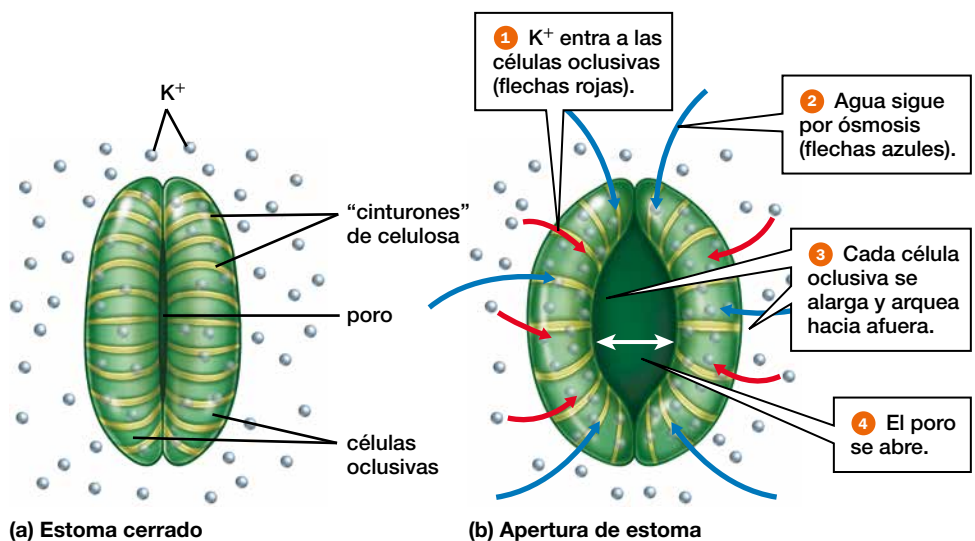
▲ **FIGURA 44-24** Un estoma en la epidermis foliar. Las células oclusivas están repletas de cloroplastos, pero la epidermis circundante es transparente y carece de ellos.

como un arreglo específico de fibras de celulosa en sus paredes celulares (FIG. 44-25a). Las dos células oclusivas de un estoma están un poco curvadas hacia arriba y ligadas juntas en sus extremos, lo que parece dos salchichas amarradas juntas en sus puntas. Las fibras de celulosa en las paredes de las células oclusivas encierran las células como docenas de pequeños cinturones.

► FIGURA 44-25 Cómo las células oclusivas abren un estoma (a)

La estructura de un estoma, que muestra el poro central cerrado. Las células oclusivas cerradas tienen una concentración relativamente baja de K^+ (similar a la de otras células epidérmicas), bajo contenido de agua y bajo volumen. (b) Cuando K^+ se transporta hacia las células oclusivas, el agua sigue por ósmosis, lo que aumenta el volumen de la célula oclusiva y fuerza la apertura del poro.

PENSAMIENTO CRÍTICO Cuando el estoma se cierra, ¿cómo se afecta la fotosíntesis? ¿Cómo se afecta el movimiento de agua hacia las raíces?



Un estoma se abre cuando sus células oclusivas ingieren agua, lo que aumenta su volumen. Los cinturones de celulosa evitan que las células se vuelvan muy gordas, de modo que, en vez de ello, las fuerzan a hacerse más largas. La forma curva de las células oclusivas y sus uniones mutuas en sus extremos significan que pueden volverse más largas sólo al curvarse hacia afuera, lo cual abre el poro central. Un estoma se cierra cuando sus células oclusivas pierden agua y reducen su volumen. Las células se vuelven más cortas y menos curvas, lo que cierra el poro.

¿Cómo una célula guardiana cambia su contenido de agua? El agua siempre se mueve a través de las membranas plasmáticas mediante ósmosis, que sigue un gradiente de concentración de solutos disueltos. Las células oclusivas crean gradientes osmóticos a través de sus membranas plasmáticas al ajustar la concentración de iones potasio (K^+) en su citoplasma en respuesta a estímulos como luz y CO_2 (véase más adelante). El movimiento de K^+ en la célula hace que el agua siga por ósmosis, lo que aumenta el volumen de las células y abre el poro (FIG. 44-25b). Mover K^+ de vuelta al exterior hace que el agua salga por ósmosis, lo que encoje las células y cierra el poro.

Tres importantes estímulos controlan el movimiento de K^+ hacia y desde las células oclusivas:

- **Luz** La luz se absorbe mediante pigmentos en las células oclusivas, lo que dispara una serie de reacciones que hacen que K^+ entre a las células. El agua sigue por ósmosis, y las células guardianas se hinchan, lo que abre el poro. En la oscuridad, las reacciones que promueven la entrada de K^+ se detienen, lo que permite al K^+ difundirse de vuelta al exterior de las células oclusivas.
- **Dióxido de carbono** Recuerda que las células oclusivas contienen cloroplastos y pueden realizar fotosíntesis. La fijación de carbono durante la fotosíntesis agota el CO_2 , lo que reduce su concentración dentro de las células oclusivas. Las bajas concentraciones de CO_2 estimulan la entrada de K^+ en las células oclusivas. En la noche, la fotosíntesis se detiene pero la respiración celular continúa, de modo que los niveles de CO_2 suben. El transporte de K^+ hacia las células oclusivas se detiene. K^+ se difunde al exterior, el agua sigue por ósmosis y las células oclusivas cierran el poro.
- **Agua** Cuando una planta comienza a secarse, sintetiza una hormona llamada ácido abscísico (véase el Capítulo 46). Dicho ácido se enlaza a receptores en las células oclusivas y desactiva la entrada de K^+ , lo que permite que K^+ se difunda afuera. Conforme el agua sigue por ósmosis, los estomas se cierran. Es más probable que la deshidratación peligrosa ocurra en los días soleados. Como podrías esperar, los efectos del ácido abscísico son poderosos, pues superan los efectos de la luz y el CO_2 y hacen que los estomas se cierren.

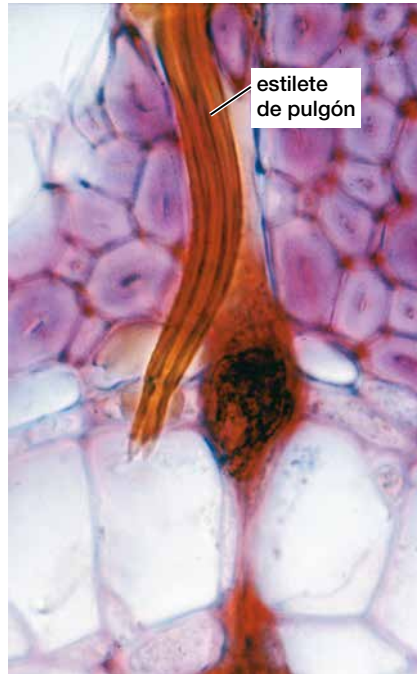
COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir cómo se mueve el agua en el xilema?
- explicar cómo se transportan los minerales en el xilema?
- describir cómo los movimientos de potasio y agua abren y cierran estomas, y describir los estímulos que disparan estos movimientos?



(a) Un pulgón succiona savia



(b) Un estilete penetra en el floema

▲ **FIGURA 44-26** Un pulgón se alimenta del fluido azucarado en el floema de los tubos cribosos (a) La presión en el tubo criboso fuerza al fluido a salir del floema y hacia el tracto digestivo del pulgón. El pulgón excreta fluido excesivo por su ano, como una “mielada” rica en azúcar. Este fluido lo recolectan ciertas especies de hormigas que, a su vez, defienden a los pulgones de depredadores. (b) En esta micrografía, el estilete de un pulgón penetra un elemento de tubo criboso.

44.9 ¿CÓMO TRANSPORTAN AZÚCARES LAS PLANTAS?

Los azúcares sintetizados en las hojas deben moverse hacia otras partes de la planta, donde nutren estructuras no fotosintéticas como raíces o flores, o se almacenan en células de corteza o raíces y tallos. La función del floema es el transporte de azúcares.

Los botánicos que estudian el floema en ocasiones utilizan ayudantes de laboratorio extraños: pulgones. Un pulgón es un insecto que se alimenta al succionar fluidos a través de un afilado tubo hueco llamado estilete, similar al estilete más familiar que usa un mosquito para succionar sangre de sus víctimas. Sin embargo, un pulgón se alimenta con el fluido del floema. El insecto inserta su estilete a través de la epidermis y la corteza de un tallo joven y en un tubo criboso (FIG. 44-26). Como verás, el fluido de floema está bajo presión, la cual conduce el fluido hacia el tracto digestivo del pulgón; en ocasiones, el pulgón se infla como un globo.

Después de que un pulgón penetra un tubo criboso, los botánicos pueden remover la mayor parte de su cuerpo, lo que deja el estilete en el lugar. El fluido de floema fluirá fuera del estilete durante varias horas. Análisis químicos muestran que el fluido de floema consta de agua que contiene entre 10 a 20% de azúcar disuelta (sobre todo sacarosa), con menores

cantidades de otras sustancias como aminoácidos, proteínas y hormonas. ¿Qué impulsa el movimiento de esta solución azucarada en el floema?

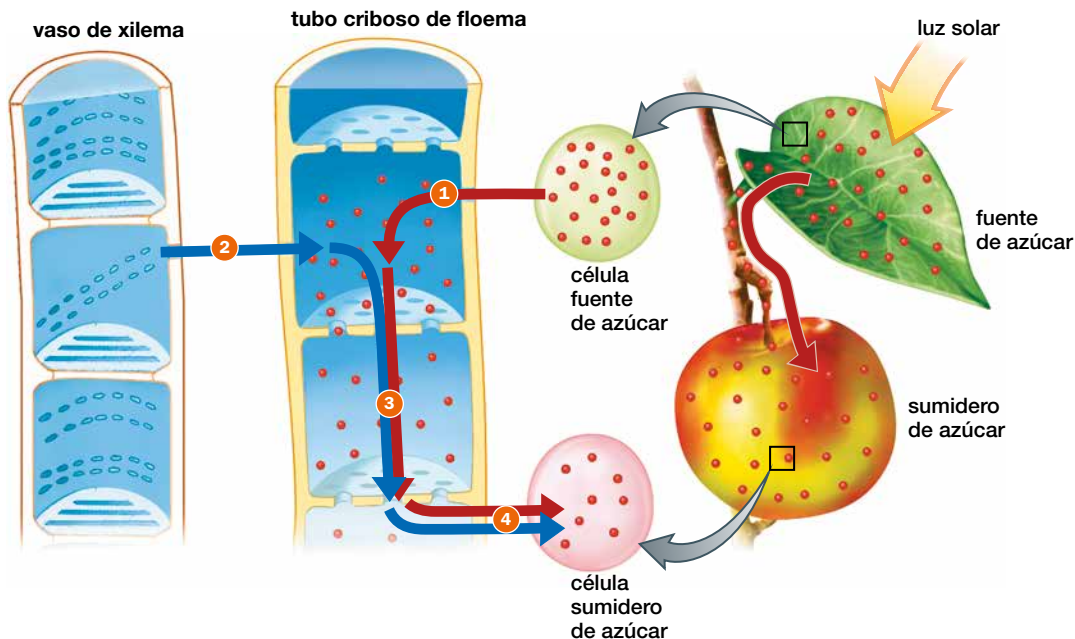
El mecanismo de flujo por presión explica el movimiento de azúcar en el floema

La explicación más aceptada del transporte de fluido en el floema es el **mecanismo de flujo por presión**, en el cual diferencias en la presión del agua impulsan el flujo de fluido a través de los tubos cribosos. Estas diferencias de presión se crean de manera indirecta mediante la producción y uso de azúcar en diferentes partes de la planta. Cualquier parte de una planta que sintetice más azúcar de la que use, como una hoja que fotosintetiza, es una **fuentes** de azúcar. Cualquier estructura que usa más azúcar de la que produce es un **sumidero** de azúcar. Los sumideros incluyen meristemas y flores y frutos en desarrollo. Fuentes y sumideros pueden cambiar con las estaciones. Por ejemplo, las raíces de los árboles caducifolios son sumideros de azúcar durante el verano, cuando convierten la sacarosa en almidón para almacenamiento. La siguiente primavera, las raíces se convierten en fuentes de azúcar conforme convierten el almidón de vuelta en sacarosa, que viaja hacia arriba en el floema y suministra energía para el desarrollo de nuevas hojas, que son sumideros. Conforme las hojas maduran y sus capacidades fotosintéticas se desarrollan, se convierten en fuentes de azúcar.

De acuerdo con el mecanismo de flujo por presión, los tubos cribosos de floema llevan fluido desde las fuentes de azúcar hacia

los sumideros de azúcar, como se ilustra mediante los pasos numerados en la **FIGURA 44-27**. El azúcar producida por una célula fuente (por ejemplo, en una hoja que fotosintetiza) se transporta activamente hacia un tubo criboso de floema **1**. Esto eleva la concentración de azúcar en el fluido de floema en dicha porción del tubo criboso. El agua proveniente del xilema cercano sigue al azúcar hacia el tubo criboso mediante ósmosis **2**. Puesto que sus paredes celulares rígidas evitan que las células de tubo criboso se expandan, el agua que entra al tubo criboso aumenta la presión del fluido interior. La presión de agua resultante en una región fuente impulsa el fluido a través de los tubos cribosos de floema hacia regiones de menor presión **3**. ¿Cómo se crea menor presión? Las células de un sumidero de azúcar (como un fruto) transportan el azúcar de manera activa fuera del floema **4**. El agua sigue por ósmosis, lo que produce menor presión de agua en esta parte del tubo criboso. En consecuencia, el fluido de floema se mueve desde una fuente, donde la presión de agua es alta, hacia un sumidero, donde la presión de agua es menor, y transporta el azúcar disuelta consigo.

El mecanismo de flujo por presión explica por qué los elementos de tubo criboso deben tener membranas plasmáticas intactas pero muy poco citoplasma. Las membranas plasmáticas intactas, que confinan la solución de azúcar dentro de las células de tubo criboso, pero son permeables al agua, permiten tanto la acumulación de azúcar como la entrada resultante de agua mediante ósmosis. La falta de citoplasma reduce la resistencia al flujo de fluido en el tubo criboso.



▲ **FIGURA 44-27** El mecanismo de flujo por presión del transporte de azúcar en el floema Diferencias en la presión del agua impulsan el fluido de floema desde la hoja (una fuente de azúcar) hacia el fruto (un sumidero de azúcar). Las flechas rojas y azules indican el movimiento de azúcar y agua, en forma respectiva. El gradiente azul en el tubo criboso de floema representa presión de agua, que es mayor en el extremo fuente del tubo y menor en el extremo sumidero del mismo tubo.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿En qué etapa de crecimiento una hoja sería un sumidero de azúcar? ¿Cuál sería su fuente de azúcar?

Observa que los sumideros de sacarosa pueden estar o arriba o abajo de las fuentes de sacarosa. Por ejemplo, una hoja que fotosintetiza estará abajo del meristemo apical pero arriba de las raíces. El mecanismo de flujo por presión explica cómo el fluido de floema puede moverse o arriba o abajo de la planta, desde fuentes de azúcar hacia sumideros de azúcar.

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Otoño en Vermont

De todos los colores del otoño, los sorprendentes rojos son los más intrigantes. En la mayoría de los árboles, los carotenoides amarillo y anaranjado tienen papeles esenciales en la fotosíntesis a lo largo del verano, pero las antocianinas rojas sólo se sintetizan durante el otoño, pocas semanas antes de que las hojas se desprendan. ¿Cuán buenas son las antocianinas? Actúan como protector solar para las hojas.

Al inicio del otoño, conforme las temperaturas enfrían pero los días permanecen bastante largos y el sol todavía es muy brillante, las rutas fotosintéticas de las hojas se vuelven menos eficientes y la hoja ya no puede usar toda la luz que absorbe. El exceso de energía luminosa puede dañar los cloroplastos y reducir la fotosíntesis aún más. Las antocianinas bloquean las luces ultravioleta y azul y actúan como antioxidantes, buscando radicales libres dañinos que pudieran formarse por la luz UV o por fotosíntesis ineficiente. Así, las hojas rojas que contienen antocianina están mejor protegidas contra la luz intensa que las hojas sin antocianina y por tanto pueden realizar fotosíntesis de manera más efectiva. En algunas plantas, las hojas rojas dominan las partes exteriores de la planta, que reciben más luz solar, mientras que las hojas interiores sombreadas se vuelven anaranjadas y amarillas.

¿Por qué emplear energía para proteger las hojas que están a punto de caer? Para reclamar nutrimentos, en especial nitrógeno y fósforo, que una planta no puede permitirse perder. En el otoño,

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo las soluciones de azúcar se mueven en el floema, y por qué siempre se mueven de las fuentes hacia los sumideros de azúcares?

complejas moléculas orgánicas en las hojas se descomponen, y las moléculas más simples resultantes se transportan hacia células de almacenamiento en tallos y raíces, donde permanecen a lo largo del invierno. La fotosíntesis proporciona la energía necesaria para esta descomposición y transporte. Comparadas con las plantas normales, las que tienen una mutación que les impide producir antocianina recuperan mucho menos nitrógeno de sus hojas bajo condiciones de luz intensa y temperaturas bajas. Esto indica que la antocianina de hecho ayuda a una planta a reclamar nutrimentos de sus hojas.

CONSIDERA ESTO Los arces azucareros son un gran activo de los terrenos de Nueva Inglaterra, porque producen tanto jarabe de arce como brillantes colores otoñales rojos que atraen a los turistas. Pero los arces azucareros son sensibles al calor, y las proyecciones de cambio climático sugieren que, hacia finales del siglo, el aumento en temperaturas puede cambiar el rango de estos árboles hacia el norte y más alto en las montañas. Los cambios ya comenzaron a observarse en la temporización de los colores del otoño, cuya aparición en parte se estimula con las temperaturas que bajan. ¿Cuáles son algunas implicaciones del calentamiento global para la economía futura de los terrenos de Nueva Inglaterra?

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

44.1 ¿Cómo está organizado el cuerpo de las plantas?

El cuerpo de una planta terrestre consta de sistemas de raíz y brotes. Las raíces por lo general son subterráneas. Sus funciones incluyen anclar la planta en el suelo; absorber agua y minerales; transportar agua, minerales, azúcares y hormonas; almacenar azúcar y almidón en exceso; producir algunas hormonas, e interactuar con hongos y microorganismos del suelo que proporcionan nutrimentos. Los brotes por lo general se ubican sobre tierra y constan de tallos, hojas, yemas y (en temporadas) flores y frutos. Las funciones de los brotes incluyen fotosíntesis, transporte de materiales, almacenamiento de azúcar y almidón, reproducción, y producción de hormonas. Los dos grupos principales de plantas con flores son las monocotiledóneas y las dicotiledóneas (véase la Fig. 44-2).

44.2 ¿Cómo crecen las plantas?

Los cuerpos de las plantas están compuestos por células de meristemo y células diferenciadas. Las células de meristemo están indiferenciadas y conservan la capacidad de división celular mitótica. Las células diferenciadas surgen de las divisiones de las células de meristemo, se especializan para funciones particulares y por lo general no se dividen. La mayoría de las células de meristemo se ubica en meristemas apicales en las puntas de raíces y brotes y en meristemas laterales en raíces, tallos y ramas. El crecimiento primario (crecimiento en longitud o altura y la diferenciación de las partes) resulta de la división y diferenciación de células derivadas de meristemas apicales. El crecimiento secundario (crecimiento en diámetro y fuerza) resulta de la división y diferenciación de células derivadas de meristemas laterales.

44.3 ¿Cuáles son los tejidos diferenciados y tipos de células de las plantas?

Los cuerpos de las plantas constan de tres sistemas de tejidos: sistemas fundamental, dérmico y vascular (véase la Tabla 44-1). El sistema

de tejido fundamental consta de varios tipos de células, incluidas células de parénquima, colénquima y esclerénquima. La mayoría están involucradas en fotosíntesis, sostén o almacenamiento. El tejido fundamental constituye la mayor parte del cuerpo de una planta joven durante el crecimiento primario. El sistema de tejido dérmico forma la cubierta exterior del cuerpo de la planta. El sistema de tejido dérmico de hojas y de raíces primarias y tallos por lo general es una sola capa celular de epidermis. Después de crecimiento secundario, el tejido dérmico se llama peridermo y consta de células de corcho y el cámbium de corcho que lo produce. El sistema de tejido vascular consta de xilema, que transporta agua y minerales desde las raíces hacia los brotes, y floema, que transporta agua, azúcares y otras moléculas orgánicas a lo largo del cuerpo de la planta.

44.4 ¿Cuáles son las estructuras y funciones de las hojas?

Una hoja está compuesta por un peciolo y un limbo. El peciolo une el peciolo a un tallo o rama. El limbo consta de una epidermis exterior transparente cubierta con una cutícula impermeable; células de mesófilo, que tienen cloroplastos y realizan fotosíntesis, y haces vasculares de xilema y floema, que transportan agua, minerales y productos fotosintéticos hacia y desde la hoja. La epidermis inferior está perforada con poros ajustables llamados estomas que regulan el intercambio de gases y agua. Las hojas pueden estar especializadas para almacenar nutrimentos, capturar presas o para formar espinas y zarcillos.

44.5 ¿Cuáles son las estructuras y funciones de los tallos?

El tallo dicotiledóneo producido por crecimiento primario consta de (de afuera adentro): la epidermis con su cutícula impermeable, la corteza (constituida por células fotosintéticas, de sostén y de almacenamiento), tejido vascular (xilema y floema) y médula central (cuyas células también almacenan nutrimentos y proporcionan sostén). Yemas laterales surgen de nodos ubicados a intervalos a lo largo del tallo. Bajo las condiciones hormonales adecuadas, las yemas laterales brotan en ramas. El crecimiento secundario en los tallos resulta de divisiones celulares en el cámbium vascular y el cámbium de corcho. El cámbium vascular produce xilema secundario y floema secundario, lo que aumenta el diámetro del tallo. El cámbium de corcho produce células de corcho impermeables que cubren el exterior del tallo. Los tallos pueden estar especializados para almacenar nutrimentos o para formar espinas y zarcillos.

44.6 ¿Cuáles son las estructuras y funciones de las raíces?

El crecimiento primario en las raíces resulta en una estructura que consta de una epidermis exterior y un cilindro vascular interior de xilema y floema, con corteza entre las dos. El meristemo apical cerca de la punta de una raíz está protegido con una piloriza. Las células de la epidermis radicular absorben agua y minerales del suelo. Los pelos radiculares son proyecciones de células epidérmicas que aumentan el área superficial para absorción. La mayoría de las células de corteza almacenan azúcares en exceso (por lo general en forma de almidón) producidos mediante fotosíntesis. La capa interna de células de corteza es la endodermis, que controla el movimiento de agua y minerales desde el suelo hacia el cilindro vascular. La ramificación de la raíz inicia mediante células de periciclo meristemático que rodean el cilindro vascular. El crecimiento secundario en las raíces es similar al crecimiento secundario en el tallo. Los tallos pueden estar especializados para almacenar nutrimentos o para formar espinas y zarcillos.

44.7 ¿Cómo adquieren nutrimentos las plantas?

Los nutrimentos de las plantas se describen en la Tabla 44-2. Agua y minerales disueltos pueden difundirse a través de las paredes celulares y los espacios de la epidermis y la corteza hasta que se fuerzan (mediante la banda de Caspari) a moverse a través de las membranas plasmáticas de células endodérmicas. Estas membranas permiten al agua y minerales selectos entrar al cilindro vascular.

La mayoría de los minerales se toman de manera selectiva del agua del suelo mediante transporte activo en los pelos radiculares. Estos minerales se difunden de célula a célula vía plasmodesmos, y a final de cuentas a la endodermis, que los transfiere hacia el espacio extracelular del cilindro vascular. El agua sigue la alta concentración mineral de manera intracelular, y se mueve mediante ósmosis a través de las membranas plasmáticas de las células epidérmicas, de corteza y endodérmicas.

La mayoría de las plantas forman complejos raíz-hongo llamados micorrizas que ayudan a absorber algunos nutrimentos del suelo. Las legumbres evolucionaron una relación cooperativa con bacterias fijadoras de nitrógeno que invaden las raíces de las legumbres. La planta proporciona azúcares a las bacterias, y las bacterias usan parte de la energía en dichos azúcares para convertir el nitrógeno atmosférico en amoníaco, que entonces absorbe la planta.

44.8 ¿Cómo las plantas mueven agua y minerales desde las raíces hacia las hojas?

El mecanismo cohesión-tensión explica la función del xilema. Las moléculas de agua se atraen eléctricamente unas a otras, y forman enlaces hidrógeno entre moléculas. La cohesión resultante mantiene unida al agua dentro de los tubos de xilema. Conforme las moléculas de agua se evaporan de las hojas durante la transpiración, los enlaces hidrógeno jalan otras moléculas de agua arriba en el xilema para sustituirlas todo el camino desde la raíz. Los minerales suben por el xilema disueltos en el agua.

Estomas en las capas epidérmicas de las hojas o tallos jóvenes controlan la evaporación de agua (transpiración). La abertura de un estoma está regulada mediante la forma y el volumen de las células oclusivas que forman el poro. Los estomas abiertos permiten transpiración más rápida. En la mayoría de las plantas, los estomas se abren durante el día (y admiten el dióxido de carbono necesario para la fotosíntesis); los estímulos que disparan la apertura de los estomas son luz y una baja concentración de dióxido de carbono en las células oclusivas. Si la planta pierde demasiada agua, se libera una hormona llamada ácido abscísico, que hace que las células oclusivas cierren los estomas.

44.9 ¿Cómo transportan azúcares las plantas?

El mecanismo de flujo por presión explica el transporte de azúcar en el floema. Partes de la planta que sintetizan azúcar (por ejemplo, las hojas) exportan azúcar hacia los tubos cribosos. Las altas concentraciones de azúcar hacen que el agua entre a los tubos cribosos mediante ósmosis, lo que aumenta la presión de agua local en el floema. Otras partes de la planta (por ejemplo, los frutos) consumen azúcar, lo que reduce la concentración de azúcar en el tubo criboso y hace que el agua deje los tubos por ósmosis, lo que reduce la presión. Agua y azúcar disueltos se mueven en los tubos cribosos desde presión alta hacia presión baja.

Términos clave

anillo anual 845
bacteria fijadora
de nitrógeno 852

banda de Caspari 851
blancura 845
cámbium de corcho 845

cámbium vascular 845
 célula acompañante 840
 célula de corcho 845
 célula de meristemo 837
 célula diferenciada 837
 célula oclusiva 841
 cilindro vascular 849
 corteza 846
 crecimiento indeterminado 837
 crecimiento primario 837
 cutícula 839
 dicotiledónea 836
 duramen 845
 elemento de tubo criboso 840
 elemento de vaso 840
 endodermis 849
 epidermis 839
 estoma 841
 fijación de nitrógeno 852
 floema 840
 fuente 858
 haz vascular 842
 hoja 841
 hoja primordial 843
 internodo 843
 limbo 841
 mecanismo
 cohesión-tensión 853
 mecanismo de flujo
 por presión 858
 médula 843
 meristemo apical 837
 meristemo lateral 837
 mesófilo 841
 micorriza 852
 mineral 850
 monocotiledónea 836
 nodo 843
 nódulo 853
 nutrimento 849
 orificio 840
 peciolo 841
 pelo radicular 848
 periciclo 849
 peridermo 839
 piloriza 848
 placa cribosa 840
 plasmodesmo 840
 presión radicular 852
 raíz 835
 raíz secundaria 849
 sistema de brote 835
 sistema de raíz 835
 sistema de raíz fibrosa 847
 sistema de raíz
 principal 846
 sistema de tejido 838
 sistema de tejido
 dérmico 839
 sistema de tejido
 fundamental 838
 sistema de tejido
 vascular 840
 sumidero 858
 tallo 836
 tejido 838
 tejido colénquima 838
 tejido
 esclerénquima 837
 tejido parénquima 838
 transpiración 853
 traqueidas 840
 tricomas 839
 vaso 840
 vena 842
 xilema 840
 yema 836
 yema floral 843
 yema lateral 843
 yema terminal 843

- c. permite que el azúcar sintetizado en las hojas llegue a las raíces.
 - d. consta sobre todo de células de corcho vivas.
4. Los minerales disueltos en el agua
 - a. entran a las células epidérmicas de la raíz mediante transporte activo.
 - b. toman una ruta extracelular a través de las raíces hacia los cilindros vasculares.
 - c. se transportan hacia arriba, a través del floema, hasta las hojas.
 - d. entran mediante difusión a las células de la corteza radicular.
 5. La transpiración
 - a. ocurre como resultado de presión radicular.
 - b. ocurre en el xilema.
 - c. permite que los minerales del suelo lleguen a las hojas.
 - d. lleva azúcares a las raíces.

Llena los espacios

1. Las plantas crecen a través de la división de las células _____ y la diferenciación de las células hijas resultantes. Estas células que se dividen residen en dos ubicaciones: en la punta de un brote o raíz, llamado _____, y en cilindros a lo largo de los lados de las raíces y tallos, llamados _____. ¿Cuál es responsable del crecimiento primario? _____. ¿Cuál es responsable del crecimiento secundario? _____.
2. Los tres sistemas de tejidos del cuerpo de una planta son _____, _____ y _____. ¿Cuál cubre el exterior del cuerpo de la planta? _____. ¿Cuál conduce agua, minerales y azúcares dentro del cuerpo de la planta? _____. ¿Cuál almacena almidones? _____.
3. El agua viaja hacia arriba a través de las raíces y brotes de la planta dentro de tubos huecos de _____, que contienen dos tipos de células conductoras, _____ y _____. Las moléculas de agua dentro de estos tubos están interconectadas mediante fuerzas llamadas _____, que permiten que una cadena de moléculas de agua sea jalada arriba de la planta, impulsada por la evaporación de agua de las hojas, un proceso llamado _____. El (la) _____ en la epidermis de una hoja controla la tasa de evaporación de la hoja.
4. _____ transporta azúcares y otras moléculas orgánicas desde fuentes de azúcar hacia sumideros de azúcar. El tipo de célula conductora en este tejido es _____, que está sostenido por células adyacentes llamadas _____.
5. La punta misma de una raíz joven está protegida por las células de _____. El área superficial de una raíz joven aumenta con proyecciones de células epidérmicas llamadas _____, que mueven minerales desde el agua del suelo hacia su citoplasma mediante el proceso de _____. Muchas raíces jóvenes tienen una relación mutuamente benéfica con hongos para ayudar a absorber algunos minerales; estos complejos raíz-hongo se llaman _____.

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

1. Las raíces principales
 - a. son característica de las dicotiledóneas.
 - b. actúan como fuentes de azúcar cuando las hojas están por completo desarrolladas.
 - c. están llenas con células de esclerénquima.
 - d. incluyen patatas blancas.
2. Las células oclusivas
 - a. se encuentran principalmente sobre la superficie superior de las hojas.
 - b. abren sus estomas al encogerse.
 - c. carecen de cloroplastos.
 - d. se cierran en respuesta al ácido abscísico.
3. La corteza
 - a. es un tipo de tejido epidérmico.
 - b. incluye el cámbium vascular.

Preguntas de repaso

1. ¿Cuáles son las principales funciones de raíces, tallos y hojas?
2. Describe las ubicaciones y funciones de los tres sistemas de tejidos en las plantas terrestres.
3. Distingue entre crecimiento primario y crecimiento secundario, y describe los tipos de células involucradas en cada uno.
4. Distingue entre células de meristemo y células diferenciadas.
5. Elabora un diagrama de la estructura interna de una raíz dicotiledónea después de crecimiento primario, etiqueta y describe la función de epidermis, corteza, endodermis, periciclo, xilema y floema.
6. Elabora un diagrama de la estructura interna de un tallo dicotiledóneo después de crecimiento primario, etiqueta y describe la función de epidermis, corteza, orificio, xilema y floema. ¿Cómo cambia la estructura después de crecimiento secundario?
7. Describe xilema y floema, e incluye sus tipos de célula y las soluciones que transportan.
8. ¿Qué tipos de células forman los pelos radiculares? ¿Cuál es la función de los pelos radiculares?
9. Elabora un diagrama de la estructura de una hoja. ¿Cuáles estructuras regulan la pérdida de agua y la absorción de CO_2 en una hoja?
10. Describe el ciclo diario de apertura y cierre de estomas, y sus respuestas a la deshidratación.

11. Describe cómo una raíz absorbe agua y minerales.
12. Describe cómo agua y minerales se mueven en el xilema. ¿Por qué el movimiento de agua y minerales en el xilema es unidireccional?
13. Describe cómo se mueven los azúcares en el floema y explica por qué el fluido del floema puede moverse arriba o abajo de la planta.
14. Describe las estructuras superficiales de un tallo después de crecimiento primario. ¿Dónde se ubican las yemas y cuáles son sus funciones?

Aplicación de conceptos

1. Una importante meta de los botánicos moleculares es insertar los genes para fijación de nitrógeno en plantas de cultivo como maíz o trigo. ¿Por qué sería útil la inserción de tales genes? ¿Qué cambios en las prácticas agrícolas permitiría esta técnica?
2. Cuando un huracán barre sobre áreas costeras bajas, deja tras de sí mucha agua salada. Muchas plantas terrestres mueren pronto poco después. ¿Por qué el agua salada mata las plantas?
3. Los céspedes (monocotiledóneas) forman su meristemo primario cerca de la superficie del suelo en lugar de en las puntas de ramas como lo hacen las dicotiledóneas. ¿Cómo esta característica te permite plantar césped en un jardín y podarlo cada semana en el verano? ¿Qué ocurriría si tuvieras césped dicotiledóneo y lo podaras?

45

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO DE LAS PLANTAS

ESTUDIO DE CASO

La flor cadáver obtiene su nombre común por el olor de sus flores, que pueden medir hasta tres metros de alto. El olor se describe como parecido a pez muerto, calabaza en descomposición o simplemente como carroña podrida. La flor cadáver también se pone caliente. Genera pulsos de vapor de agua caliente a temperaturas tan altas como 36 °C. En el bosque de Sumatra, la enorme flor actúa como una chimenea, expulsa su oloroso vapor alto en el aire y lo dispersa a través del vecindario.

Los moscones de la carne y los escarabajos carroñeros son atraídos por el olor de la carne en putrefacción. Pululan alrededor de los cadáveres animales y ponen sus huevos en ellos. Cuando los huevos eclosionan, las larvas comen la carne en descomposición, y luego, con el tiempo, se convierten en pupas y eclosionan en otra generación de moscas y escarabajos. Cuando una flor cadáver emite su “olor de cadáver”, atrae a estos carroñeros, que de manera inadvertida funcionan como polinizadores.

Muchas otras flores son calientes, o apestosas, o ambas cosas. La relacionada alocasia “caballo muerto” apesta Córcega y otras islas en el Mediterráneo norte. El apestoso lirio cadáver comparte los bosques de Sumatra con la flor cadáver. En Sudáfrica, la flor estrella de mar con sus flores pútridas de cinco brazos atrae moscas... ¡y créelo o no, algunas personas las cultivan como plantas caseras! Muchos parientes de la flor cadáver, incluidos filodendros y coles zorrillo, tienen flores generadoras de calor cuyos aromas no son en particular ofensivos (aunque las hojas de las coles zorrillo huelen como zorrillo si se les daña).

¿Por qué una planta produciría una enorme flor caliente y pútrida? En ese sentido, ¿por qué las plantas producen flores en absoluto? ¿Y cómo una planta se beneficia al engañar a escarabajos y moscas para confundir sus flores con una masa de carne en descomposición?



La *Amorphophallus titanum* en realidad quita el aliento... ¡en más de una forma! La flor puede medir hasta tres metros de alto y oler como un cadáver en descomposición.

Algunos lo prefieren caliente... ¡y apestoso!

LA MAYORÍA DE LAS FLORES SON HERMOSAS, delicadas, fragantes y bastante pequeñas. Y por lo general permanecen a la misma temperatura que su ambiente. Pero no todas las flores obedecen estas reglas. Observa a la *Amorphophallus titanum*, conocida en su nativa Sumatra (una isla de Indonesia) como *bunga bangkai*, la flor cadáver. (Las personas rara vez traducen su nombre científico al escribirlo, pero tal vez tú imaginas por qué.)

DE UN VISTAZO

- | | | |
|--|---|--|
| 45.1 ¿Cómo se reproducen las plantas? | 45.3 ¿Cómo se desarrollan frutos y semillas? | 45.5 ¿Cómo interactúan las plantas y sus polinizadores? |
| 45.2 ¿Cuáles son las funciones y estructuras de las flores? | 45.4 ¿Cómo germinan y crecen las semillas? | 45.6 ¿Cómo ayudan los frutos a dispersar semillas? |

45.1 ¿CÓMO SE REPRODUCEN LAS PLANTAS?

Muchas plantas pueden reproducirse o sexual o asexualmente. Durante la reproducción asexual, la división celular mitótica en una planta existente produce una descendencia que es genéticamente idéntica a la progenitora. Por ejemplo, los álamos temblones pueden producir nuevos brotes a partir de sus raíces. Cuando las ramas arqueadas de las zarzamoras o los estolones de las fresas que se extienden de manera horizontal (véase la Fig. 44-13b) tocan el suelo, echan raíz y producen nuevas plantas. Los bulbos de los tulipanes, narcisos y amarillos pueden reproducirse al crecer nuevos bulbos más pequeños.

Los biólogos no están de acuerdo acerca de qué factores, o combinación de factores, favorecieron la evolución de la reproducción sexual. Sin embargo, las ventajas de la reproducción sexual deben ser significativas, porque la mayoría de los eucariotes, incluidas todas las plantas mencionadas líneas arriba, se reproducen sexualmente al menos parte del tiempo.

El ciclo de vida sexual de la planta alterna entre etapas diploide y haploide

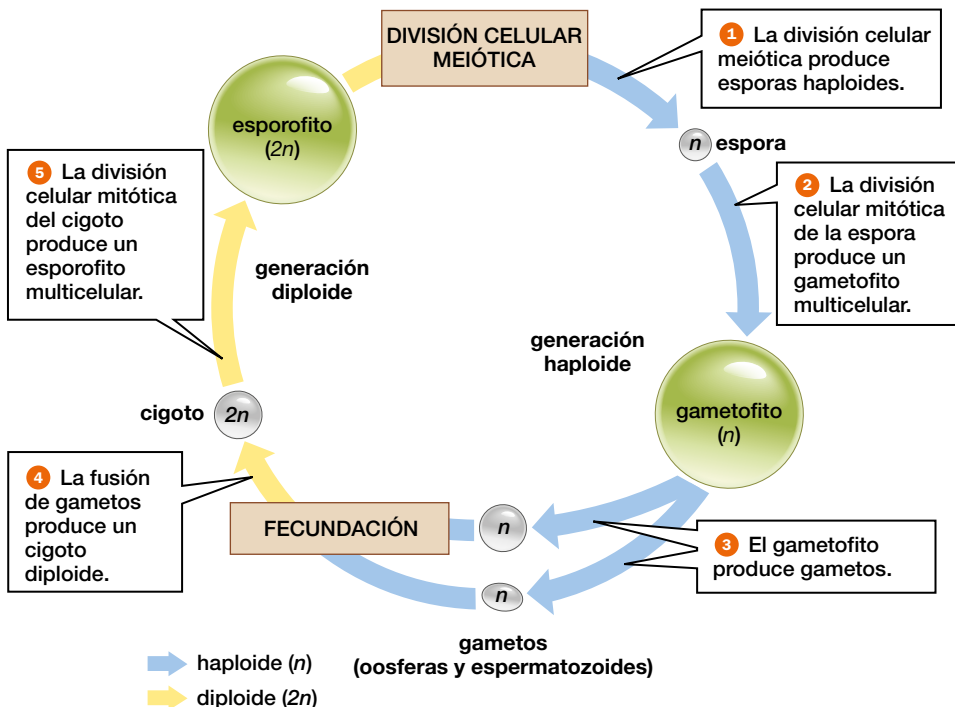
El ciclo de vida sexual de las plantas se describe como **alternación de generaciones** porque alterna entre generaciones

diploide multicelular y haploide multicelular que se generan mutuamente en un ciclo continuo (FIG. 45-1). Comienza por la etapa diploide multicelular. Células reproductivas especializadas en la etapa diploide experimentan división celular meiótica, lo que produce células haploides llamadas **esporas** ①. Por esta razón, la etapa diploide se denomina **esporofito**, o “planta portadora de esporas”. ¿Por qué estas células son esporas y no gametos? Los gametos (espermatozoides u oosferas) nunca se dividen, pero si surge la oportunidad, dos gametos se fusionan para formar una oosfera fecundada diploide, o **cigoto**. En contraste, las esporas nunca se fusionan para formar una célula diploide; en vez de ello, las esporas de la planta experimentan división celular mitótica para producir una etapa haploide multicelular llamada **gametofito** (“planta portadora de gametos”) ②. Células reproductivas especializadas en el gametofito se diferencian en gametos haploides ③. Después dos gametos se fusionan para formar un cigoto ④. El cigoto crece mediante división celular mitótica, y se convierte en la siguiente generación diploide multicelular ⑤.

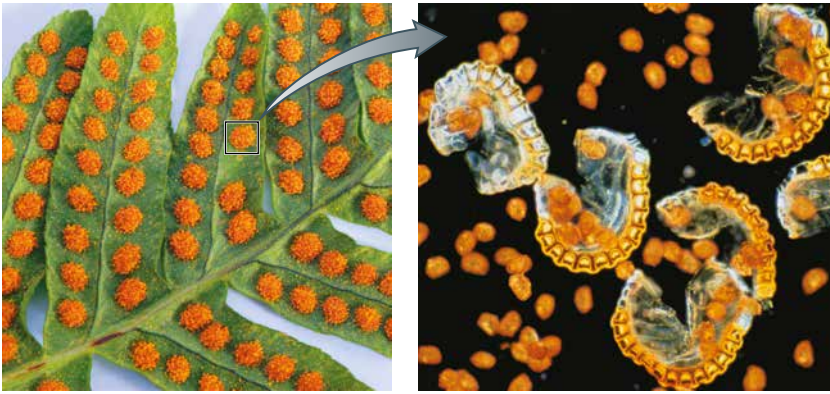
Aunque la alternación de generaciones es el ciclo de vida sexual de todas las plantas, el tamaño relativo, la complejidad y el lapso de vida de las etapas esporofito y gametofito varían mucho entre diferentes tipos de plantas. En los musgos, por ejemplo, la etapa gametofito es una planta independiente que domina el ciclo de vida (véase el Capítulo 22).

Un espermatozoide fecunda una oosfera que se retiene en el gametofito. El cigoto resultante se desarrolla en un esporofito que crece directo en el gametofito y depende de él para su nutrición. El esporofito nunca es una planta independiente.

En los helechos, las etapas haploide y diploide son de plantas independientes con vida libre; el ciclo de vida está dominado por el esporofito diploide. Las células reproductivas del esporofito (los helechos por lo común se observan en bosques húmedos sombreados) experimenta división celular meiótica, lo que produce cúmulos de esporas haploides, en general en la parte inferior de las frondas (FIG. 45-2). Si una espora aterriza en suelo húmedo, germina en un gametofito haploide. Las células en estructuras macho y hembra separadas en el gametofito se diferencian en espermatozoides y oosferas. Un espermatozoide fecunda una oosfera dentro de la estructura reproductiva



▲ FIGURA 45-1 Alternación de generaciones

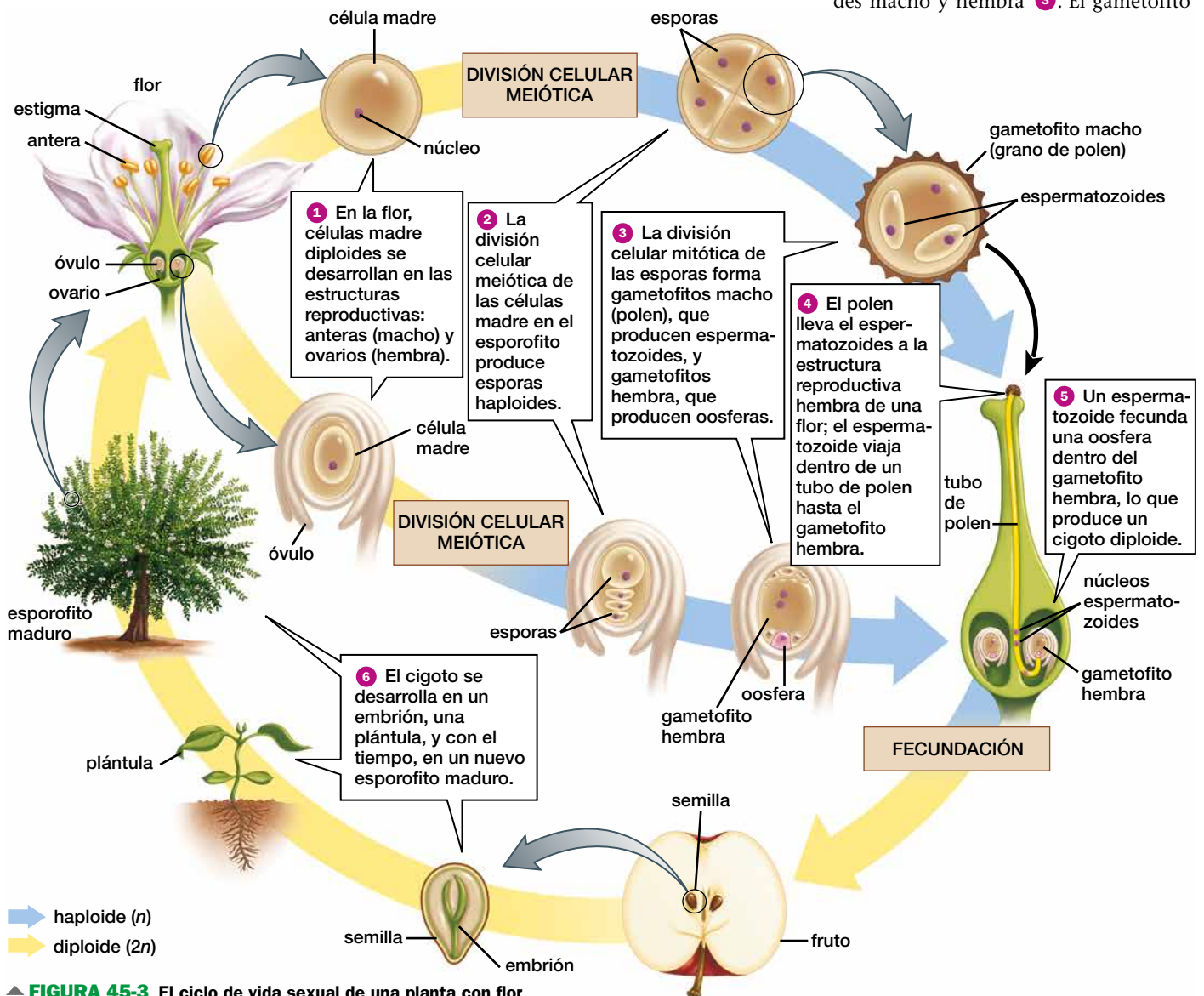


▲ **FIGURA 45-2** Producción de esporas en helechos En la mayoría de los helechos, cúmulos de células reproductivas en la parte inferior de las frondas de la etapa esporofito (izquierda) producen esporas que salen despedidas de las cápsulas donde se producen (derecha) y se dispersan principalmente por el viento.

hembra, lo que crea un cigoto diploide. Las divisiones celulares del cigoto producen un esporofito embrionario que comienza a crecer en lo alto del gametofito, pero pronto el esporofito desarrolla sus propias raíces y hojas.

En las plantas con semillas gimnospermas (coníferas y sus parientes) y angiospermas (plantas con flores) la etapa esporofito diploide es dominante; la etapa gametofito haploide nunca es una planta independiente con vida libre.

Observa con más detalle el ciclo de vida sexual de las plantas con flores (**FIG. 45-3**). La etapa esporofito multicelular es la planta que ves en jardines, huertos, bosques y campos. En la época adecuada del año, produce flores. Las estructuras reproductivas macho y hembra en la flor producen *células madre* especializadas **1** que experimentan división celular meiótica para formar esporas haploides macho y hembra **2**. Las esporas experimentan división celular mitótica para producir gametofitos haploides macho y hembra **3**. El gametofito



▲ **FIGURA 45-3** El ciclo de vida sexual de una planta con flor

hembra, que permanece en la flor, por lo general consta de siete células, una de las cuales es la oosfera. El gametofito macho es el **grano de polen**. Es multicelular, pero sólo apenas; consta sólo de tres células, dos de las cuales son espermatozoides. Los granos de polen se transportan con el viento o animales hacia la estructura reproductiva hembra de la flor (4). Uno de los espermatozoides del polen fecunda una oosfera, lo que produce un cigoto diploide (5). El cigoto experimenta divisiones celulares mitóticas repetidas para formar un embrión y con el tiempo una nueva planta esporofito adulta (6).

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir el ciclo de vida sexual de la planta?
- elaborar un diagrama de los ciclos de vida de helechos y plantas con flores y explicar la función reproductiva de cada etapa?

45.2 ¿CUÁLES SON LAS FUNCIONES Y ESTRUCTURAS DE LAS FLORES?

Las flores son una de las diferencias más notables entre angiospermas y las más antiguas gimnospermas. Aunque ambas tienen semillas y empaquetan sus espermatozoides dentro de granos de polen, el polen gimnosperma se transporta mediante el viento desde una planta hasta otra (véase el Capítulo 22). Dependiendo del viento para transportar polen es una estrategia reproductiva exitosa (si no lo fuera, las coníferas no serían tan abundantes) pero también es ineficiente, porque la gran mayoría de los granos de polen no llegan a sus dianas. Muchos biólogos evolutivos creen que la ventaja selectiva de las primeras flores fue atraer animales, en particular insectos, para transportar polen de una planta a otra. Muchos biólogos evolucionistas creen que la ventaja selectiva de las primeras flores era atraer a los animales, en particular a los insectos, para que transportaran el polen de una planta a otra. La mayoría de las plantas con flores alimentan a sus polinizadores con algo de polen o un sorbo de néctar a cambio del transporte de polen. Esta relación mutuamente benéfica condujo a la evolución de coloridas flores aromáticas que ayudan a los insectos u otros animales a localizarlas. En la actualidad, las angiospermas polinizadas por animales son las plantas dominantes sobre la Tierra.

Es probable que los ancestros de todas las plantas con flores modernas dependieron de insectos para su polinización. Pero al menos 10% de las especies de angiospermas de la actualidad evolucionaron flores adaptadas para polinización por el viento, con anteras prominentes y pétalos discretos. Las angiospermas polinizadas por el viento incluyen árboles caducifolios como robles, arces, abedules y álamos, así como una variedad de plantas más pequeñas como artemisa, céspedes y ambrosía. Dichas plantas no gastan energía para producir néctar, pétalos vistosos o aromas. En vez de ello, producen números prodigiosos de granos de polen microscópicos que se transportan con el viento; algunos de manera casi inevitable aterrizan sobre flores de la misma especie. La polinización por el viento funciona bien para plantas que crecen relativamente juntas en áreas abiertas. Por desgracia, algo de polen termina dentro de la nariz de alguien que padece alergia, como se explora en el “Guardián de la salud: ¿Eres alérgico al polen?”.

Las flores son las estructuras reproductivas de las angiospermas

Las **flores** son las estructuras reproductivas sexuales de las angiospermas, producidas por el esporofito diploide. Una **flor completa**, como la de una petunia, rosa o violeta, consta de cuatro conjuntos de hojas modificadas: sépalos, pétalos, estambres y carpelos. Los **sépalos** se ubican en la base de la flor. En las dicotiledóneas como rosas, fresas o manzanas, los sépalos por lo general son verdes y parecidos a hojas (**FIG. 45-4a**); en las monocotiledóneas como narcisos, tulipanes o amarillos (**FIG. 45-4b**), los sépalos por lo común parecen los pétalos. Tanto en dicotiledóneas como en monocotiledóneas, los sépalos rodean y protegen la yema floral conforme se desarrollan las otras tres estructuras florales.

Justo arriba de los sépalos están los **pétalos**, que con frecuencia tienen brillantes colores y aromas, lo que anuncia a los potenciales polinizadores la ubicación de la flor. Las estructuras reproductivas macho, los **estambres**, están unidos justo arriba de los pétalos. Cada estambre por lo general consta de un **filamento** delgado que tiene una **antera** que produce polen. En el centro de la flor hay una o más estructuras reproductivas hembra, llamadas **carpelos** (véase la Fig. 45-4a). Un carpelo típico tiene forma de cuenco, con un **estigma** pegajoso montado encima de un largo **estilo**. El estilo conecta el estigma con el **ovario**, en la base del carpelo. Dentro del ovario hay uno o más **óvulos**; un gametofito hembra se desarrolla dentro de cada óvulo. Después de la fecundación, cada óvulo se convertirá en una **semilla**, que consta de una pequeña planta embrionaria y alimento almacenado para el embrión. El ovario se desarrollará en un **fruto** que encierra las semillas.

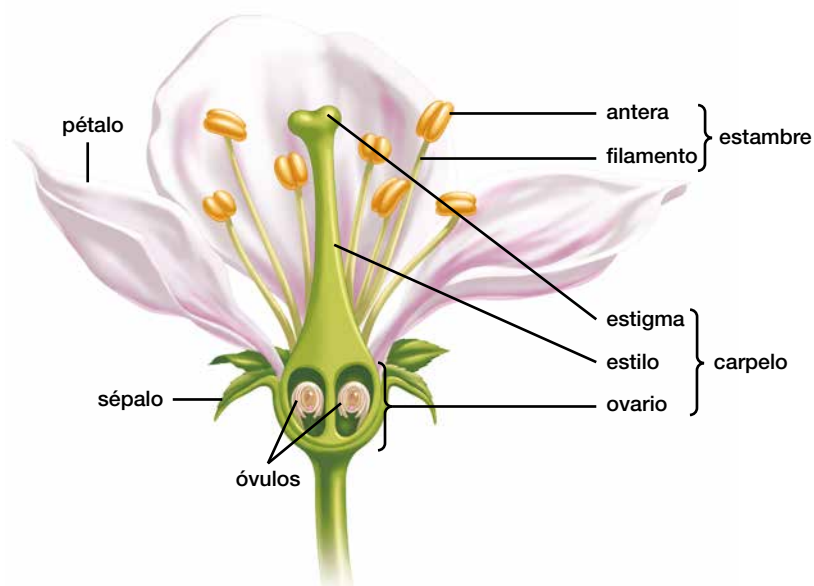
Las **flores incompletas** carecen de una o más de las cuatro partes florales (sépalos, pétalos, estambres o carpelos). Por ejemplo, las flores de césped (véase la Fig. 45-8) carecen tanto de pétalos como de sépalos. Si una flor incompleta carece o de estambres o de carpelos, se le llama **flor imperfecta**. Las especies

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

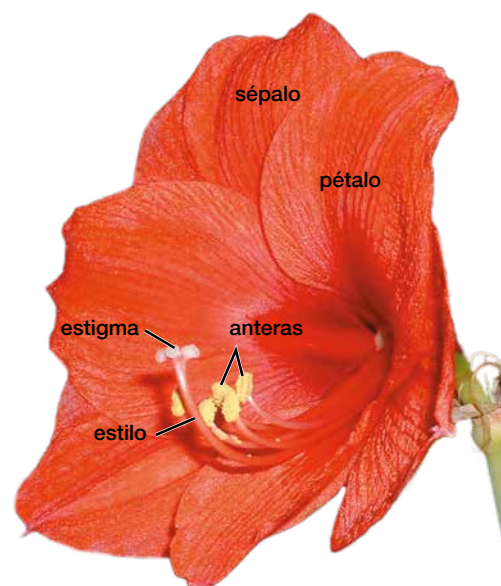
Algunos lo prefieren caliente... ¡y apestoso!

Una flor cadáver en realidad es una masa de pequeñas flores imperfectas macho y hembra separadas, que constan sólo de estambres y carpelos. Están agrupadas en la base de un alto tallo central carnoso y encerradas en una gigante hoja modificada que parece un vaso marrón. Esta sorprendente estructura florece sólo durante dos días. ¿Cómo garantiza esto el apareamiento con un individuo distinto y produce descendencia con características un poco diferentes que pueden ayudar en su supervivencia? Las flores hembra se abren primero y se marchitan para cuando se abren las flores macho. Por tanto, el polen se transfiere sólo a otras plantas de flor cadáver cuyas flores hembra están abiertas.

Más o menos 35 jardines botánicos en todo Estados Unidos han podido cultivar flores cadáver, que sólo florecen aproximadamente una vez cada década. De modo que todas son polinizadas por personas; los botánicos recolectan, almacenan y transfieren el polen entre estas raras plantas. ¿Dónde y cómo producen polen las angiospermas?



(a) Representación de una flor dicotiledónea



(b) Representación de flor monocotiledónea (amarilis)

▲ **FIGURA 45-4 Una flor completa** (a) Una flor completa tiene cuatro partes: sépalos, pétalos, estambres (las estructuras reproductivas macho) y al menos un carpelo (la estructura reproductiva hembra). Esta ilustra muestra una flor dicotiledónea completa. (b) La amarilis es una flor monocotiledónea completa, con tres sépalos (casi idénticos a los pétalos), tres pétalos, seis estambres y tres carpelos (fusionados en una sola estructura). Las anteras están muy abajo del estigma, lo que hace improbable la autopolinización.



¿Eres alérgico al polen?

La polinización por el viento sólo puede triunfar si las plantas liberan enormes cantidades de polen al aire. Por desgracia para quienes padecen alergia, las personas con frecuencia inhalan estos microscópicos gametofitos macho. Las proteínas sobre las superficies de los granos de polen activan los sistemas inmunitarios de los individuos sensibles, lo que produce comezón en los ojos, escurrimiento nasal, tos y estornudos. Si tú estás entre los desafortunados que padecen “fiebre del heno”, tu sistema inmunitario es hipersensible y crea los mismos síntomas que pueden ocurrir si fueras infectado por un virus.

Con frecuencia, los individuos sólo son sensibles a pólenes específicos, por lo general de las flores discretas de las plantas polinizadas por el viento. En climas templados en primavera, tres pólenes pueden ser los culpables, mientras que en verano y otoño las alergias por lo regular son provocadas por céspedes o (en Estados Unidos) artemisa (**FIG. E45-1**, izquierda). Una sola planta de artemisa puede liberar mil millones de granos de polen durante su vida; de manera colectiva, las plantas de artemisa liberan casi un millón de toneladas de polen en Estados Unidos cada año. El polen de artemisa se ha recolectado a más de 600 kilómetros en el mar y 3 kilómetros en la atmósfera, de modo que es casi imposible evitar el polen de artemisa por completo.

Las plantas polinizadas por abejas y otros animales rara vez producen alergias porque este polen es pegajoso y se produce en pequeñas cantidades. La vara de oro, por ejemplo, florece durante la temporada de artemisa y con frecuencia se le culpa de las alergias que en realidad son producidas por la artemisa. Las flores amarillas de la vara dorada atraen abejas y mariposas polinizadoras, y la mayoría de las personas pueden disfrutar la vara dorada con perfecta comodidad (**FIG. E45-1**, derecha).



▲ **FIGURA E45-1 Artemisa frente a vara dorada** Las flores discretas de la artemisa polinizadas por el viento (izquierda) son una de las principales causas de alergia, mientras que las brillantemente coloridas flores de la vara dorada polinizadas por insectos (derecha) no lo son.

EVALÚA LO SIGUIENTE Durante la semana de exámenes en el semestre de primavera, una estudiante de primer año visita el centro de salud estudiantil quejándose de malestar estomacal, comezón en los ojos y escurrimiento nasal. Como médico, plantea a la estudiante algunas preguntas y descubres que está preocupada por los exámenes y que no es del estado. Con base en esta información, ¿cuál piensas es la probable causa de sus problemas de salud? ¿Qué tratamiento sugerirías?

de plantas con flores imperfectas producen flores macho y hembra separadas, en ocasiones en una sola planta, como en el calabacín (FIG. 45-5). Otras especies con flores imperfectas producen flores macho y hembra en plantas separadas, de modo que sólo las plantas hembra producen frutos. Por ejemplo, los acebos americanos hembra producen frutos rojos decorativos, de modo que se favorecen como ornamentos (aunque algunos machos deben estar cerca para polinizarlos).

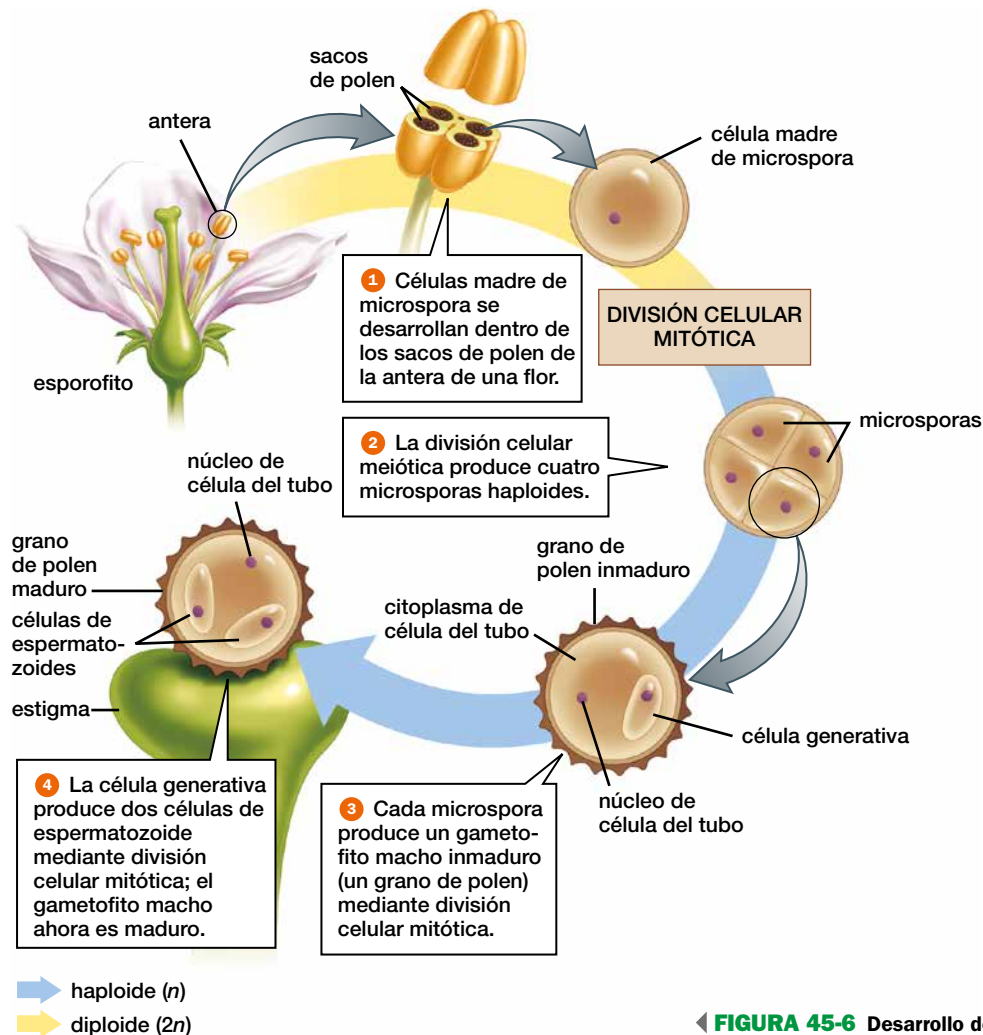
El polen es el gametofito macho

Los gametofitos macho se desarrollan dentro de las anteras de una flor (FIG. 45-6). Cada antera consta de cuatro cámaras llamadas sacos de polen. Dentro de cada saco de polen se desarrollan de cientos a miles de **células madre de microspora** diploides ①. Cada célula madre de microspora experimenta división celular meiótica (véase el Capítulo 10) para producir cuatro **microsporas** haploides ②. Cada microspora experimenta entonces una división celular mitótica para producir un grano de polen inmaduro. Éste es un gametofito macho inmaduro formado por dos células: una gran **célula del tubo** que ocupa la mayor parte del grano de polen y una **célula generativa** más pequeña que reside dentro del citoplasma de la célula del tubo ③. La división celular mitótica de la célula generativa produce dos células de espermatozoide haploides ④. Conforme madura, el grano de polen queda rodeado por un duro



▲ **FIGURA 45-5** Flores imperfectas macho y hembra Las plantas de la familia de las calabazas, como el calabacín, tienen flores hembra (izquierda) y macho (derecha) separadas. Observa el pequeño calabacín que se forma a partir del ovario en la base de la flor hembra.

PENSAMIENTO CRÍTICO En las especies con flores macho y hembra separadas en la misma planta, ¿por qué la selección natural favorecería a los individuos cuyas flores macho y hembra florecen en diferentes momentos?



◀ **FIGURA 45-6** Desarrollo de gametofito macho



▲ **FIGURA 45-7 Granos de polen** El duro recubrimiento exterior de muchos granos de polen están elaboradamente esculpidos en formas y patrones específicos de la especie, como se muestra en esta micrografía electrónica de barrido a color.

recubrimiento exterior a prueba de agua, con frecuencia esculpido con un elaborado patrón de orificios y proyecciones característico de la especie de la planta (**FIG. 45-7**). El recubrimiento protege al espermatozoide durante su viaje hacia el carpelo hembra, en ocasiones muy alejado.

Cuando el polen está maduro, los sacos de polen de la antera se dividen para abrirse. En las flores polinizadas por animales, el polen se adhiere de manera débil a la antera hasta que un polinizador llega y lo cepilla o recoge. En las flores polinizadas por el viento, como las de céspedes (**FIG. 45-8**) y robles, las anteras por

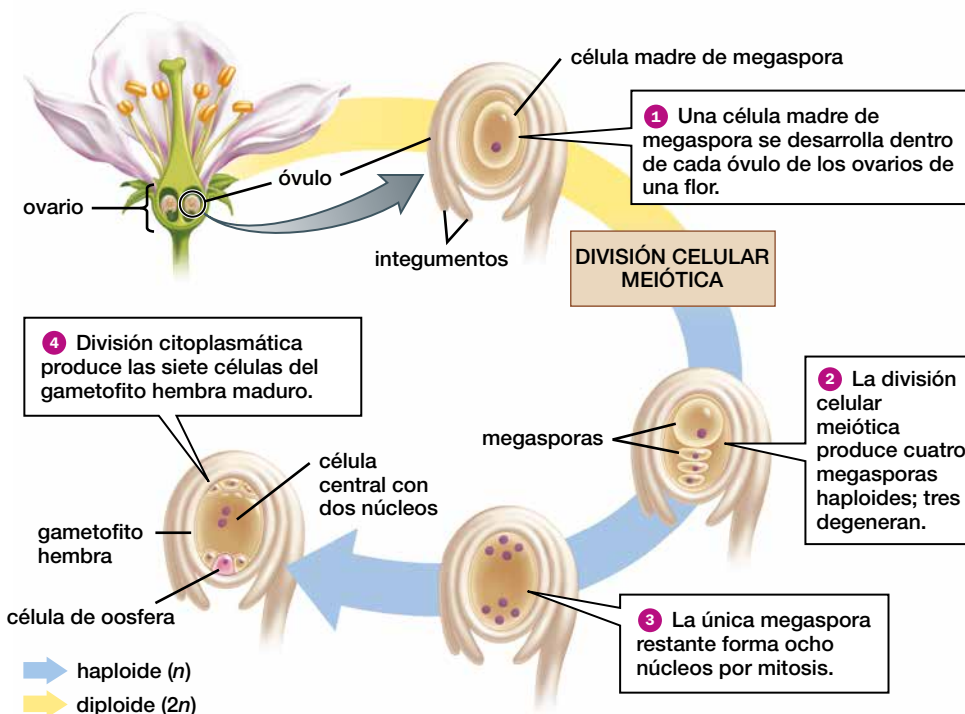


▲ **FIGURA 45-8 Flores polinizadas por el viento** Las flores de los céspedes son polinizadas por el viento, con anteras (estructuras amarillas colgantes) expuestas al viento.

lo general se extienden desde pequeñas flores, con frecuencia discretas. La brisa más ligera se lleva los granos de polen.

El gametofito hembra se forma dentro del óvulo

Dentro del ovario de un carpelo, cúmulos de células se diferencian en óvulos (**FIG. 45-9**). Dependiendo de la especie de la planta, un ovario puede tener tan poco como un óvulo, o tanto como varias docenas. Cada óvulo joven consta de capas exteriores multicelulares protectoras llamadas **integumentos**, que rodean una sola **célula madre de megaspora** diploide **1**. La célula madre de megaspora experimenta división celular meiótica y produce cuatro **megasporas** haploides **2**. Sólo una megaspora sobrevive; las otras tres degeneran. El núcleo de la megaspora sobreviviente experimenta tres rondas de mitosis, lo que produce ocho núcleos haploides **3**. Entonces se forman membranas plasmáticas y paredes celulares, y dividen el citoplasma en siete (no ocho) células que constituyen el gametofito hembra **4**. Existen tres pequeñas



◀ **FIGURA 45-9 Desarrollo de gametofito hembra**

células en cada extremo, cada una con un solo núcleo, y una gran célula central con dos núcleos. La oosfera es una de las tres células en el extremo inferior, ubicado cerca de una abertura en los integumentos del óvulo.

La polinización de la flor conduce a la fecundación

La polinización es necesaria para la fecundación, pero estos son dos eventos distintos, tal como la copulación y la fecundación son eventos separados en los mamíferos. La **polinización** ocurre cuando un grano de polen aterriza en el estigma de una flor de la misma especie de planta (FIG. 45-10 ①). El grano de polen absorbe agua del estigma y se hincha, lo que abre el recubrimiento del polen. La célula del tubo, que constituye la mayor parte del grano de polen (véase la Fig. 45-6), se alarga a través de la abertura en el recubrimiento del polen y perfora a través del estilo, lo que produce un tubo que conducirá espermatozoides por el estilo hacia un óvulo dentro del ovario ②.

Cuando el tubo de polen llega a la abertura en los integumentos de un óvulo y entra al gametofito hembra, la punta del tubo se rompe, lo que libera los dos espermatozoides. En un proceso único de las plantas con flores, llamado **fecundación doble**, ambos espermatozoides se fusionan con células del gametofito hembra ③. Un espermatozoide fecunda la oosfera, lo que produce un cigoto diploide que se desarrollará en un embrión y con el tiempo en un nuevo esporofito. El segundo espermatozoide entra a la gran célula central, donde su núcleo se fusiona con los dos núcleos ya presentes, lo que forma un núcleo triploide que contiene tres conjuntos de cromosomas. Mediante repetidas divisiones celulares mitóticas la célula central se

desarrollará en el **endospermo** triploide, un tejido de almacenamiento de alimento dentro de la semilla. Las otras cinco células del gametofito hembra degeneran.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- elaborar un diagrama de la estructura de una flor completa y explicar la función de cada parte?
- describir el desarrollo de los gametofitos macho y hembra en las plantas con flores?
- explicar los procesos de polinización y fecundación doble?

45.3 ¿CÓMO SE DESARROLLAN FRUTOS Y SEMILLAS?

Después de la fecundación doble, el gametofito hembra y los integumentos circundantes del óvulo se desarrollan en una semilla rodeada por el ovario. Los pétalos y estambres se marchitan y caen conforme el ovario madura.

El fruto se desarrolla a partir del ovario

Cuando comes un fruto, estás consumiendo el ovario maduro de la planta, en ocasiones acompañado por las otras partes de la flor (FIG. 45-11). Por ejemplo, en un pimiento, la carne comestible se desarrolla a partir de la pared del ovario. Cada una de las semillas se desarrolla a partir de un óvulo individual dentro del ovario. Como aprenderás en la Sección 45.6, los frutos no siempre son comestibles; algunos son duros, plumosos, alados, con espinas, adhesivos o incluso explosivos. Estas diversas formas, colores y

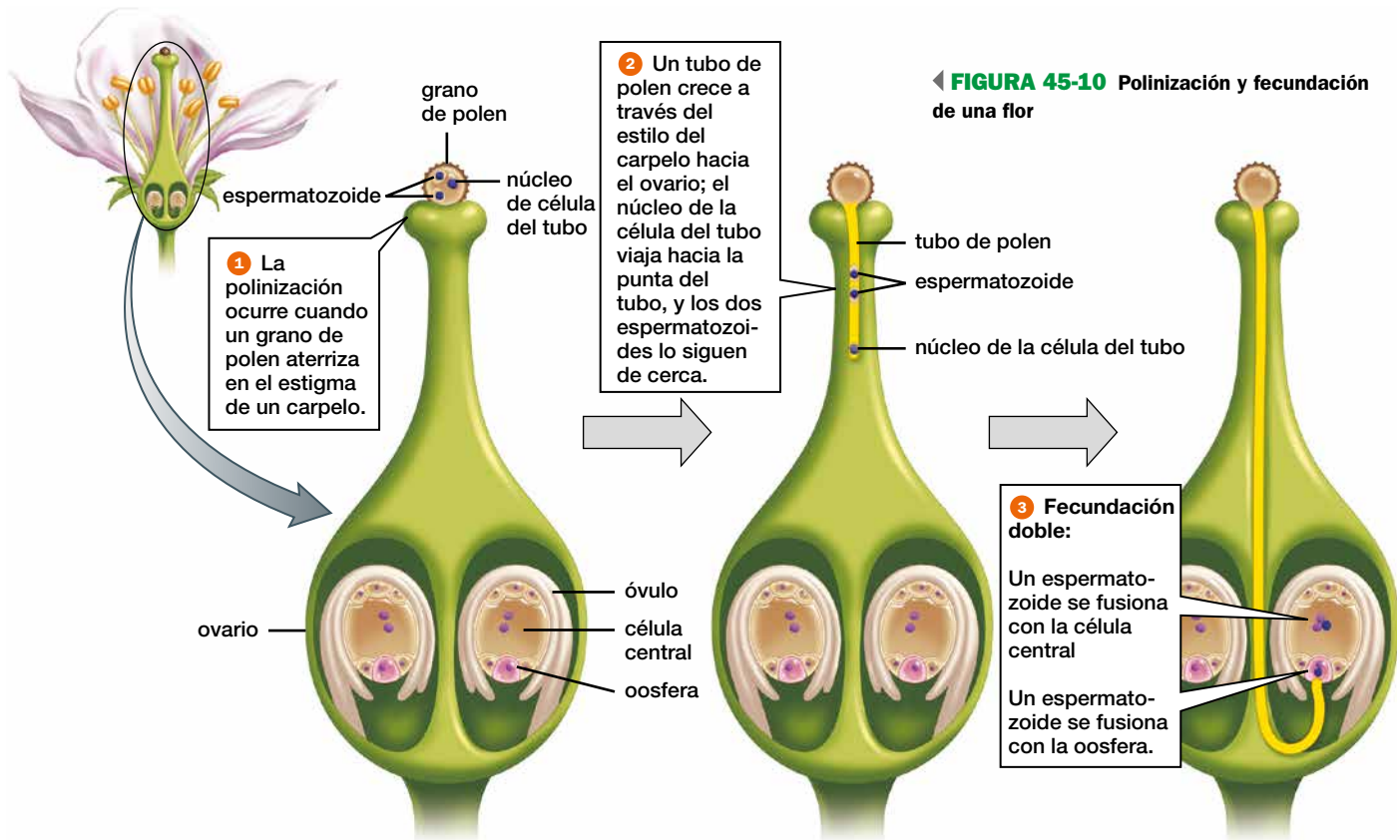
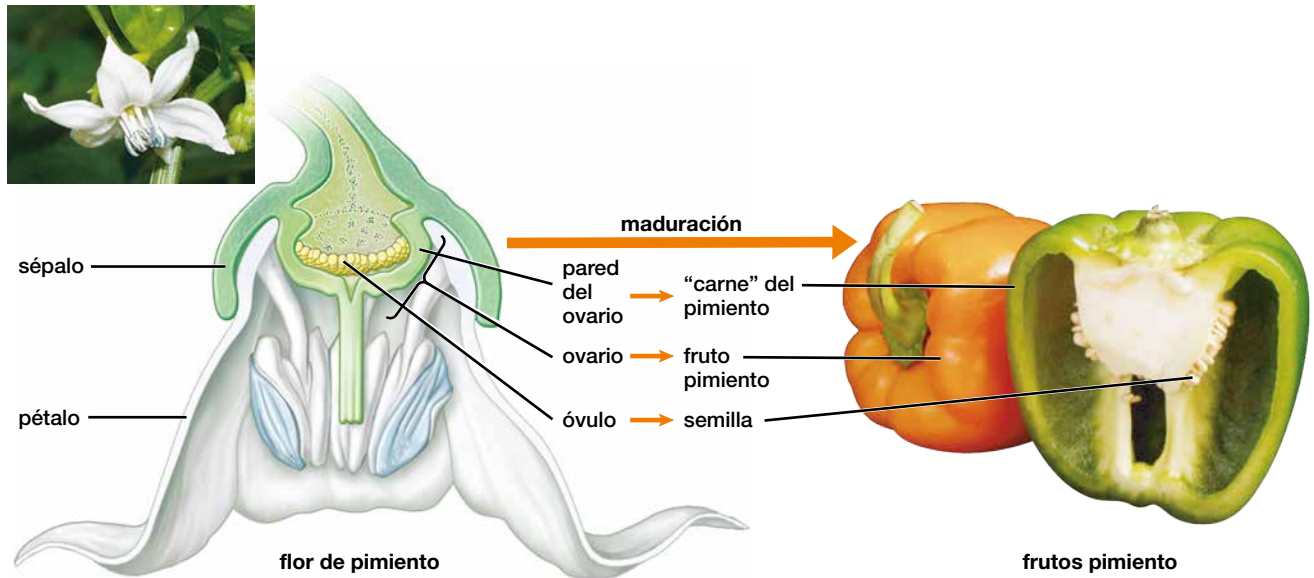


FIGURA 45-10 Polinización y fecundación de una flor



▲ **FIGURA 45-11 Desarrollo de fruto y semillas en un pimiento** Frutos y semillas se desarrollan a partir de partes florales. La pared del ovario madura en la carne del fruto, y sus muchos óvulos se desarrollan en semillas.

texturas realizan la misma función: ayudan a dispersar semillas lejos de la planta progenitora, y en muchos casos sacan ventaja de la movilidad de los animales.

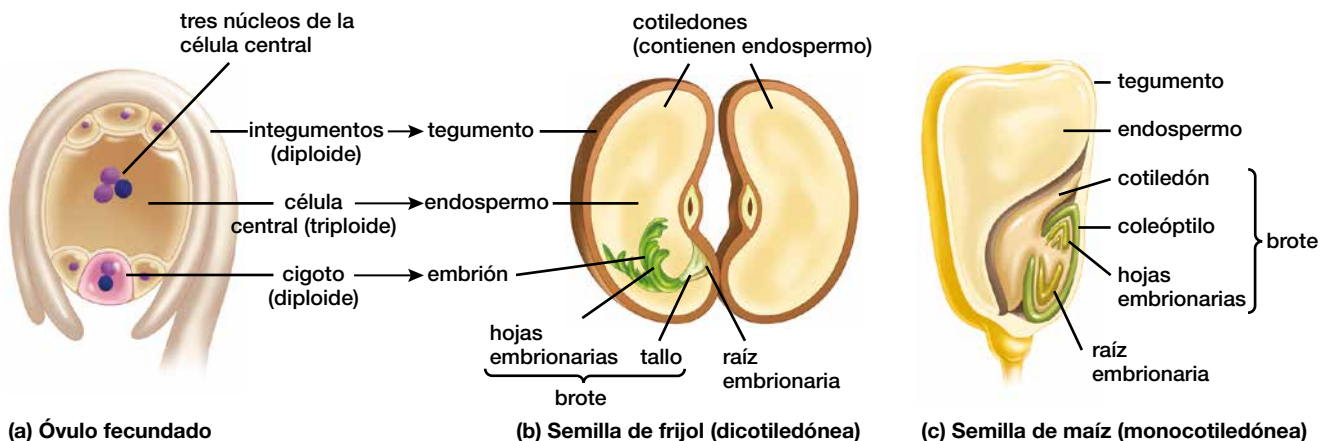
La semilla se desarrolla a partir del óvulo

Tres procesos de desarrollo distintos transforman un óvulo en una semilla (**FIG. 45-12a**). Primero, los integumentos del óvulo engrosan, endurecen y se convierten en el **tegumento** que rodea y protege la semilla. Segundo, la célula central triploide se divide rápidamente. Las células hijas resultantes absorben nutrientes de la planta progenitora y forman un endospermo lleno con alimento. Tercero, el cigoto se desarrolla en un embrión.

Conforme la semilla madura, el embrión comienza a diferenciarse en brote y raíz (**FIGS. 45-12b, c**). La porción de brote consta

de un tallo corto, con frecuencia con una o dos hojas en desarrollo, y uno o dos **cotiledones**, u “hojas de semilla”, que absorben moléculas de alimento del endospermo y las transfieren a otras partes del embrión. Las semillas de las monocotiledóneas, como su nombre implica, tienen un solo cotiledón (“mono” significa “uno”). En la mayoría de las monocotiledóneas, incluidos céspedes, arroz, maíz y trigo, el cotiledón absorbe algo de endospermo durante el desarrollo, pero la mayor parte del endospermo permanece en la semilla madura hasta que ésta germina. La harina de trigo es endospermo molido; el germen de trigo está hecho a partir del embrión. Un embrión monocotiledóneo está encerrado en un par de vainas, una que rodea la raíz en desarrollo y una segunda, llamada **coleóptilo**, que rodea la punta del brote en desarrollo.

Las semillas dicotiledóneas tienen dos cotiledones (“di” significa “dos”). En las semillas de la mayoría de las dicotiledóneas,



▲ **FIGURA 45-12 Desarrollo de semilla** (a) El embrión se desarrolla a partir del cigoto, el endospermo a partir de la célula central triploide, y los integumentos del óvulo forman el tegumento. (b) Los dos cotiledones de las semillas dicotiledóneas por lo general absorben la mayor parte del endospermo antes de la germinación. (c) Las semillas monocotiledóneas tienen un solo cotiledón y por lo general retienen la mayor parte de su endospermo hasta la germinación.

¿TE HAS PREGUNTADO...

frecuencia incluye algunas otras partes de la flor. Los botánicos definen los vegetales como partes comestibles de plantas que no incluyen el ovario maduro, e incluyen flores (piensa en el brócoli), hojas (lechuga), raíces (zanahorias) y tallos (ruibarbo). Sin embargo, los mundos culinario y legal se permiten disentir.

Muchos frutos botánicos son condenados como vegetales por chefs y libros de cocina: jitomates, calabacines, pepinos, pimientos, chiles y berenjenas, por mencionar sólo algunos. La Corte Suprema estadounidense en realidad reglamentó acerca del estatus del jitomate en 1893, llamándolo “vegetal”. Arkansas se voló la barda: en 1987, ¡el jitomate rosa de vaina madura del sur de Arkansas se nombró como el fruto y el vegetal estatales!

cuándo un fruto es un vegetal?

Para un botánico, un fruto es el ovario maduro que contiene semillas de una angiosperma, y con

incluidos guisantes, frijoles, cacahuates y nueces, los cotiledones absorben la mayor parte del endospermo durante el desarrollo de la semilla, de modo que la semilla madura casi está llena con los cotiledones. Si cortas el delgado tegumento de un frijol o cacahuete, descubrirás que el interior se divide con facilidad en dos mitades; cada una es un cotiledón. La pequeña protuberancia blanca adherida a uno de los cotiledones es el resto del embrión.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo las partes de una flor se desarrollan en las partes de un fruto y sus semillas?
- describir las diferencias entre semillas monocotiledóneas y dicotiledóneas?

45.4 ¿CÓMO GERMINAN Y CRECEN LAS SEMILLAS?

La **germinación**, con frecuencia llamada “echar brotes”, ocurre cuando la planta embrionaria dentro de una semilla crece, rompe la semilla y forma una plántula. Además de nutrientes, las semillas necesitan calor y humedad para germinar, pero incluso bajo condiciones ideales, las semillas recién maduras pueden no germinar de inmediato. En vez de ello, con frecuencia entran en un periodo de **latencia** durante el cual no germinarán. Las semillas latentes en general son capaces de resistir condiciones ambientales adversas como congelación y secado.

La latencia de las semillas ayuda a asegurar la germinación en el momento adecuado

La latencia de las semillas resuelve dos problemas. Primero: evita que las semillas germinen dentro de un fruto húmedo, donde el brote puede ser comido por un animal frugívoro o destruido por mohos que crecen en la fruta en putrefacción. Incluso si sobreviven, múltiples plántulas germinando dentro de un solo fruto

crecerían en un denso cúmulo, y competirían entre ellas por nutrientes y luz. Segundo: las condiciones ambientales que son adecuadas para la germinación (como calor y humedad) en ocasiones pueden ser seguidas por condiciones que no permitirían a la plántula sobrevivir y madurar. Por ejemplo, las semillas en climas templados por lo general se producen a finales del verano y tienen un invierno duro frente a ellas. La mayoría no germinan incluso durante clima otoñal leve. En vez de ello, las semillas permanecen latentes a lo largo del otoño y el invierno, de modo que los tiernos brotes nuevos no se congelan. La germinación por lo general ocurre la primavera siguiente.

Los requisitos para romper la latencia están finamente ajustados al ambiente nativo de la planta y a mecanismos de dispersión. Los tres más comunes son secado, exposición al frío y perturbación del tegumento.

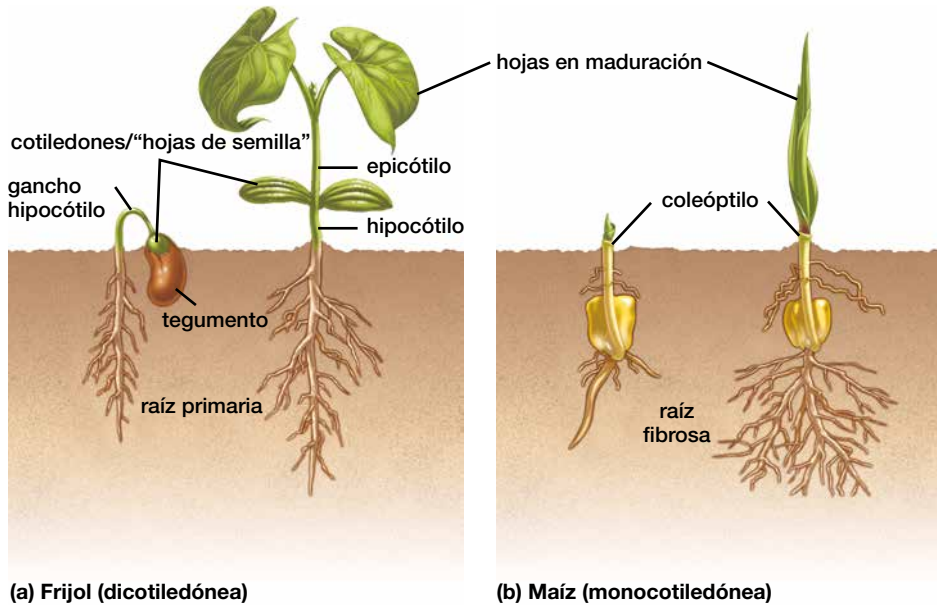
- **Secado** Las semillas que requieren secado con frecuencia se dispersan mediante animales frugívoros que no pueden digerirlas. Los animales excretan las semillas en sus heces. Expuestas al aire, las semillas se secan. Más tarde, cuando los niveles de temperatura y humedad son favorables, germinan.
- **Frío** Las semillas de muchas plantas templadas y árticas no germinarán a menos que estén expuestas a temperaturas prolongadas por abajo de la congelación, seguidas por suficiente calor y humedad. Al requerir un sustancial intervalo de frío evitan la germinación hasta la siguiente primavera.
- **Perturbación del tegumento** El tegumento puede necesitar aclimatación o digestión parcial al pasar a través del tracto digestivo de un animal antes de que pueda ocurrir la germinación. Algunos tegumentos contienen químicos que inhiben la germinación. Por ejemplo, en los desiertos, pueden transcurrir años sin el agua suficiente para que una planta complete su ciclo vital. Los tegumentos de muchas plantas del desierto tienen químicos solubles en agua que inhiben la germinación, y sólo una fuerte lluvia (aclimatación) puede quitar suficientes inhibidores para permitir la germinación.

En las regiones tropicales cálidas y húmedas, donde las condiciones ambientales son adecuadas para la germinación todo el año, la latencia de semillas es menos común.

Durante la germinación, la raíz surge primero, seguida por el vástago

Durante la germinación, el embrión absorbe agua, que lo hace hincharse y explotar su tegumento. Por lo general, la raíz emerge primero, crece con rapidez, y absorbe agua y minerales del suelo (**FIG. 45-13**). Mucha del agua se transporta hacia el brote, cuyas células se alargan y empujan hacia arriba a través del suelo hacia la luz.

Los nutrientes para la germinación, en particular moléculas que almacenan energía como almidón y aceite, provienen del endospermo de la semilla. En las semillas dicotiledóneas, los cotiledones absorben la mayor parte del endospermo mucho antes de la germinación, de modo que los cotiledones simplemente transfieren estos nutrientes al embrión conforme ocurre la germinación. Sin embargo, las semillas monocotiledóneas retienen la mayoría de su endospermo hasta la germinación. Durante la germinación, el cotiledón digiere el endospermo, y transfiere sus nutrientes al resto del embrión en crecimiento.



(a) Frijol (dicotiledónea)

(b) Maíz (monocotiledónea)

La mayoría de las semillas germinan bajo el suelo, de modo que los delicados meristemos apicales del embrión deben estar protegidos de afiladas partículas de suelo durante la germinación. El meristemo apical de la punta de una raíz está protegido mediante una piloriza a lo largo de la vida de la planta. Sin embargo, un brote sólo está bajo tierra durante la germinación, de modo que su meristemo apical sólo necesita protección temporal. Las dicotiledóneas forman ganchos protectores en sus brotes embrionarios. Si el gancho está arriba donde los cotiledones se unen al tallo, se llama **gancho epicótilo** (del griego *epi*, arriba). Si está abajo de este punto, la estructura se llama **gancho hipocótilo** (del griego *hipo*, abajo; véase la Fig. 45-13a). El gancho, encapsulado en células epidérmicas de pared gruesa, fuerza su camino hacia arriba, a través del suelo, y limpia la ruta para el meristemo apical que apunta hacia abajo y sus delicadas hojas nuevas. En las dicotiledóneas con ganchos hipocótilos, como los calabacines y frijoles, el brote que se alarga lleva los cotiledones fuera del suelo hacia el aire. Estos cotiledones por lo general se vuelven verdes y fotosintéticos (de ahí su nombre de “hojas de

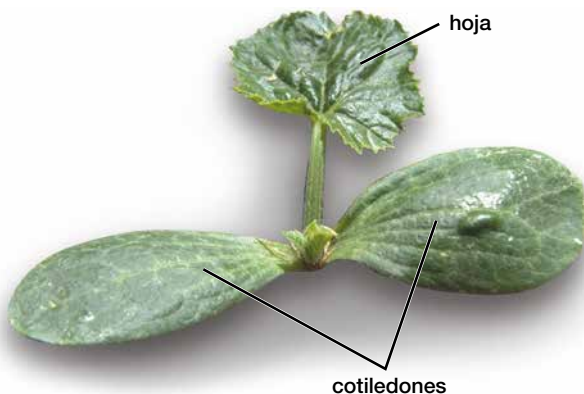
semilla”; **FIG. 45-14**) y transfieren al brote tanto alimento previamente almacenado como azúcares recién sintetizados antes de marchitarse. En las dicotiledóneas con ganchos epicótilos, los cotiledones permanecen abajo del suelo, y se marchitan conforme el embrión absorbe su alimento almacenado. En todas las dicotiledóneas, el brote se endereza después de salir y orienta sus hojas hacia la luz solar.

En las monocotiledóneas, como el maíz, el coleóptilo encierra la punta del brote como un guante alrededor de un dedo (véase la Fig. 45-13b), que lo protege y empuja a un lado las partículas del suelo conforme la punta crece. Una vez fuera en el aire, el coleóptilo degenera, lo que permite al brote emerger. El cotiledón permanece bajo tierra en los restos de la semilla, absorbiendo el endospermo y transfiriéndolo al brote.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar por qué muchas semillas experimentan latencia antes de germinar?
- describir el proceso de germinación en monocotiledóneas y dicotiledóneas?



▲ **FIGURA 45-14** Los cotiledones nutren a la planta en desarrollo

En algunas dicotiledóneas, como el calabacín que aquí se muestra, los cotiledones emergen del suelo, se expanden y fotosintetizan. Las hojas arrugadas se desarrollan poco después. Con el tiempo, los cotiledones se marchitan.

45.5 ¿CÓMO INTERACTÚAN LAS PLANTAS Y SUS POLINIZADORES?

Las plantas y sus polinizadores han coevolucionado; esto es: cada uno actúa como agente de selección natural sobre el otro. Las flores polinizadas por animales evolucionaron rasgos que atraen polinizadores útiles y frustran a los visitantes indeseables que pueden comer néctar o polen sin polinizar la flor a cambio. Los polinizadores evolucionaron sentidos, comportamientos y estructuras corporales que los ayudan a localizar e identificar flores nutritivas y extraer su néctar o polen. Las flores polinizadas por animales pueden agruparse holgadamente en tres categorías, sobre la base de los beneficios (reales o percibidos) que ofrecen a los polinizadores potenciales: alimento, sexo o guardería.

Algunas flores proporcionan alimento para los polinizadores

Muchas flores proporcionan alimento a los animales forrajeros como abejas, polillas, mariposas, colibríes e incluso algunos mamíferos, como murciélagos y lémures, como se explora en el “Guardián de la Tierra: Polinizadores, dispersores de semillas y remiendo del ecosistema”. A cambio de alimento, los animales inadvertidamente distribuyen polen de flor en flor. La mayoría de los polinizadores voladores pueden localizar flores a distancia porque los colores de la flor contrastan con la masa de hojas verdes que las rodean. Los colores que proporcionan el mejor contraste difieren dependiendo del polinizador. Por ejemplo, las flores polinizadas por abejas por lo general son blancas, azules, amarillas o anaranjadas, pero no rojas, porque las abejas no perciben el rojo como un color distinto. Sin embargo, las abejas pueden ver luz ultravioleta (**FIG. 45-15**), de modo que muchas flores polinizadas por abejas tienen marcas que reflejan la luz UV, incluidas manchas centrales o líneas que apuntan hacia el centro, casi como las dianas del tiro al blanco. También se puede agradecer a las abejas por la mayoría de las flores con aromas dulces, porque los olores “florales” las atraen.

Las flores polinizadas por abejas también tienen adaptaciones estructurales que ayudan a garantizar la transferencia de polen. En la flor de escobón, por ejemplo, el néctar se forma en una grieta entre pétalos que la encierran. En las flores recién abiertas, los estambres cargados con polen merodean dentro de la grieta. Cuando una abeja visita una flor joven, los estambres salen y cepillan el polen sobre su espalda conforme el peso de la abeja desvía los pétalos hacia abajo (**FIG. 45-16**). En las flores más

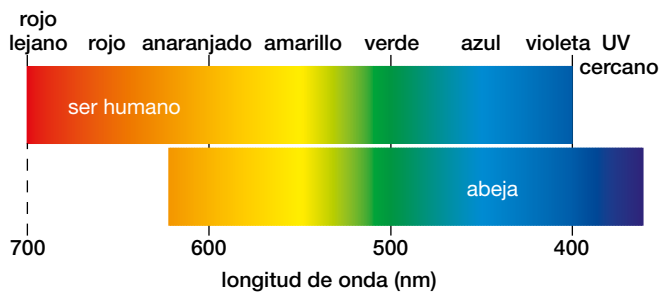


▲ **FIGURA 45-16** “Polinización” de un polinizador Los estambres cargados con polen de esta flor de escobón saltaron y cubren la espalda vellosa de la abeja con polen.

viejas, el estilo del carpelo se estira y empuja el estigma pegajoso a través de la grieta; por tanto, cuando una abeja cubierta con polen hurga por néctar, deja polen detrás suyo sobre el estigma.

Muchas flores adaptadas para polillas y mariposas polinizadoras tienen tubos que contienen néctar que alojan las largas lenguas de estos insectos. Las flores polinizadas por polillas de vuelo nocturno sólo se abren al anochecer. La mayoría son blancas, lo que las hace más visibles en la oscuridad. Algunas también emiten fuertes olores de almizcle que atraen a las polillas. Las flores polinizadas por murciélagos por lo general también son blancas y se abren durante la noche. Escarabajos y moscas con frecuencia de alimentan de desechos o carroña animales, de modo que las flores polinizadas por estos insectos con frecuencia huelen como estiércol o carne podrida. Dichas flores atraen a sus polinizadores al oler como una comida nutritiva, pero no ofrecen alimento.

Los colibríes son uno de los pocos polinizadores vertebrados importantes, aunque algunos mamíferos también polinizan flores. Puesto que los colibríes tienen un pobre sentido del olfato, las flores polinizadas por colibríes rara vez sintetizan químicos fragantes. Sin embargo, con frecuencia producen más néctar que



(a) Comparación de visión a color en seres humanos y abejas



visión humana

visión abeja

(b) Patrones de color de flor vistos por seres humanos y abejas

▲ **FIGURA 45-15** Patrones ultravioletas guían a las abejas hacia el néctar (a) El espectro de la visión a color para seres humanos y abejas se traslapa, pero no son idénticos. Los seres humanos (arriba) son sensibles al rojo, el cual las abejas (abajo) no perciben; las abejas pueden ver luz UV cercana, que es invisible para el ojo humano. (b) Muchas flores fotografiadas bajo luz visible (izquierda) y bajo luz UV (derecha) muestran patrones que presuntamente dirigen a las abejas a los centros de las flores que contienen néctar y polen.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Algunos lo prefieren caliente... ¡y apestoso!

El calor de las flores calientes atrae a los polinizadores y ayuda a transmitir la fragancia de las flores (con frecuencia apestosa). Los tallos de la flor cadáver pueden alcanzar 36.6 °C, tan caliente como tu cuerpo. El calor y el olor fétido ocurren en pulsos producidos por el tallo central. ¿Cómo estas flores se ponen tan calientes? *Amorphophallus* y otras flores productoras de calor evolucionaron mecanismos que desconectan la respiración celular de la síntesis de ATP. En la mayoría de las células, la respiración celular usa alrededor de 40% de la energía en la glucosa para sintetizar ATP, y el resto se cede como calor (véase el Capítulo 8). Las flores calientes, por otra parte, sintetizan muy poco ATP; en su lugar, casi toda la energía en la glucosa se libera como calor, lo que hace que la flor se caliente. Además de la promesa de carroña, ¿qué otras características evolucionaron las flores que atraen polinizadores animales?



Polinizadores, dispersores de semillas y remiendo del ecosistema

Las plantas con flores dominan la mayoría de los ecosistemas terrestres sobre todo debido a las relaciones mutuamente benéficas con animales que polinizan sus flores y dispersan sus semillas. Si los polinizadores o dispersores de semillas se redujeran de manera grave o se eliminaran, todos los ecosistemas podrían estar en peligro.

Considera Madagascar, una isla en la costa africana, donde evolucionó una comunidad única e irremplazable de plantas y polinizadores. Éste es el único hábitat nativo para los primates llamados lémures, que tal vez son los más importantes dispersores de semillas en Madagascar. Pero la rápidamente creciente población humana de Madagascar ha eliminado la mayor parte de los bosques originales de la isla, y los lémures se cazan como alimento. Como resultado, ahora es el vertebrado en mayor peligro de extinción del mundo, con 91% de las 103 especies de lémures amenazadas con la extinción. Los lémures son importantes dispersores de semillas para al menos 40 especies de árboles, la mayoría de ellos únicos a Madagascar. Después de tragar las semillas intactas, estos primates las excretan a cierta distancia del árbol progenitor. El paso a través del tracto digestivo del lémur con frecuencia da a las semillas más probabilidad de germinar. El lémur de collar blanco y negro, en peligro crítico de extinción (**FIG. E45-2a**), no sólo dispersa semillas, sino también es el polinizador más grande del mundo; el árbol del viajero (también nativo sólo de Madagascar; **FIG. E45-2b**) tal vez depende de él. Esta planta de 12 metros de alto produce grandes flores duras con espinas, que deben desgarrarse para que el polen escape o entre, y los lémures de collar blanco y negro parecen ser los únicos animales en Madagascar con suficiente fuerza y destreza



(a) Lémur de collar blanco y negro



▲ **FIGURA E45-3** Los murciélagos frugívoros son importantes para la dispersión de semillas

como para lograr esto. Al buscar el sabroso néctar de la planta, entierran sus hocicos profundo en su interior, y de manera incidental recolectan polen en sus narices y pelaje, para depositarlo en los siguientes árboles del viajero que encuentran.

En muchos otros bosques tropicales, los monos y murciélagos frugívoros son importantes agentes de dispersión de semillas (**FIG. E45-3**) y el viaje a través de los tractos digestivos de monos o murciélagos ayuda a las semillas a germinar. Las poblaciones de murciélagos frugívoros en África declinan rápidamente porque se consideran una delicia y también se matan como plagas. En los bosques lluviosos mexicanos, los monos araña y los monos aulladores dispersan las semillas de docenas de especies de árboles, pero ambos están en peligro de extinción debido a la destrucción de su hábitat y a la caza como alimento.

Incluso las granjas a gran escala son vulnerables a la pérdida de polinizadores. Por ejemplo, la mayoría de los frutos y nueces cultivados, y muchos vegetales, dependen de la polinización de las abejas melíferas europeas introducidas, que polinizan un monto estimado de 15 mil millones de dólares de cultivos anualmente en Estados Unidos. Desde 2006, un fenómeno llamado trastorno de colapso

de colonia ha devastado las colonias de abejas. Una hipótesis es que la exposición a pesticidas debilita a las abejas, lo que las hace más susceptibles a una gran variedad de virus así como a ácaros parásitos. ¿Las abejas nativas pueden reemplazar a las abejas melíferas? No sin grandes cambios en el sistema agrícola. Las colonias de abejas melíferas se gestionan cuidadosamente y con frecuencia se transportan distancias considerables para polinizar cultivos. La mayoría de las abejas nativas no forman colonias transportables y se reproducen mucho más lentamente que las melíferas. Las abejas melíferas forrajean en distancias mucho más largas que la mayoría de las abejas nativas, de modo que están mejor adaptadas a polinizar los enormes campos monocultivo de las granjas comerciales. Más aún: los diversos setos, praderas naturales y límites boscosos donde prosperan las abejas nativas con frecuencia se sustituyen con estos enormes campos comerciales.

Las plantas con flores, sus polinizadores y sus dispersores de semillas con frecuencia forman una intrincada red interconectada, donde cada uno soporta a los demás. Como el ecólogo Aldo Leopold escribió en *A Sand County Almanac*: “Conservar cada eslabón de la cadena es la primera precaución del remiendo inteligente”. Cuando los seres humanos remiendan los ecosistemas de la Tierra, deben tener cuidado de no perder partes importantes.



(b) Árbol del viajero que muestra flores espinosas

▲ **FIGURA E45-2** El lémur de collar blanco y negro y el árbol que depende de él

PENSAMIENTO CRÍTICO Si criar abejas melíferas como polinizadores se vuelve poco rentable por el colapso de colonias, ¿qué alternativas tienen los granjeros?



▲ **FIGURA 45-17** Los colibríes son polinizadores efectivos Las anteras de la flor de hibisco están colocadas de modo que depositan polen sobre la cabeza del ave.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Qué ventaja existe en alentar a los colibríes mientras se desalienta a las abejas (que no pueden llegar al néctar en estas flores)?

otras flores, porque los colibríes necesitan más energía que los insectos y favorecerán flores que la proporcionen. Las flores polinizadas por colibríes pueden tener una forma tubular profunda que aloja los largos picos y lenguas de las aves mientras evita que la mayoría de los insectos lleguen al néctar (**FIG. 45-17**). Además, dichas flores con frecuencia son rojas, lo cual es atractivo para los colibríes, mas no para las abejas.

Algunas flores son señuelos para el apareamiento

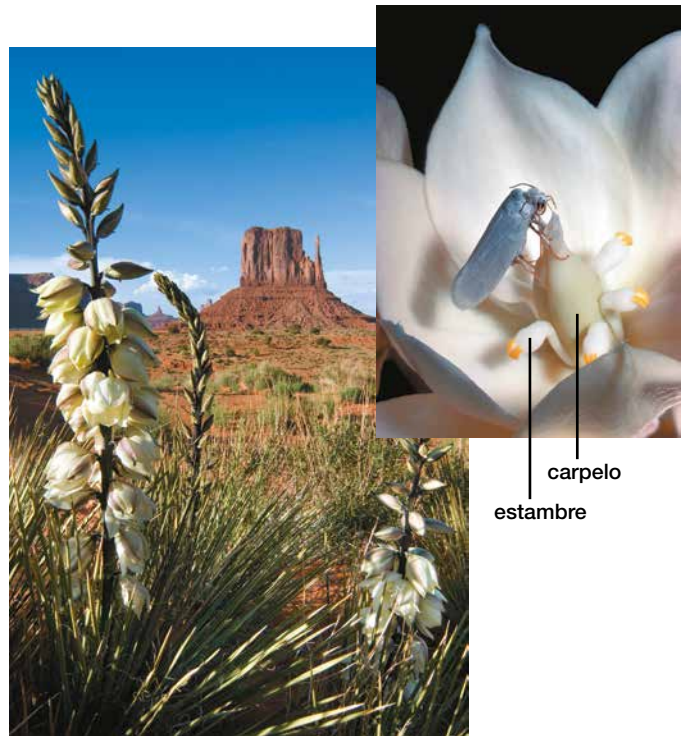
Algunas plantas, más notablemente algunas orquídeas, sacan ventaja de los impulsos de apareamiento de las avispas, abejas y moscas machos. Dichas flores de orquídea imitan a las avispas, abejas o moscas hembras tanto en forma (**FIG. 45-18**) como en aroma (las orquídeas liberan un atractivo sexual parecido al que produce el insecto hembra). Cuando un insecto macho aterriza encima de estas hembras falsas e intenta copular, un paquete de polen con frecuencia queda adherido al insecto. Cuando los amorosos insectos repiten sus intentos de apareamiento en otras orquídeas de la misma especie, transfieren paquetes de polen de una flor a otra.



▲ **FIGURA 45-18** La decepción sexual promueve la polinización Esta avispa macho intenta copular con una flor de orquídea. El resultado es reproducción exitosa... ¡para la orquídea, pero no para la avispa!

Algunas flores funcionan como guarderías para los polinizadores

Quizá las relaciones más elaboradas entre plantas y polinizadores ocurren en algunos casos en los cuales los insectos fecundan una flor y luego ponen sus huevos en el ovario de la flor. Esta organización ocurre entre las asclepias y un tipo de chinche de la familia Lygaeidae, así como en higos y avispas de los higos, y las yucas y las polillas de las yucas (**FIG. 45-19**). Por ejemplo,



▲ **FIGURA 45-19** Una relación mutuamente benéfica Las yucas florecen en Monument Valley, Arizona. (Inserto) Una polilla de la yuca coloca polen en el estigma del carpelo de una flor de yuca.

cuando una polilla hembra visita una flor de yuca, recolecta polen y lo enrolla en una bola compacta. Transporta la bola de polen hacia otra flor de yuca, perfora un orificio en la pared ovárica y pone sus huevos dentro del ovario. Luego unta la bola de polen sobre el estigma de la flor. Al polinizar la yuca, la polilla garantiza que la planta proporcionará un suministro de semillas en desarrollo a sus descendientes orugas. Puesto que las orugas sólo comen una fracción de las semillas, la yuca también se reproduce con éxito. La adaptación mutua de la yuca y la polilla de la yuca es tan completa que ninguna puede reproducirse sin la otra.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- describir cómo las estructuras de las flores y sus polinizadores animales específicos facilitan la polinización eficiente?

45.6 ¿CÓMO AYUDAN LOS FRUTOS A DISPERSAR SEMILLAS?

Una planta se beneficia si sus semillas se dispersan suficientemente lejos como para que sus descendientes no compitan con ella por luz y nutrimentos. La dispersión también ayuda a que las plántulas tiernas eviten ser pasto de animales atraídos hacia sus plantas progenitoras. Por último, la evolución ha favorecido las especies de plantas que al menos en ocasiones dispersan sus semillas hacia hábitats distantes, lo que les permite extender su rango de modo que estas especies persistan incluso si su ubicación original se vuelve inhabitable.

Los frutos pegajosos o comestibles son dispersados por los animales

Los frutos pegajosos, como las bardanas y los cadillos, se asen del pelaje animal (o de la ropa humana) con puntas, ganchos, espinas o pelos adhesivos (**FIG. 45-20**). La planta progenitora sostiene su fruto maduro muy holgadamente, de modo



▲ **FIGURA 45-20** El fruto del abrojo usa espinas ganchudas para dar un paseo sobre animales peludos Este perro, o su dueño, con el tiempo se quitarán los abrojos, con frecuencia lejos de la planta progenitora.



▲ **FIGURA 45-21** Los colores de los frutos maduros atraen a los animales Estas serbas rojo brillante atraen al chinito en verano y otoño. Sólo los frutos maduros que contienen semillas maduras son dulces y tienen brillantes colores.

que incluso el contacto ligero con el pelaje desprende el fruto de la planta, que queda pegado en el animal. Algunos de estos frutos caen más tarde conforme el animal se rasca contra los objetos, se acicala o cambia su pelaje.

A diferencia de los frutos viajeros, los frutos comestibles tienen características que atraen y benefician al dispersor animal. La planta almacena sabores atractivos y azúcares y almidones nutritivos en un fruto carnoso que rodea las semillas, lo que atrae a los animales hambrientos (**FIG. 45-21**), incluidas personas (véase el “¿Cómo sabes eso? ¡Frutas y verduras más sabrosas vienen en camino!” en la página 879).

Algunos frutos comestibles, incluidos duraznos, ciruelas y aguacates, contienen grandes semillas duras que los animales por lo general no comen, sino que tiran en alguna parte de su camino. Otros frutos, como zarzamoras, moras, fresas y jitomates, tienen semillas pequeñas que los animales tragan. Estas semillas con el tiempo se excretan sin daño. Algunas tienen tegumentos que deben rasgarse o debilitarse al pasar a través del tracto digestivo de un animal antes de que germinen. Además de transportarse lejos de su planta progenitora, una semilla que se traga y excreta beneficia de otra forma: ¡termina con su propio suministro de fertilizante! Con frecuencia es importante que el tipo correcto de animal coma el fruto y las semillas. Por ejemplo, los chiles evolucionaron un gusto “caliente” porque desalienta a los mamíferos (cuyos tractos digestivos destruyen las semillas) de comérselos. Las aves, por otra parte, al parecer son insensibles a los ardientes químicos en las semillas de chile, y las semillas de chile que pasaron a través del tracto digestivo del ave germinan a tres veces la tasa de aquellas que sólo caen al suelo. La próxima vez que comas un fruto con semillas, piensa en cómo las semillas se dispersarían en la naturaleza.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Algunos lo prefieren caliente... ¡y apestoso!

La flor de *Amorphophallus titanum* produce alrededor de 500 frutos rojo-anaranjado brillantes del tamaño de una aceituna, que atraen a las aves del bosque lluvioso llamadas calaos. Los calaos comen los frutos y dispersan las semillas. Tanto estas plantas únicas como los calaos que las dispersan están amenazados por cazadores furtivos y por la destrucción masiva de los bosques lluviosos de Indonesia. ¿Cuáles son algunas otras formas en que los frutos están adaptados para dispersar sus semillas?



Los frutos explosivos disparan semillas

Algunas plantas desarrollan frutos explosivos que expulsan sus semillas lejos de la planta progenitora. El muérdago enano (**FIG. 45-22**), parásito común de las coníferas, produce frutos que pueden disparar semillas pegajosas hasta a casi 10 metros de distancia. Si una semilla golpea un árbol cercano, se pega a la corteza y germina, y envía fibras parecidas a raíces hacia los tejidos vasculares de su huésped, de donde extrae sus nutrientes.



(a) Frutos de diente de león



(b) Frutos de arce

▲ **FIGURA 45-23 Frutos dispersados por el viento** (a) Los frutos del diente de león tienen penachos filamentosos que atrapan las brisas. (b) Los frutos de arce parecen helicópteros planeadores miniatura, y giran alejándose del árbol mientras caen.

Los frutos ligeros pueden ser transportados por el viento

Los dientes de león, las asclepias y los arces producen frutos ligeros con grandes superficies para atrapar el viento. Cada mota velluda sobre una borla de diente de león es un fruto separado que contiene una sola pequeña semilla que puede transportarse durante kilómetros si los vientos son favorables (**FIG. 45-23a**). El ala única del fruto de arce, en contraste, hace que la semilla gire como una hélice mientras cae, lo que por lo general la lleva a sólo algunos metros desde su árbol progenitor (**FIG. 45-23b**).

Los frutos flotantes permiten la dispersión por agua

Muchos frutos pueden flotar sobre agua durante algún tiempo y ser transportados en corrientes o ríos, aunque éste por lo general no es su principal método de dispersión. Sin embargo, el fruto del cocotero es un campeón flotador. Redondo, flotante e impermeable, el coco cae desde su palma progenitora, con frecuencia sobre una playa arenosa. Puede germinar ahí, o puede ser llevado hacia el océano y flotar durante semanas o meses hasta que llega a una playa en alguna isla distante (**FIG. 45-24**). Ahí, puede germinar, y tal vez establezca una nueva colonia de cocoteros donde no existían antes.

◀ **FIGURA 45-22 Frutos explosivos** La mayoría de los muérdagos enanos viven bajo la corteza del árbol, y extraen tanto alimento como agua del árbol huésped. Los brotes marrón sin hojas emergen de las ramas y tienen densos cúmulos de pequeños frutos pálidos con forma de gota (mostrados aquí). Los frutos acumulan presión de agua en su interior hasta que explotan, y cada una dispara una semilla pegajosa hasta a más de 80 km/h.

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Por qué el muérdago no simplemente suelta sus semillas?

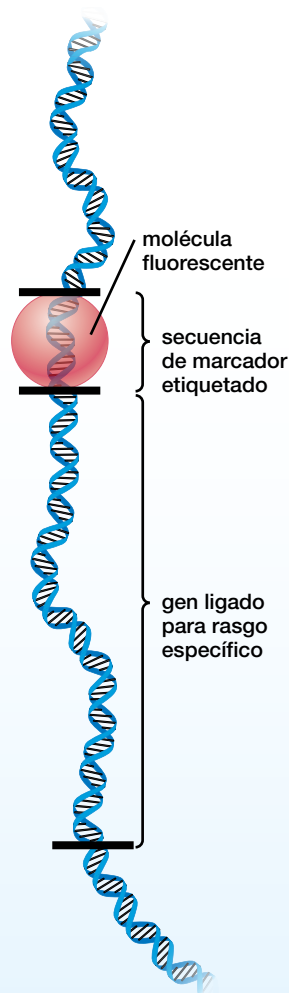
¿CÓMO SABES ESO?

¡Frutas y verduras más sabrosas vienen en camino!

Cuando recorres los pasillos del supermercado, esperas encontrar jitomates, melones y fresas todo el año, aun cuando tradicionalmente estos frutos sólo estén disponibles de manera estacional, o no estén disponibles en absoluto. Pero este lujo viene con un precio: la pérdida de sabor. Las versiones antiguas más sabrosas tenían que manejarse con cuidado y comerse frescas o se convertían en papilla. Las variedades modernas se crían para almacenarse y embarcarse bien, pero con frecuencia son desabridas.

Sin embargo, pronto los productores y consumidores de frutos podrán tener lo mejor de ambos mundos, gracias a la “crianza asistida por el marcador”. Esta forma de biotecnología identifica secuencias genéticas específicas que se asocian con rasgos conocidos (**FIG. E45-4**). La secuencia puede ser una pequeña parte del gen para dicho rasgo, o estar fuertemente ligada al gen (o grupo de genes) que codifican el rasgo deseable (la vinculación genética se discute en el Capítulo 11). La presencia de la secuencia marcadora en una semilla indica de manera confiable que la planta resultante tendrá el rasgo. Por ejemplo, una secuencia en jitomates se asocia con resistencia a las enfermedades. Otras secuencias pueden estar ligadas a dulzura, o a un aroma que es importante para el sabor, o para que el fruto permanezca firme durante el embarque. Una semilla con todos estos marcadores produciría un fruto extremadamente deseable.

En el pasado podría tardar hasta una década en conjuntar distintas propiedades en un fruto al cruzar diferentes plantas cuyos frutos mostraran una de las propiedades. La planta cruzada podría ponerse a prueba y seleccionarse, y este proceso tendría que repetirse a lo largo de muchas generaciones. No es de sorprender que esto no haya sido económicamente rentable. Pero, por fortuna, un



▲ **FIGURA E45-4** Selección asistida por marcador

botánico persistió en este enfoque usando melones, y con el tiempo cruzó un fruto con excelente sabor, aroma y firmeza para embarcarlo. El único problema restante es que era muy pequeño. Ahora, gracias a la selección asistida por marcadores, los investigadores pueden cruzar estas pequeñas gemas con melones convencionales que son grandes y resistentes a las enfermedades, pero blandos. Máquinas recortan sin dañar pequeñas rebanadas de las semillas resultantes (y siguen su rastro para futuras plantaciones), extraen ADN y etiquetan las diversas secuencias de marcadores al unir diferentes moléculas fluorescentes de colores. Una semilla que, por casualidad, tuviera la combinación correcta de marcadores se plantará, y las semillas de su descendencia se cosecharán y pondrán a prueba para permitir mayor cruza selectiva.

En universidades y compañías de semillas alrededor de Estados Unidos, investigadores usan biotecnología de marcador genético para investigar las combinaciones ideales de características. Han producido un chile con todo el sabor y aroma de un habanero pero sin picante; jitomates firmes y resistentes a las enfermedades con sabor tradicional; pimientos morrones miniatura, y una cruza crujiente entre lechuga iceberg y orejona. Puesto que sus genes se recombinaron mediante técnicas de cruza tradicionales, estos nuevos cultivos también satisfarán a los consumidores preocupados por los alimentos MG (modificados genéticamente).

CONSIDERA ESTO Alrededor de 30% de los melones cosechados se descartan porque están muy maduros antes de llegar a los consumidores. Los científicos agrícolas usaron ingeniería genética para insertar un gen de manzana en el genoma del melón para producir un melón transgénico (MG) que madura más despacio después de cosecharlo. ¿Este enfoque es menos deseable que la cruza asistida por marcador descrita líneas arriba? ¿Por qué sí o por qué no?

► **FIGURA 45-24 Fruto disperso por agua** Este coco en germinación pudo haber llegado a la playa después de un largo viaje por mar. La “carne” de coco y la “leche” de coco son dos tipos diferentes de endospermo. El gran tamaño y las enormes reservas alimenticias de los cocos tal vez son adaptaciones para la germinación exitosa y el crecimiento en playas arenosas yermas.

PENSAMIENTO CRÍTICO Aunque muchos frutos pueden flotar, ¿por qué el agua rara vez es su principal método de dispersión?

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar por qué es benéfico que las semillas se dispersen desde su planta progenitora?
- describir cómo las estructuras del fruto ayudan en la dispersión de semillas?



ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Algunos lo prefieren caliente... ¡yapestoso!

Las flores con olor pútrido como la flor cadáver, la flor estrella de mar, la lirio cadáver y la alocasia “caballo muerto” son polinizadas por escarabajos y moscas que adoran la carroña. Análisis químicos muestran que la alocasia caballo muerto produce algunos de los mismos químicos pútridos que los cadáveres en descomposición. Los cadáveres en descomposición también se calientan, un subproducto del metabolismo de las bacterias que descomponen la carne. La producción de calor en estas flores puede ser otro aspecto de mimetismo cadavérico; investigadores han descubierto que las moscas prefieren las flores calientes y olorosas a las frías igualmente olorosas.

La alocasia caballo muerto (como su pariente la flor cadáver) tiene flores hembra y macho separadas contenidas en una cámara rodeada por una hoja morada modificada (**FIG. 45-25a**). Las flores hembras florecen primero, conforme la planta emite su olor pútrido y se calienta. Espinas que apuntan hacia adentro en la entrada de la cámara atrapan moscas atraídas por el cálido apeste. Mientras se resbalan intentando escapar, las moscas bañan las flores hembra con polen que recogieron de una visita anterior a otra alocasia. A la mañana siguiente, las flores hembra se marchitaron, las espinas colapsaron, el brote ya no huele y las flores macho maduraron. Conforme las moscas salen de la cámara, las flores macho las polvean con polen, que sin darse cuenta entregarán a otras alocasias caballo muerto.

La flor cadáver y la alocasia caballo muerto parecen no ofrecer recompensa a cambio de la polinización. Sin embargo, éste no siempre es el caso con las flores calientes. Muchas especies de filodendros, plantas que se encuentran en los bosques lluviosos tropicales y en las casas de muchas personas, producen flores calientes (hasta 45.5 °C para una especie) con aromas ligeramente agradables. Las flores de algunas especies funcionan como acogedoras y cálidas habitaciones de orgías para los escarabajos, quienes reptan en la flor temprano al anochecer y pasan la noche apareándose (**FIG. 45-25b**). Los escarabajos usan sólo la mitad de energía para mantenerse calientes en una flor de filodendro de la que usarían en el aire nocturno frío del exterior.



(a) Una alocasia caballo muerto atrae moscas



(b) Escarabajos forman un enjambre sobre una flor de filodendro

▲ **FIGURA 45-25 Flores calientes** Como la flor cadáver, tanto la alocasia caballo muerto (a) como el filodendro (b) tienen cúmulos de flores en un tallo que está encerrado en una hoja modificada que parece pétalo. Esta flor de filodendro atrajo una orgía de escarabajos que se congregan, alimentan, copulan y conservan energía sobre las flores cálidas.

Los escarabajos también se alimentan de polen y otras partes de la flor. Por tanto, los filodendros dan a los escarabajos recompensas reales a cambio de sus servicios como polinizadores.

PENSAMIENTO CRÍTICO Las flores que producen calor son raras, y muchas son miembros de grupos evolutivamente antiguos. Algunos botánicos hipotetizan que el calor fue una adaptación temprana que atrajo escarabajos polinizadores. En la actualidad, la mayoría de las plantas no tienen flores calientes, pero proporcionan a sus polinizadores sorbos de néctar. Desarrolla una hipótesis para explicar por qué en la actualidad predominan las más recientemente evolucionadas flores de “comida rápida”.

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

45.1 ¿Cómo se reproducen las plantas?

El ciclo de vida sexual de las plantas, llamado alternación de generaciones, incluye tanto una etapa diploide multicelular (la generación esporofito) como una etapa haploide multicelular (la generación gametofito). La división celular meiótica en las células del esporofito

diploide produce esporas haploides. Las esporas experimentan división celular mitótica para producir la generación gametofito haploide. Células reproductivas del gametofito se diferencian en espermatozoide y oosfera, que se fusionan para producir un cigoto diploide. La división celular mitótica del cigoto da lugar a otra generación esporofito. En los musgos, el gametofito es la etapa dominante; el esporofito se desarrolla en el gametofito y nunca vive de manera independiente. En los helechos, el esporofito es la etapa dominante, aunque tanto gametofito como esporofito son plantas independientes. En gimnospermas y angiospermas, el esporofito es la etapa dominante; el gametofito es muy pequeño y nunca vive de manera independiente.

45.2 ¿Cuáles son las funciones y estructuras de las flores?

Las flores completas constan de cuatro partes: sépalos, pétalos, estambres (estructuras reproductivas macho) y carpelos (estructuras reproductivas hembra). Los sépalos forman la cubierta exterior de la yema floral. La mayoría de los pétalos (y en la mayoría de monocotiledóneas, los sépalos) tienen brillantes colores y en ocasiones están perfumados, lo que atrae polinizadores a la flor. El estambre consta de un filamento que tiene una antera, donde se desarrolla el polen. El carpelo consta del ovario, donde se desarrollan uno o más gametofitos hembra, y un estilo que tiene un estigma pegajoso al cual se adhiere el polen durante la polinización. Las flores polinizadas por el viento con frecuencia carecen de pétalos y producen enormes cantidades de polen.

El gametofito macho de las plantas con flores es el grano de polen. Una célula madre de microspora diploide experimenta división celular meiótica para producir cuatro microsporas haploides. Cada una experimenta división celular mitótica para formar un grano de polen. Un grano de polen inmaduro consta de una célula del tubo y una célula generativa que más tarde se dividirá para producir dos espermatozoides.

El gametofito hembra se desarrolla dentro de los óvulos del ovario. Una célula madre de megaspora diploide experimenta división celular meiótica para formar cuatro megasporas haploides. Tres megasporas degeneran; la cuarta experimenta tres rondas de mitosis, lo que produce los ocho núcleos del gametofito hembra. Los núcleos quedan encerrados en siete células. Una de éstas se convierte en la oosfera y otra se convierte en una gran célula central con dos núcleos.

Cuando un grano de polen aterriza sobre un estigma, su célula de tubo crece a través del estilo hasta el gametofito hembra. Los dos espermatozoides viajan por el estilo dentro del tubo y entran al gametofito hembra. Un espermatozoide se fusiona con los dos núcleos de la célula central, lo que produce una célula triploide que dará origen al endospermo.

45.3 ¿Cómo se desarrollan frutos y semillas?

La función del fruto es dispersar semillas. Un fruto es un ovario maduro, con frecuencia con aportaciones de otras partes de la flor. Las semillas se desarrollan a partir de los óvulos. Los integumentos de los óvulos forman el tegumento. Dentro del tegumento, una semilla contiene un embrión y cantidades variables de endospermo que almacena alimento.

45.4 ¿Cómo germinan y crecen las semillas?

La germinación de semillas requiere calor y humedad. La energía para la germinación proviene del alimento almacenado en el endospermo, que se transfiere al embrión por los cotiledones. Las semillas pueden permanecer latentes durante algún tiempo después de que el fruto madura. Para romper la latencia y germinar, algunas semillas requieren secarse, exponerse al frío o alteración del tegumento. La raíz sale primero de la semilla germinada, y absorbe agua y nutrimentos que se transportan hacia el brote. Los brotes dicotiledóneos forman ganchos epicótilos o hipocótilos que protegen la delicada punta del brote. Los brotes monocotiledóneos están protegidos mediante un coleóptilo que cubre la punta del brote durante la germinación.

45.5 ¿Cómo interactúan las plantas y sus polinizadores?

Las plantas y sus polinizadores animales actúan como agentes de selección natural mutua. Las flores atraen animales con aromas, alimentos como néctar, y colores y formas adecuados que los hacen visibles y accesibles a sus polinizadores. Algunas flores engañan a los polinizadores, y atraen insectos con aromas de alimento o al parecerse a una pareja sexual. Algunas plantas y sus polinizadores, como la yuca y la polilla de la yuca, son por completo dependientes unas de otros.

45.6 ¿Cómo ayudan los frutos a dispersar semillas?

Los frutos viajeros se adhieren de los animales. Los frutos comestibles pasan a través de los tractos digestivos animales, por lo general sin dañar las semillas. Los frutos explosivos disparan semillas lejos de la planta progenitora. Los frutos ligeros son transportados por el viento, mientras que los frutos flotantes se dispersan por el agua.

Términos clave

alternación	flor 866
de generaciones 864	flor completa 866
antera 866	flor imperfecta 866
carpelo 866	flor incompleta 866
célula del tubo 868	fruto 866
célula generativa 868	gametofito 864
célula madre	gancho epicótilo 873
de megaspora 869	gancho hipocótilo 873
célula madre	germinación 872
de microspora 868	grano de polen 866
cigoto 864	integumento 869
coleóptilo 871	latencia 872
cotiledón 871	megaspora 869
endospermo 870	microspora 868
espora 864	ovario 866
esporofito 864	óvulo 866
estambre 866	pétalo 866
estigma 866	polinización 870
estilo 866	semilla 866
fecundación doble 870	sépalo 866
filamento 866	tegumento 871

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

1. Cuando una semilla dicotiledónea germina,
 - a. un coleóptilo protege el brote emergente.
 - b. el brote se desarrolla con más rapidez que la raíz.
 - c. el brote absorbe nutrimentos directo del endospermo.
 - d. una piloriza protege la raíz emergente.
2. ¿Cuál de los siguientes enunciados es falso?
 - a. Un grano de polen es un gametofito macho.
 - b. El núcleo de la célula del tubo se fusiona con la célula central.
 - c. Microsporas producen granos de polen mediante división celular mitótica.
 - d. El gametofito macho produce dos espermatozoides.
3. El gametofito hembra en las angiospermas
 - a. es una planta independiente.
 - b. tiene diez células.
 - c. se produce a partir de una megaspora.
 - d. contiene una oosfera diploide.
4. ¿Cuál de los siguientes enunciados es verdadero?
 - a. Las flores polinizadas por polillas por lo general son blancas.
 - b. Las flores siempre se benefician de sus polinizadores.
 - c. Las flores polinizadas por escarabajos por lo general tienen aroma dulce.
 - d. Algunas flores guían a las abejas hacia sus centros con patrones visibles bajo luz infrarroja.

5. La latencia de las semillas
 - a. es común en los trópicos.
 - b. con frecuencia se mantiene mediante humedad.
 - c. puede terminar mediante digestión parcial del tegumento.
 - d. por lo general se rompe en otoño o invierno.

Llena los espacios

1. El ciclo de vida sexual de la planta se llama _____. La generación diploide se llama _____. Las células reproductivas en esta etapa del ciclo producen esporas a través de (tipo de división celular) _____. Las esporas germinan para producir la generación haploide, llamada _____.
2. En una planta con flores, el gametofito macho es _____. Se forma en _____ de una flor. La polinización ocurre cuando el polen aterriza sobre _____ de una flor de la misma especie de planta. El grano de polen proyecta un tubo a través de _____ del carpelo hacia el ovario en la base del carpelo. El tubo entra a un óvulo a través de una abertura en _____ del óvulo.
3. La fecundación doble en las plantas con flores ocurre cuando un espermatozoide se fusiona con una oosfera para formar una célula diploide, _____, y un segundo espermatozoide se fusiona con los dos núcleos de la célula central del gametofito hembra. Esta célula triploide se dividirá mitóticamente para formar un tejido de almacenamiento de alimento llamado _____. Este alimento se transfiere al embrión de la planta en desarrollo mediante estructuras llamadas _____.
4. El fruto de una planta con flores se forma a partir de _____ de una flor, tal vez con aportaciones adicionales de otras partes florales. La semilla se forma a partir de _____. El tegumento se desarrolla a partir de la cubierta exterior, o _____, de esta estructura.
5. _____ es el surgimiento del embrión a partir de una semilla. Por lo general (estructura del embrión), _____ sale primero. En las monocotiledóneas, el brote está protegido mediante una vaina llamada _____. En las dicotiledóneas, _____ en el hipocótilo o epicótilo protege el meristemo apical y las hojas en desarrollo.

Preguntas de repaso

1. Elabora un diagrama del ciclo de vida general de la planta. ¿Cuáles etapas son haploides y cuáles son diploides? ¿En cuál etapa se forman gametos?

2. Elabora un diagrama de una flor completa. ¿Dónde se forman los gametofitos macho y hembra?
3. Describe el desarrollo del gametofito hembra en una planta con flores. ¿Cómo ocurre la fecundación doble?
4. ¿Qué es un grano de polen y cómo se forma?
5. ¿Cuáles son las partes de una semilla y cómo cada parte contribuye al desarrollo de una plántula?
6. Describe las características que esperarías encontrar en las flores que se polinizan por el viento, escarabajos, abejas y colibríes, respectivamente.
7. ¿Qué es el endospermo? ¿A partir de cuál célula del gametofito hembra se deriva? Compara el sitio de almacenamiento de endospermo en semillas monocotiledóneas y dicotiledóneas.
8. Describe tres mecanismos mediante los cuales se rompa la latencia de las semillas en diferentes tipos de semillas. ¿Cómo se relacionan estos mecanismos con el ambiente típico de la planta?
9. ¿Cómo las plántulas monocotiledóneas y dicotiledóneas protegen la delicada punta del brote durante la germinación de semillas?
10. Describe tres tipos de frutos y los mecanismos mediante los cuales estas estructuras frutales ayudan a dispersar sus semillas.

Aplicación de conceptos

1. Un amigo te da algunas semillas para plantar en tu jardín. Cuando las plantas, nada sucede. ¿Qué puedes intentar para hacer que las semillas germinen?
2. Charles Darwin describió una vez una flor que producía néctar en el fondo de un tubo a casi 30 centímetros de profundidad. Él predijo que debería haber una polilla u otro animal con una "lengua" de 30 cm de largo para coincidir. Tuvo razón: es una polilla. Dicha especialización casi seguro significa que esta flor particular podría polinizarse sólo por dicha polilla específica. ¿Cuáles son las ventajas y desventajas de tal especialización?
3. Muchas plantas a las que se les llama mala hierba se llevaron de otro continente, o accidental o deliberadamente. En sus nuevos ambientes, tienen pocos competidores o depredadores animales, de modo que tienden a crecer en cantidades tan grandes que desplazan a las plantas nativas. Piensa en varias formas en las cuales los seres humanos se han involucrado en la dispersión de plantas. ¿En qué grado crees que los seres humanos han cambiado la distribución de las plantas? ¿En qué formas este cambio es útil para los seres humanos? ¿En qué formas es una desventaja?

46

RESPUESTAS DE LAS PLANTAS AL AMBIENTE

ESTUDIO DE CASO



Una mosca entra en una Venus atrapamoscas. Los finos pelos (cerca del ala de la mosca) dispararán la trampa para cerrarse cuando la mosca los toque.

Plantas depredadoras

Una Venus atrapamoscas espera silenciosamente en un pantano, y con sus hojas parecidas a valvas y aroma floral atrae a una mosca que pasa. Mientras la mosca se posa sobre la planta, de pronto las hojas de ésta se cierran y sus bordes espinosos embonan, lo que atrapa al desventurado insecto. Durante la siguiente semana, más o menos, las enzimas digieren la proteína del cuerpo del insecto, y la hoja absorbe las moléculas que contienen nitrógeno antes de que la trampa vuelva a abrirse para atraer a su próxima víctima. ¿Por qué una planta gastaría tanta energía para comer un insecto?

En los pantanos, las plantas con frecuencia están hambrientas... de nitrógeno. Necesitan este nutrimento por las mismas razones que las personas y las moscas: para sintetizar ATP, ácidos nucleicos y varias proteínas. Pero el nitrógeno disponible puede ser escaso en los suelos pantanosos, que tienden a ser ácidos. Las condiciones ácidas desalientan el crecimiento de bacterias fijadoras de nitrógeno, que capturan nitrógeno atmosférico y lo atrapan en amoníaco (NH_3) que las plantas pueden absorber a través de sus raíces. La falta de nitrógeno en los pantanos ha seleccionado las plantas que pueden ingerir y digerir animales, cuyos cuerpos proporcionan abundante proteína que contiene nitrógeno. Como resultado, en los pantanos abundan dramas a pequeña escala.

¿Qué llevó a la mosca a las fauces abiertas de la trampa? Los científicos identificaron tres tipos de atrayentes producidos por esta planta depredadora. Desde el aire, las moscas pueden detectar un aroma floral o frutal que resulta de una combinación de docenas de compuestos volátiles liberados por la planta. Además, las caras internas de las hojas trampa emiten una fluorescencia azul cuando son golpeadas por el componente ultravioleta de la luz solar. Esta longitud de onda, aunque invisible para las personas, es atractiva para los insectos. Por último, pequeñas glándulas que recubren el borde de su trampa secretan un néctar dulce. Para los insectos, estas hojas mortales parecen flores.

Las plantas no tienen ni sistema nervioso ni músculos. Entonces, ¿cómo las plantas depredadoras detectan a su presa y luego se mueven tan rápido para atraparla? ¿Cómo las plantas perciben y responden a los estímulos ambientales que incluyen temperatura, gravedad, luz, disponibilidad de agua e incluso depredadores que mastican ruidosamente? Continúa leyendo para aprender más acerca de las sorprendentes habilidades de las plantas.

DE UN VISTAZO

- 46.1 ¿Cuáles son algunas hormonas vegetales importantes?
- 46.2 ¿Cómo las hormonas regulan los ciclos vitales de las plantas?
- 46.3 ¿Cómo se comunican, defienden y capturan presas las plantas?

46.1 ¿CUÁLES SON ALGUNAS HORMONAS VEGETALES IMPORTANTES?

Las **hormonas vegetales** son químicos secretados por células específicas que se transportan, con frecuencia vía xilema o floema, hacia otras partes del cuerpo de la planta. Varias hormonas vegetales influyen cada aspecto del ciclo vital de la planta. Cada hormona vegetal puede provocar varias respuestas dependiendo del tipo de célula que estimula, la etapa del ciclo vital de la planta, la concentración de la hormona, la presencia y concentraciones de otras hormonas, y la especie de planta. En las secciones que siguen, el enfoque estará sobre seis tipos importantes de hormonas vegetales: auxina, giberelina, citocinina, etileno, ácido abscísico y florigeno (TABLA 46-1). De éstas, sólo el etileno y el ácido abscísico son idénticos entre diferentes especies de plantas; los otros forman grupos que son similares, mas no idénticos, en estructura química y en muchas de sus funciones.

La **auxina** genera una gran variedad de efectos. Por ejemplo, en las semillas que germinan promueve o inhibe la elongación en diferentes células diana. La auxina inhibe la germinación de yemas laterales, pero estimula la formación de raíces secundarias laterales. También estimula la diferenciación de tejidos vasculares (xilema y

floema) en partes de la planta recién formadas. En la planta madura, la auxina estimula el desarrollo de frutos, e inhibe la caída prematura de frutos y hojas. El sitio primario de síntesis de auxina es el brote meristemo apical (la punta del brote que crece). Algo de auxina también se sintetiza en hojas jóvenes, así como en semillas en desarrollo y embriones de planta, donde influyen el desarrollo y la germinación.

Varias formas de auxina sintética permiten a los criadores manipular las plantas. Una auxina llamada 2,4-D se usa en forma amplia para matar plantas dicotiledóneas al perturbar el equilibrio normal entre auxina y otras hormonas vegetales. La auxina sintética también se usa de manera comercial para promover la formación de raíces en los cortes de plantas, para estimular el desarrollo de frutos y para demorar la caída de frutos. La auxina fue la primera hormona vegetal en reconocerse, como se describe en el “¿Cómo sabes eso? Las hormonas regulan el crecimiento de las plantas” en la página 886.

La **giberelina** promueve el alargamiento de tallos y raíces al aumentar tanto la división celular como el alargamiento celular. También estimula la germinación de semillas, la producción y el desarrollo de frutos. Este tipo de hormona se llama así por el hongo *Gibberella fujikuroi*, que se aisló por primera vez en la década de 1930. El hongo provoca la enfermedad bakanae en el

TABLA 46-1 Algunas hormonas vegetales importantes y sus funciones		
Hormona	Algunos efectos principales	Principal(es) sitio(s) de síntesis
Auxinas	Promueve el alargamiento celular en brotes Inhibe el crecimiento de yemas laterales (latencia apical) Promueve la ramificación de raíces Controla el fototropismo y el gravitropismo en brotes y raíces Estimula el desarrollo de tejido vascular Estimula el desarrollo de frutos Demora la senescencia de hojas y frutos	Meristemo apical de brote
Giberelinas	Estimula la elongación de tallos al promover la división celular y el alargamiento celular Estimula el desarrollo de frutos y la germinación de semillas	Meristemo apical de brote Embriones de plantas Hojas jóvenes
Citocininas	Estimula la división celular a lo largo de la planta Estimula la germinación de yemas laterales Inhibe la formación de raíces secundarias Demora la senescencia de hojas y flores	Meristemo apical de raíz
Etileno	Promueve el crecimiento de tallos más cortos y más gruesos en respuesta a perturbación mecánica Estimula la maduración en algunos frutos Promueve la senescencia en hojas Promueve la caída de hojas y frutos	A lo largo de la planta, en particular durante el estrés y el envejecimiento
Ácido abscísico	Hace que los estomas se cierren Inhibe el crecimiento de tallos y estimula el crecimiento de raíces en respuesta a sequía Mantiene la latencia en yemas y semillas	A lo largo de la planta
Florigenos	Estimula el florecimiento en respuesta a la duración del día	Hojas maduras

arroz porque produce giberelina y estimula a estas plantas a crecer excepcionalmente altas y delgadas. Los efectos de la giberelina adicional pueden ser espectaculares (FIG. 46-1). La giberelina se produce en los embriones de las plantas, en el meristemo apical del brote y en hojas jóvenes.

La **citocinina** participa en muchos aspectos del desarrollo de la planta. Promueve la división celular, que se requiere para el crecimiento de todos los tejidos de la planta. En las raíces, la citocinina inhibe la formación de raíces secundarias; en los brotes, promueve la formación de ramas al estimular la división celular en meristemos de yema lateral. La citocinina hace que los nutrientes se transporten hacia las hojas de la planta, lo cual estimula la producción de clorofila y demora el envejecimiento. El principal sitio de síntesis de citocinina está en el meristemo apical de raíz, aunque parte también se genera en el brote. Comercialmente, una forma de citocinina se rocía sobre las flores cortadas para mantenerlas frescas.



► **FIGURA 46-1** La giberelina estimula el crecimiento La planta de col de la derecha se trató con giberelina durante cinco meses, mientras que la planta de control a la izquierda permaneció sin tratamiento.

El **etileno** es una hormona vegetal rara porque es un gas. Producido en la mayoría de los tejidos de la planta, se libera en respuesta a una gran variedad de estímulos ambientales y tiene diversos efectos sobre sus células diana. El etileno sirve como hormona de estrés de la planta, que se sintetiza en los tejidos de la planta para estimular cambios adaptativos en respuesta a viento, heridas, inundaciones, sequías y extremos de temperatura. El etileno también hace que hojas, pétalos de flor y frutos caigan en los momentos adecuados durante el año y el ciclo vital de la planta. El etileno es importante comercialmente por su capacidad de hacer que ciertos frutos maduren.

Como el etileno, el **ácido abscísico** también es una hormona de estrés de la planta que la ayuda a soportar condiciones ambientales desfavorables. Por ejemplo, el ácido abscísico hace que las estomas se cierren cuando el agua es escasa (véase el Capítulo 44). También promueve el crecimiento de raíces e inhibe el crecimiento de tallos y hojas bajo condiciones secas. El ácido abscísico en las semillas ayuda a mantener la **latencia** (un estado en el que cesa el crecimiento y los procesos metabólicos se lentifican enormemente) en momentos cuando la germinación conduciría a la muerte. El ácido abscísico, sintetizado en tejidos a lo largo del cuerpo de la planta, se nombró así con base en la hipótesis errónea de que producía la abscisión (caída) de las hojas, lo que ahora se sabe es función del etileno.

El **florigeno** se sintetiza en hojas que estimulan el florecimiento en respuesta a pistas ambientales, en particular luz. Esta hormona es una proteína que viaja en el floema desde las hojas hacia el meristemo apical que produce flores.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- mencionar seis tipos importantes de hormonas vegetales?
- describir el principal sitio de síntesis de cada hormona y ejemplos de las acciones importantes de la hormona?

46.2 ¿CÓMO LAS HORMONAS REGULAN LOS CICLOS VITALES DE LAS PLANTAS?

Las hormonas controlan casi todos los aspectos del ciclo vital de la planta al alterar la expresión génica, con frecuencia en respuesta a estímulos provenientes del ambiente. En las secciones siguientes se resumen algunos de los efectos de las hormonas mejor estudiadas sobre los ciclos vitales de las plantas. Conforme leas, observa cómo la misma hormona ejerce respuestas radicalmente diferentes dependiendo del tejido sobre el cual actúa y la etapa del ciclo vital de la planta.

El ciclo vital de la planta comienza con una semilla

La temporización de la germinación de las semillas es crucial para garantizar que nuevas plántulas tendrán agua adecuada y temperaturas apropiadas para prosperar. Dos hormonas tienen papeles importantes en la germinación de las semillas: el ácido abscísico y la giberelina.

El ácido abscísico mantiene la latencia de las semillas

La latencia de las semillas se mantiene mediante el ácido abscísico. Las semillas de muchas plantas templadas requieren un

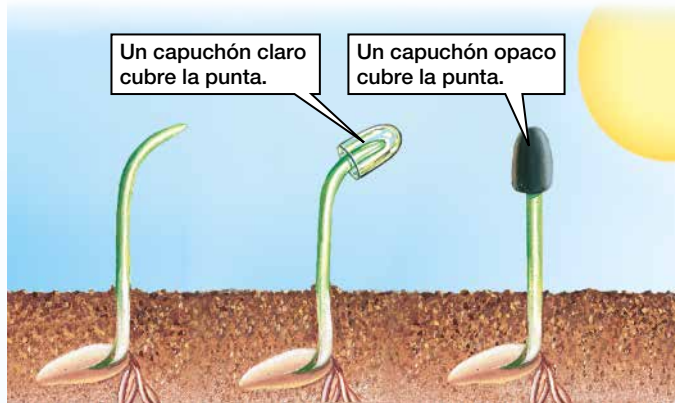
¿CÓMO SABES ESO?

Las hormonas regulan el crecimiento de las plantas

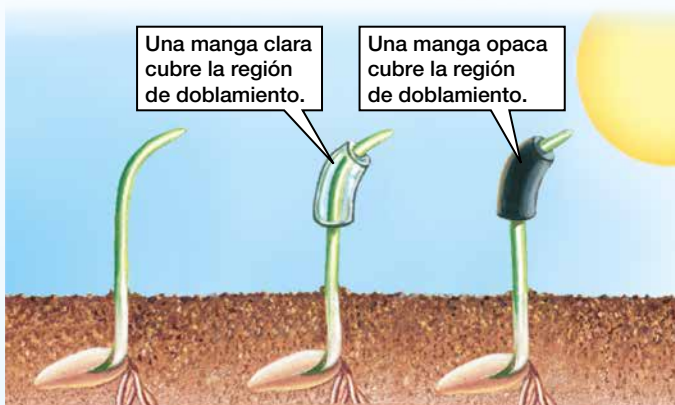
Alguien que cuide plantas caseras sabe que se doblan hacia la luz solar que pasa por una ventana. ¿Alguna vez te has preguntado cómo ocurre esto? Charles Darwin lo hizo.

Charles y Francis Darwin determinaron la fuente de la señal

Charles Darwin fue brillante e insaciablemente curioso. En 1800, Darwin y su hijo Francis investigaban el fototropismo usando coleóptilos (vainas protectoras que rodean los brotes monocotiledóneos emergentes) de césped en una serie de experimentos que proporcionaban un excelente ejemplo del método científico en acción. Los Darwin iluminaron las plantas desde diferentes ángulos y observaron que el doblado ocurría en una región justo abajo de la punta del coleóptilo, lo que hacía que la punta apuntara hacia la fuente de luz. Cuando cubrieron la punta del coleóptilo con un capuchón opaco, el coleóptilo no se dobló (**FIG. E46-1a**). En contraste, un capuchón claro permitió que el tallo se doblara. Este doblado ocurrió incluso si la región de doblamiento (abajo de la punta del coleóptilo) estaba cubierta con una manga opaca (**FIG. E46-1b**). Los Darwin concluyeron que la punta del coleóptilo percibe la dirección de la luz, aunque el doblamiento ocurre más abajo. Como suele ocurrir en la investigación científica, la conclusión de los Darwin condujo a nuevas hipótesis: la punta del coleóptilo transmite información acerca de la dirección de la luz hacia la región

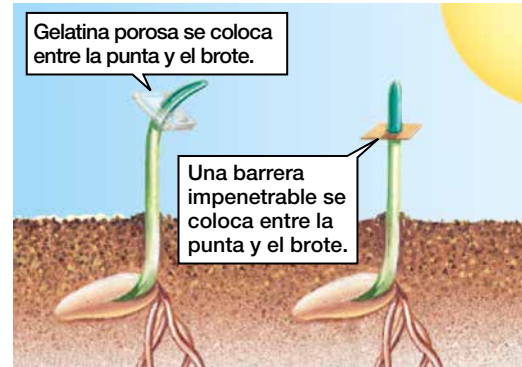


(a)



(b)

▲ **FIGURA E46-1** La punta del brote percibe la luz y envía una señal a la región de doblamiento



▲ **FIGURA E46-2** Un químico se difunde hacia abajo desde el coleóptilo

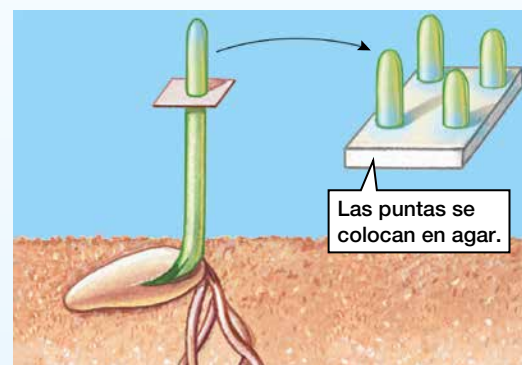
de doblamiento vía (en palabras de Darwin) “una materia que transmite sus efectos desde una parte de la planta hasta otra”. Pero, ¿qué es esta “materia”?

Peter Boysen-Jensen demostró que la señal es un químico

En 1913, Peter Boysen-Jensen, de Dinamarca, cortó las puntas de coleóptilos y descubrió que el tocón restante ni se alarga ni se dobla hacia la luz. Si vuelve a colocar la punta y pone el coleóptilo parchado en la oscuridad, se alarga recto hacia arriba. En la luz, mostró fototropismo normal. Cuando insertó una delgada capa de gelatina que evitaba el contacto directo pero permitía que sustancias se difundieran entre la punta cercenada y el tocón, observó la misma elongación y doblamiento. En contraste, una barrera impenetrable eliminaba estas respuestas (**FIG. E46-2**). Boysen-Jensen concluyó que un químico producido por la punta se difundía a través del agar y transmitía la señal fototrópica.

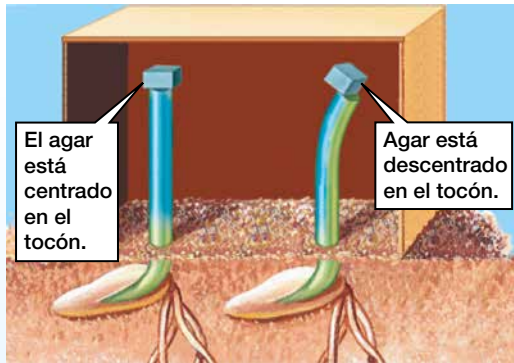
Frits Went recolectó el químico y lo nombró auxina

En 1926, Frits Went, trabajando en Holanda, colocó las puntas de coleóptilos de avena en agar, lo que permitió al químico no identificado migrar hacia este material gelatinoso (**FIG. E46-3**). Después cortó el agar y colocó pequeños trozos en las partes superiores de los tocones de coleóptilo en la oscuridad. Una pieza de agar colocada justo encima del tocón hizo que se alargara recto hacia arriba; todas las células del tocón recibieron iguales cantidades del químico y se alar-



▲ **FIGURA E46-3** El químico se acumula en agar

garon a la misma tasa. Cuando Went colocó agar sólo en un lado del tocón cortado, el tocón se dobló alejándose del lado con agar (**FIG. E46-4**). Al confirmar la hipótesis de que un químico difundido estimulaba el alargamiento, lo nombró “auxina”, de la palabra griega que significa “aumentar”.



▲ **FIGURA E46-4** El químico estimula el crecimiento

periodo de temperaturas frías para permitir la germinación; esto garantiza que las plántulas no emergen hasta que termina el invierno. En tales plantas, el frío extendido del invierno reduce de manera gradual la cantidad de ácido abscísico dentro de la semilla y prepara a la planta para germinar durante los días calurosos de la primavera.

En los desiertos, donde la falta de agua es la mayor amenaza para la sobrevivencia de las plántulas, algunas plantas producen semillas con altos niveles de ácido abscísico en sus tegumentos. Se requiere de una fuerte lluvia para eliminar la hormona, lo que permite la germinación sólo cuando está disponible suficiente humedad para que la planta se desarrolle y complete su ciclo de vida. Las abundantes lluvias de invierno pueden disparar la germinación en las semillas del desierto que han permanecido latentes durante años, lo que de manera breve cubre algunos desiertos norteamericanos con flores silvestres (**FIG. 46-2**). En contraste, ciertas plantas (en particular las de pastizales, chaparrales y algunos tipos de bosques) requieren fuego para germinar, como se describe en el “Guardián de la Tierra: Donde hay humo, hay germinación” en la página 889.

La giberelina estimula la germinación de semillas

La germinación ocurre conforme los niveles de ácido abscísico caen y el embrión produce más giberelina, la cual activa genes que codifican enzimas que descomponen las reservas de almidón almacenado del endospermo. Esto libera azúcar que usa el embrión en desarrollo para proporcionar tanto energía como los átomos de carbono necesarios para sintetizar moléculas orgánicas.

La auxina controla la orientación de los brotes

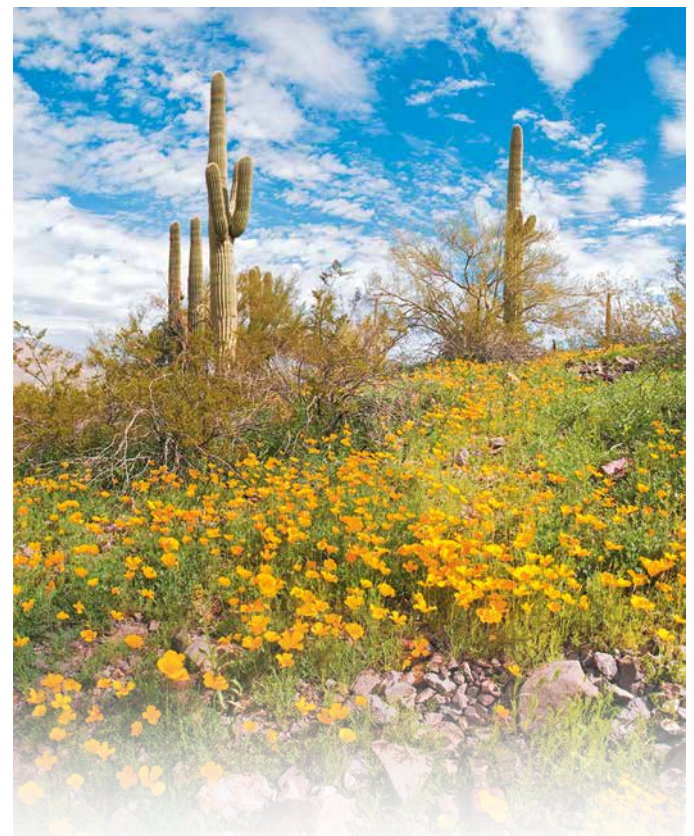
El embrión en crecimiento emerge de su tegumento y la nueva plántula responde a la luz y la gravedad al dirigir su raíz hacia abajo y su brote hacia arriba. Estos movimientos de orientación se llaman **tropismos**, movimientos hacia o desde estímulos ambientales específicos. Los tropismos ocurren cuando un estímulo

Kenneth Thimann determinó la estructura química de la auxina

En su trabajo en Caltech a comienzos de la década de 1930, Kenneth Thimann purificó auxina y determinó su estructura química. Él y otros investigadores determinaron entonces cuáles características de la molécula eran importantes para su acción en las plantas. Este conocimiento condujo a la producción de auxinas sintéticas, como el herbicida 2,4-D, desarrollado en 1946.

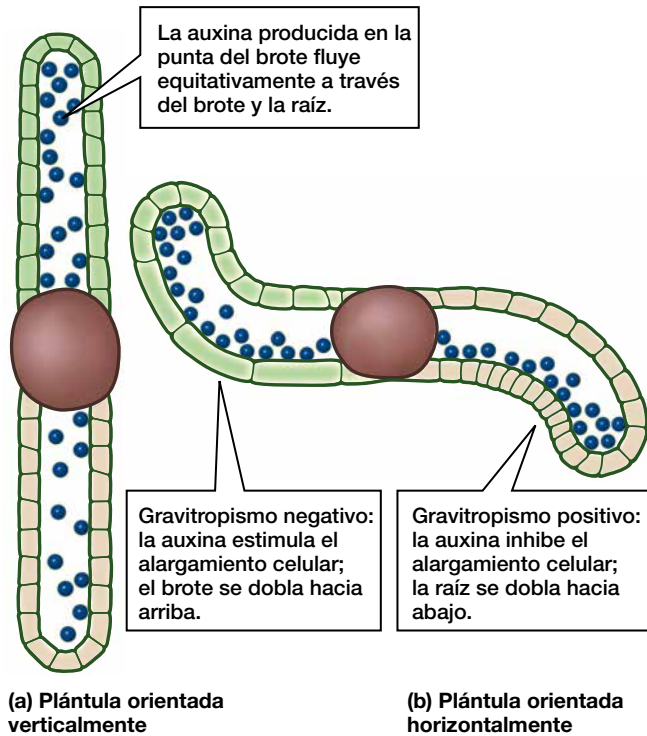
El descubrimiento y la caracterización de la auxina abarcaron dos continentes durante un periodo de 50 años. Se apoyó en la comunicación clara entre los científicos, e ilustra cómo cada nuevo descubrimiento científico conduce a más preguntas. La investigación acerca de auxina continúa a lo largo del mundo en la actualidad, y de manera constante abre nuevas líneas de investigación.

PENSAMIENTO CRÍTICO Explica cómo los experimentos de los Darwin usando capuchones y mangas sobre el coleóptilo encajan en el método científico (véase el Capítulo 1) al proporcionar *observación, pregunta, hipótesis, predicción, experimento y conclusión* para cada experimento. ¿Cuáles fueron los grupos de control y qué controló cada grupo?



▲ **FIGURA 46-2** Un desierto en florecimiento Después de abundante lluvia, las plantas anuales del desierto pueden germinar en gran cantidad, crecer rápidamente y cubrir el piso del desierto con flores, como se muestra aquí en Picacho Peak State Park, Arizona.

aumenta o inhibe el alargamiento celular sin influir necesariamente la tasa de división celular. La auxina es importante tanto para el **gravitropismo** (una respuesta direccional a la gravedad)



▲ **FIGURA 46-3** La auxina provoca el gravitropismo en brotes y raíces

como en el **fototropismo** (una respuesta direccional a la luz) en brotes y raíces.

El brote y la raíz responden de manera opuesta a la gravedad

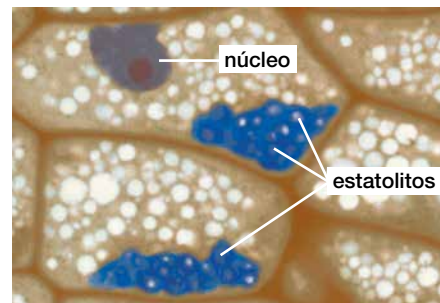
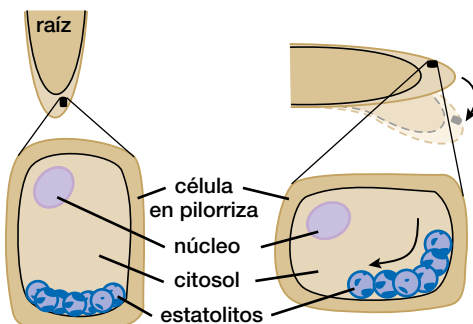
La auxina se sintetiza sobre todo en el meristemo apical del brote, desde donde viaja por el brote y hacia la raíz. Si la plántula se orienta con el brote hacia arriba y la raíz hacia abajo, la auxina no se acumula en cualquier lado del tallo o la raíz, de modo que se alarga recto arriba y abajo, de manera respectiva (**FIG. 46-3a**). Pero si la plántula está sobre su lado, la auxina se acumula en el lado inferior tanto del brote como de la raíz, lo que inhibe la elongación en las células de la raíz pero estimula la elongación en las células del brote. Conforme las células en la porción inferior de la raíz se inhiben, la raíz se dobla en la dirección del tirón de la gravedad, una respuesta llamada *gravitropismo positivo* (**FIGS. 46-3b, c**). En contraste, el aumento de auxina en el lado inferior del brote estimula a que estas células de brote se alarguen más rápido, lo

que hace que el brote se doble alejándose de la gravedad, una respuesta llamada *gravitropismo negativo* (**FIGS. 46-3b, d**).

¿Cómo perciben la gravedad las plantas? Plástidos especializados llenos con almidón, llamados *estatólitos*, están involucrados en el gravitropismo. Los estatólitos se encuentran en células endodérmicas del brote y en la piloriza. Son más densos que el citosol circundante, de modo que se asientan en la parte inferior de una célula (**FIG. 46-4**). La auxina se acumula en el lado de una célula con la mayor densidad de estatólitos.

Brote y raíz responden de manera opuesta a la luz

La auxina también provoca el fototropismo, una respuesta direccional a la luz. Moléculas fotorreceptoras en raíces y brotes perciben la luz y hacen que la auxina se acumule en el lado que se aleja de la luz. Como en el gravitropismo, la auxina hace que las células del brote se alarguen, pero inhibe la elongación normal de las células de raíz. Cuando se iluminan desde el lado, el brote se dobla hacia la luz (*fototropismo positivo*) y la raíz se dobla



▲ **FIGURA 46-4** Los estatólitos responden a la gravedad Los estatólitos caen hacia la parte más baja de las células de piloriza, donde estimulan la elongación en la dirección de la gravedad.



Donde hay humo, hay germinación

Los incendios forestales son necesarios para mantener ecosistemas como las praderas de céspedes altos y los chaparrales costeros, y para regenerar bosques clímax envejecidos (véase el Capítulo 30). Sin intervención humana, los incendios iniciados por relámpagos de manera natural barren con los bosques templados cada pocas décadas, lo que los mantiene relativamente abiertos y proporciona una diversidad de hábitats. Pero las personas suprimieron los incendios en Estados Unidos durante la mayor parte del siglo XX. Como resultado, muchos bosques ahora están densos en exceso, con árboles menos saludables que compiten por espacio, agua, nutrientes y luz. También hay tendidos con ramas, hojas y árboles muertos que se han acumulado durante décadas. Cuando llega el fuego, quema estos bosques apiñados con una intensidad no natural, y mata muchos más árboles y destruye semillas y sistemas de raíces que de otro modo sobrevivirían. Lejos de restaurarse, el bosque queda devastado. La supresión humana de los incendios forestales ha sido contraproducente.

Las plantas terrestres han evolucionado en presencia del fuego a lo largo de su historia evolutiva. Como resultado, muchas plantas están adaptadas a sacar ventaja del espacio abierto, la luz y los nutrientes que se vuelven recientemente disponibles en las secuelas de un incendio. Muchas especies de plantas adaptadas al fuego son estimuladas para germinar por los químicos en el humo; por ejemplo, el dióxido de nitrógeno gaseoso en el humo dispara la germinación en varias especies de chaparral (**FIG. E46-5**). Investigadores australianos recién descubrieron un grupo de compuestos (llamados “karriquinas”, por la palabra aborigen para “humo”) que se liberan al quemar celulosa y disparar la germinación en varias especies que responden al humo. Científicos comienzan a descubrir cómo el humo influye las hormonas vegetales involucradas en la germinación. Por ejemplo, el tabaco silvestre es un importante colonizador temprano de las áreas quemadas. Sus semillas muestran una reducción notable en ácido abscísico (que inhibe la germinación) acoplado con un aumento en la sensibilidad a la giberelina (que estimula la germinación) poco después de la exposición al humo. La germinación de semillas en respuesta a los químicos en el humo garantiza que los paisajes ennegrecidos por el fuego con rapidez vuelvan a ganar su alfombra de verdor. Al reconocer el valor del fuego y la importancia de recurrir a éste para mantener la salud del bosque, los adminis-



▲ **FIGURA E46-5** Una planta de chaparral crece en un paisaje carbonizado

tradores forestales ahora con frecuencia permiten que los incendios forestales continúen ardiendo si no ponen en peligro vidas humanas o propiedades.

CONSIDERA ESTO En muchos lugares, el Servicio Forestal estadounidense de manera deliberada inicia fuegos controlados en parques y bosques nacionales para reducir los detritos acumulados, matar plantas invasoras y proteger contra incendios forestales accidentales mucho más devastadores. Pero las quemas controladas en ocasiones se salen de control y su humo puede impactar a los residentes y visitantes locales a áreas panorámicas. ¿Cómo los guardabosques pueden tomar decisiones que equilibren los beneficios y riesgos de las quemas controladas? Piensa en una alternativa a una quema controlada y describe algunas ventajas y desventajas de este enfoque alternativo.

alejándose de ella (*fototropismo negativo*). Si has cultivado plantas en un alféizar, habrás visto fototropismo positivo en acción (**FIG. 46-5**). El fototropismo negativo en las raíces ha sido más difícil de estudiar porque sus efectos tienden a ser abrumados por el gravitropismo positivo en las raíces. Para estudiar el fototropismo en raíz, los científicos han utilizado transbordadores espaciales para crecer plantas en microgravedad.

La planta en crecimiento emerge y se dirige hacia arriba

Conforme una semilla germina, la presión de la raíz y el brote contra el suelo circundante inducen la producción de etileno. El etileno

► **FIGURA 46-5** Plántulas de rábano muestran fototropismo positivo

PENSAMIENTO CRÍTICO ¿Esperarías que gravitropismo o fototropismo dominen la respuesta de estas plántulas?



hace que la raíz y el brote lentifiquen su alargamiento y se vuelvan más gruesos, más fuertes y más capaces de forzar su camino a través del suelo. En las dicotiledóneas, el etileno también provoca el surgimiento del brote para formar un gancho, de modo que las nuevas hojas tiernas apuntan hacia abajo. El doblamiento del gancho protege las hojas conforme la planta fuerza su camino hacia arriba a través del suelo (véase la Fig. 45-13a).

Los meristemos apicales de brote y raíz se dividen con rapidez, lo que produce nuevas células que se diferencian en tejidos de tallo y raíz. La auxina producida en el meristemo apical viaja por el tallo y estimula la formación de giberelina en las regiones de internodo. La giberelina hace que las regiones internodales se alarguen mediante división celular y elongación celular, lo que ayuda a determinar la altura final de la planta. Las variedades más cortas de plantas como trigo y arroz tienen mutaciones que las hacen producir menos giberelina o ser menos sensible a ella.



▲ **FIGURA 46-6** Tigmotropismo. Las células en el lado del tallo opuestas a un objeto se alargan más rápido que aquellas que están en contacto con el objeto, lo que hace que el tallo se enrolle.

La cruz selectiva de tales plantas, que son fornidas y resisten el daño de viento y lluvia, ha permitido aumentos sustanciales en la producción de estos cultivos.

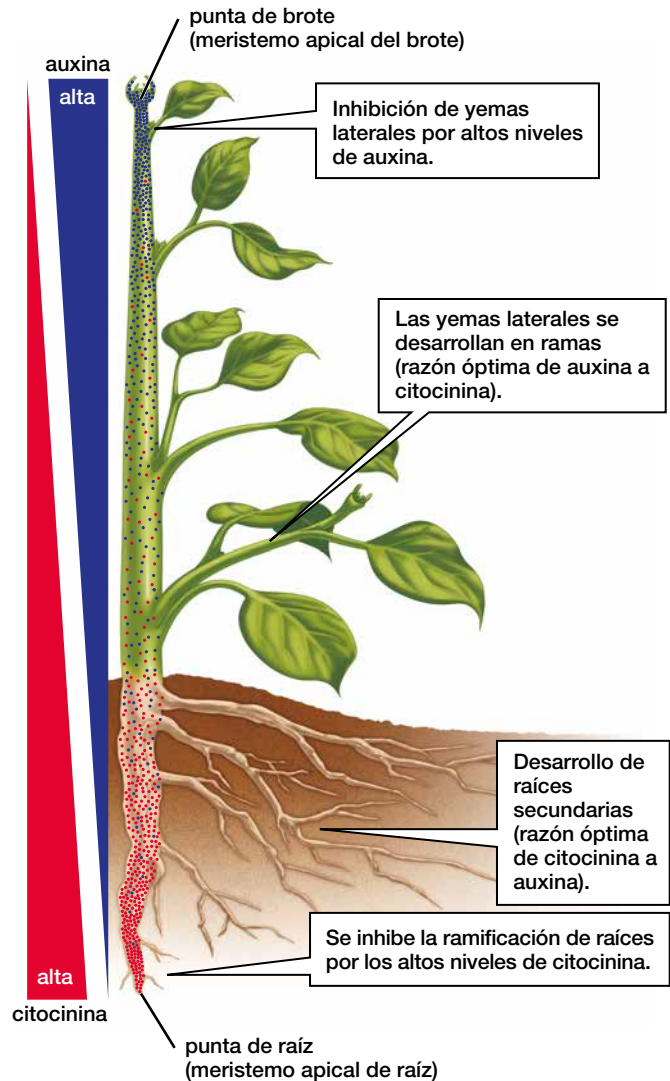
Las plantas enredaderas tienen tallos flexibles que dependen de los objetos cercanos para tener sostén conforme crecen hacia arriba en busca de luz solar. Las enredaderas muestran **tigmotropismo**, un movimiento direccional o cambio en crecimiento en respuesta al contacto. La mayoría de las plantas tigmotrópicas enrollan *zarcillos* especializados (hojas o tallos modificados) o todo el tallo alrededor de estructuras de sostén (**FIG. 46-6**). El enrollado ocurre cuando la elongación celular se inhibe en el lado del tallo en contacto con el objeto, mientras que la elongación continúa en el lado opuesto. Señales eléctricas en respuesta al contacto parecen estar involucradas en este comportamiento vegetal.

Auxina y citocinina controlan la ramificación del tallo y la raíz

El tamaño de los sistemas de raíz y de brote de las plantas debe equilibrarse de modo que conforme el brote crezca, las raíces también crezcan lo suficiente para proporcionar anclaje, agua y nutrientes adecuados para satisfacer las necesidades del tallo. La auxina producida por el meristemo apical del brote y la citocinina producida por el meristemo apical de la raíz promueven este equilibrio (**FIG. 46-7**).

La ramificación en los tallos es inhibida por la auxina y estimulada por la citocinina

La auxina producida en el meristemo apical del brote viaja por el tallo e inhibe las yemas laterales para que no se desarrollen en



▲ **FIGURA 46-7** El papel de la auxina y la citocinina en el desarrollo de brotes laterales. La auxina (azul) y la citocinina (rojo) controlan el brote de yemas laterales y el desarrollo y ramificación de raíces laterales. La auxina proveniente del meristemo apical del brote se mueve hacia abajo; la citocinina proveniente del meristemo apical de la raíz se mueve hacia arriba.

PENSAMIENTO CRÍTICO Si removieras el meristemo apical del brote de una planta y aplicaras auxina a la superficie cortada, ¿cómo esperarías que respondieran las yemas laterales? ¿Por qué?

ramas, un fenómeno llamado **dominancia apical** (**FIG. 46-8**, izquierda). Los niveles de auxina disminuyen con la distancia desde la punta del brote, de modo que las yemas laterales más bajas tienen más probabilidad de brotar y convertirse en ramas. Desprender la punta de una planta en crecimiento remueve el meristemo apical productor de auxina, lo que permite a las yemas laterales germinar y hacer que la planta se vuelva más tupida (**FIG. 46-8**, derecha).

La citocinina producida en el meristemo apical de la raíz estimula el desarrollo de yemas de tallo lateral en ramas del tallo. Puesto que las yemas inferiores reciben más citocinina y menos auxina, tienen más probabilidad de formar ramas que son yemas cerca del meristemo apical.



▲ **FIGURA 46-8 Dominancia apical** La planta vara de oro de la izquierda produjo un brote cuyo meristemo suprime ramas laterales. A la planta a la derecha se le cortó el meristemo apical, lo que permitió que las yemas laterales se desarrollaran en ramas.

La ramificación en raíces se estimula mediante auxina y se inhibe mediante citocinina

La auxina transportada desde el meristemo apical del brote estimula las células de periciclo radicular para dividirse y formar raíces secundarias. El polvo de auxina sintético también tiene este efecto; los jardineros pueden producir una nueva planta al sumergir en polvo de auxina el extremo cortado de un tallo, lo que estimula al tallo a desarrollar raíces. En contraste, la citocinina producida en el meristemo apical de la raíz inhibe la ramificación de la raíz. Las raíces más cercanas a la punta de la raíz reciben más citocinina y menos auxina, de modo que se suprime su ramificación. La ramificación de la raíz se estimula más cerca del brote, donde recibe más auxina y menos citocinina.

Las plantas usan diferentes pistas para cronometrar su floración

La temporización del florecimiento y la producción de semillas debe sintonizarse finalmente con el ambiente. En climas templados, las plantas deben florecer tan temprano como para que sus semillas maduren antes de las mortales heladas de finales de otoño. Dependiendo de la especie y cuán rápido se desarrollan sus semillas, las plantas pueden florecer en cualquier momento durante la época de crecimiento, de primavera a comienzos de otoño. Aunque la duración del

día es el único indicador preciso y consistente del cambio estacional, ciertas plantas dependen de otras señales. Algunas, incluyendo maíz, rosas, jitomates y pepinos, dependen de claves como la temperatura y la disponibilidad de agua; éstas se describen como **mesohémeras** (o plantas neutrales al día). Algunas mesohémeras florecen cuando han alcanzado la etapa de desarrollo adecuado después de la germinación. En climas templados, las mesohémeras que viven más de un año con frecuencia requieren las temperaturas frías del invierno para intervenir entre un ciclo de floración y el siguiente. Muchas plantas tropicales (los mangos, por ejemplo) son mesohémeras; el clima tropical sostiene la reproducción todo el año, y la duración del día permanece casi constante.

El inicio de la floración en muchas plantas templadas, descritas como plantas de día largo o día corto, es estimulado por cambios estacionales consistentes en la duración del día. Después de que se nombraron, experimentos demostraron que estas plantas en realidad responden a la duración de la oscuridad ininterrumpida. Las **plantas de día largo** (plantas de noche corta), incluidos lirios, lechuga, espinaca y malvarrosa, florecen sólo cuando la oscuridad ininterrumpida es más corta que una duración específica de tiempo, que varía con la especie de planta. Las **plantas de día corto** (plantas de noche larga), como bardanas, crisantemos, asteráceas, patatas y varas de oro, florecen cuando la oscuridad ininterrumpida supera la duración específica de la especie (**FIG. 46-9**). Por ejemplo, la bardana, una planta de día corto, florece sólo si la oscuridad ininterrumpida dura más de 8.5 horas, mientras que la espinaca, una planta de día largo, florece sólo si la oscuridad ininterrumpida dura 10 horas o menos;

	día corto (noche larga)	día largo (noche corta)	noche interrumpida (noche corta)
	noche	día	
planta de día largo (lirio)			
planta de día corto (crisantemo)			
planta mesohémera (rosa)			

▲ **FIGURA 46-9** Los efectos de la duración de la oscuridad ininterrumpida sobre la floración

ambas florecerán con noches de nueve horas. ¿Cómo estas plantas perciben la duración de la oscuridad continua y por ende responden a los cambios estacionales en la duración del día?

Fotopigmentos llamados fitocromos controlan las respuestas a la duración del día

Los organismos detectan la luz usando moléculas llamadas fotopigmentos, proteínas ligadas a moléculas de pigmento que absorben luz con longitudes de onda específicas. La energía luminosa hace que el fotopigmento altere su configuración química, lo que inicia una serie de cambios bioquímicos que producen una respuesta en el organismo. Los ojos de los animales contienen fotopigmentos que permiten la visión, mientras que los cuerpos de las plantas contienen varios fotopigmentos que capturan la luz. Algunos permiten la fotosíntesis y los fototropismos, y otros, llamados **fitocromos** (literalmente “colores de planta”), detectan la duración del día.

Las plantas miden la duración de la oscuridad usando un **reloj biológico** interno que depende de complejas reacciones bioquímicas. Si una planta en la oscuridad se expone a luz con longitudes de onda específicas, sus moléculas fitocromos “restablecerán” el reloj, algo como detener y restablecer un cronómetro. En consecuencia, si una noche de ocho horas se interrumpe después de cuatro horas con algunos minutos de luz, la planta responderá sólo a las cuatro horas de oscuridad ininterrumpida que ocurren después del intervalo de luz.

¿Cómo funciona esto? Un fitocromo se presenta en dos formas similares, P_r y P_{fr} , que se convierten de uno al otro mediante luz con longitudes de onda específicas: roja y roja lejana. Ambas longitudes de onda están presentes en la luz solar. El fitocromo en la forma P_r absorbe luz roja (r ; una longitud de onda de alrededor de 660 nm), que la convierte en P_{fr} . La forma P_{fr} absorbe luz roja lejana (fr ; 730 nm), que la convierte a P_r . El P_r es inactivo y permanece estable a menos que se exponga a luz roja. El P_{fr} es la forma activa de fitocromo que dispara respuestas a la luz, como el florecimiento. Sin embargo, es inestable, de modo que durante un periodo de horas en la oscuridad, P_{fr} invierte de manera espontánea de vuelta a P_r (TABLA 46-2).

TABLA 46-2 Luz y actividad de fitocromo

absorbe luz roja y la convierte a P_{fr}

absorbe luz roja lejana y la convierte a P_r

conversión en luz de día

conversión gradual en oscuridad

Luz de día: tanto P_r como P_{fr} están presentes, de modo que P_{fr} produce respuesta.

P_r (inactivo)

P_{fr} (activo)

P_{fr} estimula o inhibe una respuesta

Luz	Fitocromo resultante	Actividad
Roja	P_{fr}	Activo
Roja lejana	P_r	Inactivo
Blanca (luz solar)	$P_r + P_{fr}$	Activo
Oscuridad prolongada	P_r	Inactivo

Diferentes tipos de plantas responden en distintas formas a P_{fr} . Por ejemplo, P_{fr} estimula el florecimiento en las plantas de día largo, pero inhibe el florecimiento en las plantas de día corto. En la bardana de día corto, interrumpir un periodo de oscuridad de nueve horas sólo con un minuto o dos de luz roja o blanca (que incluye longitudes de onda roja) evita el florecimiento al convertir P_r a P_{fr} .

Los fitocromos influyen muchas respuestas de las plantas

La luz es vida para las plantas, que usan fotosíntesis para atrapar y almacenar energía luminosa como energía química, de modo que no es de sorprender que los fitocromos que responden a la luz influyan muchos aspectos del desarrollo de las plantas. Además del florecimiento, los fitocromos ayudan a controlar la germinación de semillas, el alargamiento de los brotes conforme emergen bajo el suelo, la expansión de hojas recientemente desarrolladas, el desarrollo de cloroplastos, y la elongación del tallo que ayuda a las plantas de sombra a alcanzar la luz solar.

El florigeno estimula el florecimiento en respuesta a señales luminosas

En experimentos que comenzaron en la década de 1930, fisiólogos de plantas descubrieron que el florecimiento en las plantas de día largo o de día corto puede inducirse al exponer sólo una hoja al horario adecuado de luz y oscuridad, incluso si el meristemo apical que produce la flor no recibe luz. Dichos experimentos apoyaron la hipótesis de que un factor desconocido debe producirse en las hojas y transportarse al meristemo apical, donde promueve el florecimiento. Esta hipotética hormona de florecimiento se denominó “florigeno” (derivado de *flor* y *gen*, “producir”). Pero la molécula de florigeno en sí no se identificó sino hasta 2007, cuando investigadores descubrieron un gen llamado *FT*, que está activo en hojas mas no en el meristemo apical. *FT* codifica una proteína que se transporta desde las hojas a través del floema hacia el meristemo apical. La ruta se verificó en varias especies de plantas diferentes, incluidas monocotiledóneas y dicotiledóneas, y la proteína *FT* se confirmó finalmente como el elusivo florigeno.

Dado que las plantas miden los ciclos luz-oscuridad usando fitocromos y producen florigeno en respuesta a estos ciclos, esto ofrece fuerte evidencia de que los fitocromos controlan la expresión del gen *FT* que codifica la síntesis de florigeno. Ahora los científicos trabajan para revelar los complejos mecanismos mediante los cuales ocurre esto.

Las hormonas coordinan el desarrollo y la maduración de frutos y semillas

La maduración de semillas está coordinada en forma estrecha con la maduración de los frutos porque la mayoría de las semillas se dispersan en frutos. La maduración está influida por las hormonas auxina, giberelina y (con frecuencia) etileno. Los frutos que evolucionaron para atraer animales dispersores de semillas con frecuencia son verdes, duros, amargos y en ocasiones venenosos cuando no están maduros y las semillas son inmaduras.

La auxina promueve el crecimiento del ovario de la planta, lo que hace que almacene materiales alimenticios y se desarrolle en un fruto maduro. La auxina sintética en ocasiones se rocía sobre frutos cultivados para aumentar su tamaño y dulzor



▲ **FIGURA 46-10 Usos comerciales de las hormonas vegetales** Las uvas de la izquierda fueron rociadas con giberelina, lo que produjo cúmulos sueltos de uvas más grandes. Las de la derecha se desarrollaron de manera natural y formaron uvas más pequeñas en cúmulos más apretados.

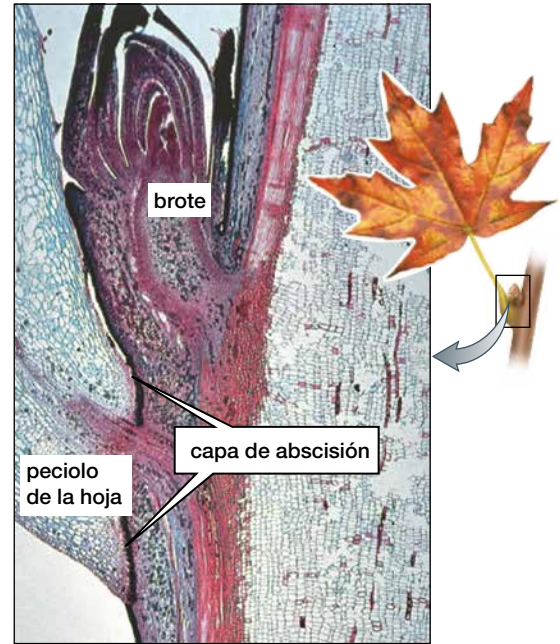
PENSAMIENTO CRÍTICO Los biotecnólogos agrícolas desarrollaron plantas de jitomate modificado genéticamente en las cuales la producción de etileno está bloqueada. ¿Por qué dicha planta podría ser valiosa para los productores de jitomate?

y también para evitar que el fruto caiga de manera prematura. La giberelina, que también contribuye al crecimiento de frutos, se aplica comercialmente a las uvas, que como resultado crecen más grandes y forman cúmulos más sueltos (**FIG. 46-10**).

Los efectos del etileno sobre la maduración difieren entre distintos frutos. Algunos no requieren etileno para madurar, incluidas fresas, uvas, cerezas y los frutos cítricos. En otros frutos como plátanos, manzanas, duraznos, peras, aguacates, jitomates y sandías, la maduración está acompañada por una explosión de producción de etileno. En los frutos amarillos, anaranjados o rojos, el etileno produce la descomposición de la clorofila, lo que revela los carotenoides amarillos y anaranjados, mientras que el pigmento rojo está recién sintetizado. Los almidones se convierten en azúcares y la acidez declina, lo que endulza el fruto. La pectina, un constituyente de las paredes celulares, se descompone, lo que hace al fruto más blando. Estas características atraen a los animales (**FIG. 46-11**), así como atraen a las personas que recorren la sección de vegetales en el supermercado.



▲ **FIGURA 46-11 Los frutos maduros se vuelven atractivos para los animales dispersores de semillas** Una tortuga del desierto es atraída hacia el fruto maduro y sabroso de un cactus.



▲ **FIGURA 46-12 La capa de abscisión** Esta micrografía de luz de la base de una hoja de arce muestra con claridad la capa oscura de la abscisión. Un brote lateral es visible por encima del peciolo de la hoja de senescencia.

El descubrimiento del papel del etileno en la maduración revolucionó el mercado moderno de frutos. Los plátanos producidos en Centroamérica pueden cosecharse verdes y duros, luego embarcarse a los mercados estadounidenses, donde se maduran con etileno. Los jitomates verdes, que soportan el transporte mejor que los maduros, también pueden madurarse en almacenes centrales usando etileno. Pero después de comprar los frutos maduros, se quiere detener la maduración, de modo que los plátanos no se vuelvan negros y los jitomates blandos cuando se los almacena. Ahora están disponibles bolsas especiales para vegetales que absorben el etileno liberado del fruto, lo que ayuda a mantenerlos frescos.

La descomposición de pectina en respuesta al etileno no sólo ablanda el fruto, sino que también permite al fruto maduro caer de la planta al debilitar una capa de células, llamada **capa de abscisión**, ubicada donde el peciolo del fruto (o la hoja) se une al tallo (**FIG. 46-12**). Al soltar su fruto, la planta progenitora completa su ciclo reproductivo. Las plantas anuales mueren poco después, mientras que las perennes en los climas templados se preparan para el invierno venidero.

Senescencia y latencia preparan a la planta para el invierno

En otoño, bajo la influencia del acortamiento de los días y la caída de temperaturas, las plantas experimentan **senescencia**, una serie de eventos programados genéticamente en la cual mueren ciertas partes de la planta (como las hojas). La producción de etileno aumenta, y la producción de auxina y citocinina (que demora la senescencia) declina. Durante la senescencia el almidón y la clorofila en la hoja se descomponen en moléculas más simples que se transportan hacia el tallo y las raíces para almacenamiento en invierno.

Aunque muchas hormonas influyen la senescencia, el etileno es en particular importante. Como en los frutos en maduración, el etileno promueve la descomposición de clorofila y dispara la producción de enzimas que debilitan la capa de abscisión, ubicada donde el peciolo de la hoja se une al tallo, lo que permite a la hoja caer (véase la Fig. 46-12). La senescencia también puede ocurrir en respuesta a estreses ambientales que generan un rápido aumento en la producción de etileno. Esto ocurre si las hojas están infectadas por microorganismos o están expuestas a extremos de temperatura o sequía, como puedes observar si olvidas regar tus plantas caseras.

En el otoño, las yemas nuevas se envuelven firme y latente en lugar de convertirse en hojas o ramas. La latencia en yemas, como en las semillas, se mantiene mediante ácido abscísico. El metabolismo de la planta se lentifica, y entra a su largo sueño invernal, en espera de señales de calor, humedad y días primaverales más largos antes de despertar una vez más.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar los papeles de las hormonas vegetales en la latencia de las semillas, la germinación de semillas y el crecimiento direccional de la raíz y el brote emergentes?
- explicar el tigmotropismo?
- describir cómo las plantas equilibran el crecimiento de raíces y brotes?
- explicar cómo algunas plantas perciben y responden a la luz y la oscuridad?
- explicar cómo las hormonas coordinan la maduración de semillas y frutos y controlan la maduración de frutos?
- describir cómo las hormonas controlan la senescencia?

46.3 ¿CÓMO SE COMUNICAN, DEFIENDEN Y CAPTURAN PRESAS LAS PLANTAS?

Las plantas con flores han coevolucionado con animales y microorganismos durante más de 100 millones de años. Además de comunicarse con sus insectos polinizadores (véase el Capítulo 45), las plantas han coevolucionado sorprendentes comportamientos complejos bajo presiones selectivas impuestas por parasitismo, depredación y nutrientes limitados.

ESTUDIO DE CASO CONTINUACIÓN

Plantas depredadoras

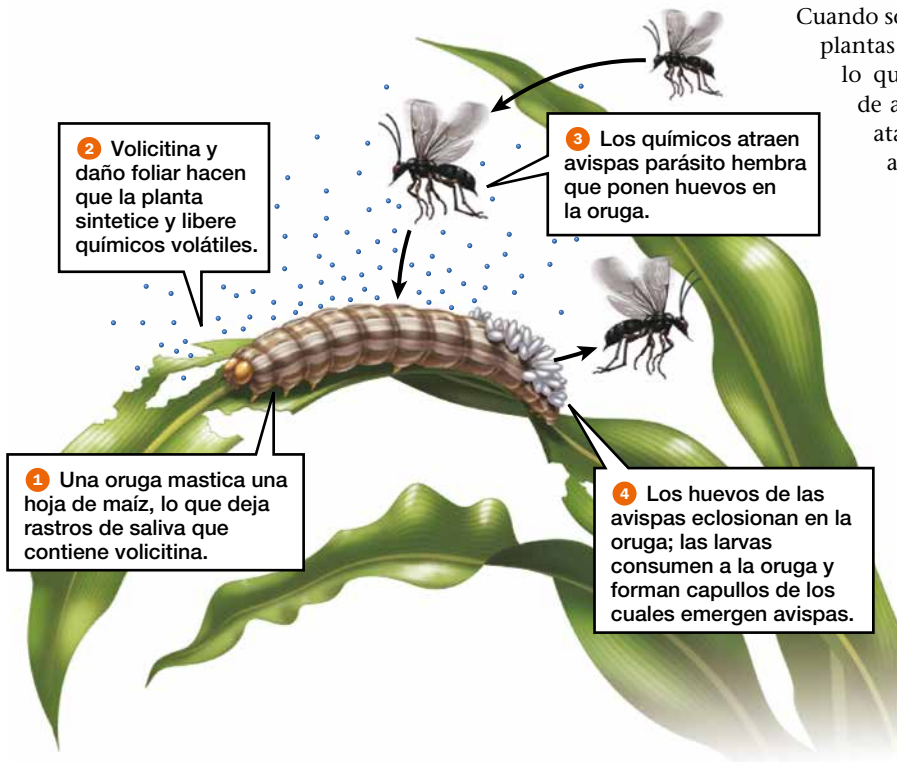
Aunque los insectos son los principales depredadores de las plantas, las plantas carnívoras dan la vuelta a la tortilla, y seducen a los insectos con secreciones azucaradas y brillantes colores. Los científicos han descubierto que el color rojo, como el que se encuentra en las caras internas de la Venus atrapamoscas, aumentan el atractivo de ciertas plantas carnívoras para los insectos. Las droseras (gota de rocío) atraen a sus insectos presa usando pelos rojos y un aroma atractivo.

Muy pocas plantas “comen” insectos como la Venus atrapamoscas y las droseras. ¿La mayoría de las plantas, en vez de ello, deben soportar de manera estoica y permitir ser masticadas por los insectos o ser invadidas por patógenos, o pueden defenderse?

Las plantas pueden llamar a insectos “guardaespalda” cuando son atacadas

Cuando son masticadas por insectos hambrientos, muchas plantas liberan químicos volátiles al aire, lo que produce lo que podría considerarse como un grito químico de ayuda. Por ejemplo, las plantas de haba que son atacadas por ácaros araña liberan un químico que atrae un ácaro carnívoro que depreda a los ácaros araña. Las hojas de maíz atacadas por orugas también liberan una señal química de alarma (FIG. 46-13). La señal de alarma del maíz es estimulada por un compuesto llamado volicitina en la saliva de la oruga; el daño por otras causas (como granizo) no estimulará esta respuesta. La señal de alarma atrae avispas hembra parásitas que ponen sus huevos en el cuerpo de la oruga. Al eclosionar, las larvas de avispa consumen a la oruga desde el interior, luego forman capullos de los cuales emergen avispas adultas.

Las plantas de tabaco silvestre masticadas por gusanos de cuerno (orugas de la polilla halcón) responden mediante la liberación de químicos que difieren dependiendo del momento del ataque. Durante el día, cuando las avispas parásitas están activas y buscan orugas de gusano de cuerno, las plantas de tabaco producen químicos que atraen a las avispas.



▲ FIGURA 46-13 Un grito químico de ayuda

Durante la noche, cuando las polillas halcón adultas están activas, las plantas de tabaco liberan químicos que disuaden a las polillas de poner huevos sobre la planta.

Las plantas atacadas pueden defenderse por sí mismas

El daño foliar de los insectos hace que muchas plantas produzcan una molécula señalizadora que viaja a través del cuerpo de la planta, donde estimula respuestas que hacen a la planta más desagradable, difícil de comer o tóxica. Por ejemplo, cuando las hojas de tabaco son dañadas, producen más nicotina (un veneno que se usa comercialmente como insecticida). Las plantas de rábano atacadas por orugas producen un químico que da sabor amargo y produce más pelos espinosos sobre sus hojas. Las semillas de estas plantas dañadas producen plántulas con más amargor y espinas, lo que indica que los progenitores dañados incorporaron una señal química en sus semillas que produce la activación de genes específicos, lo que dispara el desarrollo de defensas en sus descendientes.

Las plantas también tienen un sistema inmunitario muy efectivo. Producen ácido salicílico (aspirina) como hormona, y uno de sus muchos papeles es ayudar a las plantas a defenderse ellas mismas. La producción de ácido salicílico aumenta en respuesta al ataque de microorganismos infecciosos. Entonces estimula el cierre de plasmodesmos (canales que interconectan células) y esto, lo que limita la capacidad del patógeno para entrar y dispersarse dentro de la planta. El ácido salicílico también activa genes codificadores de proteínas en rutas metabólicas que ayudan a las plantas a resistir su infección actual y también futuras infecciones.

Las plantas heridas advierten a sus vecinos

Si las plantas bajo acoso pueden pedir ayuda, ¿las plantas vecinas también reciben el mensaje? Cada vez se acumula más evidencia de que las plantas sanas perciben los químicos liberados por los miembros cercanos de su especie que son infectadas por microbios como los virus. Las plantas de tabaco infectadas con un virus producen grandes cantidades de ácido salicílico, lo que ayuda a aumentar sus respuestas inmunitarias. Parte del ácido salicílico producido por las plantas infectadas se convierte en salicilato de

¿TE HAS PREGUNTADO...

Hipócrates, médico griego nacido en 460 a.C., describió un polvo hecho con la

corteza y las hojas de sauce que aliviaba el dolor de cabeza, el malestar general y la fiebre. Los nativos americanos descubrieron de manera independiente el poder analgésico de la corteza de sauce, que masticaban o convertían en té. A comienzos del siglo XIX, investigadores aislaron el compuesto activo, ácido salicílico, lo que permitió a los químicos sintetizar la aspirina (ácido acetilsalicílico), comercializada por primera vez por la compañía Bayer en 1899. El ácido salicílico, una hormona vegetal, alivia el dolor en las personas al inhibir una enzima involucrada en la síntesis de prostaglandinas (sustancias parecidas a hormonas que sensibilizan las terminaciones nerviosas al dolor). En la actualidad, esta molécula, “inventada” por plantas para protegerse ellas mismas del ataque de los herbívoros, es uno de los medicamentos humanos más consumidos en el mundo. Como un investigador observó: “las plantas no pueden huir y no pueden hacer ruido. Pero son químicas maravillosas”.

cómo aliviaban el dolor las personas antes de inventarse la aspirina?

metilo (aceite de gaulteria), un compuesto muy volátil. El salicilato de metilo transportado por el aire que liberan las plantas infectadas activa un gen en las plantas vecinas sanas que las ayuda a resistir el virus. La comunicación entre plantas también puede cruzar las líneas de la especie. Las plantas de tabaco silvestres expuestas a hojas dañadas de artemisa producen defensas más rápidas y más fuertes que las plantas de tabaco no expuestas cuando son atacadas por el gusano de cuerno del tabaco.

Las plantas sensibles reaccionan al tacto

Si tocas una planta sensible como la *Mimosa* (FIG. 46-14), las hileras de hojas a lo largo de cada lado del peciolo de inmediato se pliegan y el peciolo desfallece. Nadie está seguro de por qué



(a) Antes de tocar las hojas



(b) Después de tocar las hojas

▲ **FIGURA 46-14 Una respuesta rápida al tacto** (a) Una hoja de la planta sensible (*Mimosa*) consta de un arreglo de hojas que salen de un peciolo central, que está unido al tallo principal mediante un peciolo corto. (b) El contacto hace que las hojas se plieguen juntas.

evolucionó la respuesta, pero los botánicos hipotetizan que este movimiento rápido puede sorprender y desalentar a los insectos comedores de hojas. Se estimula por medio de señales eléctricas en *células motoras* en la base de cada hoja y donde el peciolo se une al tallo. La señal permite que iones de potasio, en general mantenidos en una alta concentración interna, se difundan con rapidez fuera de las células motoras. Conforme el agua sigue por ósmosis, las células motoras se encogen rápidamente, lo que junta las hojas y produce el desfallecimiento de los peciolos.

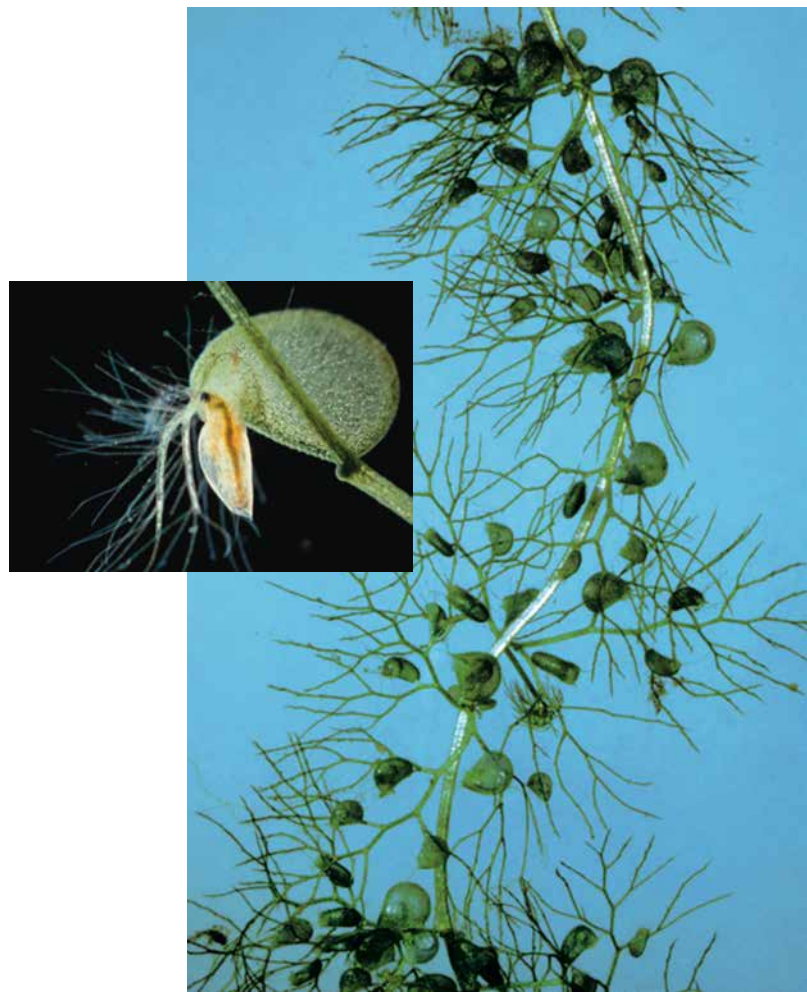
Las droseras y las plantas del género *Utricularia*, carnívoras ambas, responden con rapidez ante las presas

En los pantanos deficientes en nitrógeno, donde se encuentra la Venus atrapamoscas del estudio de caso, otras plantas también han evolucionado para complementar sus dietas con insectos. Por ejemplo, la drosera se llama así por las dulces gotas pegajosas, que parecen gotas de rocío a la luz solar, secretadas de las puntas de pelos que se proyectan desde sus hojas redondeadas. Éstas atraen insectos que pronto se descubren luchando con desesperación en una masa pegajosa (**FIG. 46-15**). Las vibraciones de la paliza del insecto por escapar producen una corriente eléctrica en los pelos, que los estimula a enroscarse alrededor del insecto. La lucha también estimula a la drosera para secretar un cóctel de enzimas digestivas en la sustancia viscosa que envuelve al insecto, donde rápidamente descompone el cuerpo de la presa.

Bajo el agua del pantano, una planta *Utricularia* cuelga cientos de cámaras llenas con agua. Cada una está sellada con una trampa hermética cuyo borde inferior está listado con cerdas. Una mosca marina (pariente de los camarones, pero rara vez visible para las personas) choca con una vejiga, y en una sexagésima de segundo es succionada a la cámara (**FIG. 46-16**). ¿Cómo? Las células que recubren la vejiga transportan iones de manera activa fuera del agua de la vejiga y hacia el estanque. El agua sigue los iones fuera de la vejiga por ósmosis, lo que reduce la presión interior. Esto hace que las paredes de la vejiga se retraigan hacia adentro bajo tensión, lo que activa la trampa. Si un pequeño organismo acuático choca con las cerdas que rodean la trampa, esto



▲ **FIGURA 46-15** Una drosera con su insecto presa La hoja de esta drosera usa pelos dulces, rojos y pegajosos para atraer y capturar un insecto crisopa.



▲ **FIGURA 46-16** La planta *Utricularia* atrapa pequeños organismos acuáticos Las *Utricularia* están tachonadas con vejigas que capturan presas. (Inserto) Una *Daphnia* ("mosca acuática") disparó la rápida expansión de esta vejiga. Un organismo más pequeño habría sido succionado al interior, donde se digeriría. Pero esta vejiga ha mordido más de lo que podía masticar, y la *Daphnia* está atorada en su trampa.

empuja la puerta hacia adentro y rompe el sello que la rodea. En una fracción de segundo, las paredes de la vejiga saltan hacia afuera hacia su posición de reposo, lo que de manera súbita aumenta el volumen de la vejiga y succiona a la presa. Las enzimas secretadas en la cámara gradualmente digieren al organismo, lo que libera nutrientes (en particular compuestos nitrogenados) que absorbe la planta.

COMPRUEBA TU APRENDIZAJE

¿Puedes...

- explicar cómo las plantas que son atacadas por depredadores y parásitos se defienden a sí mismas y advierten a las plantas vecinas?
- describir por qué y cómo las plantas sensibles, droseras y *Utricularias* producen sus rápidos movimientos?

ESTUDIO DE CASO OTRO VISTAZO

Plantas depredadoras

La captura de presas por parte de la Venus atrapamoscas es un proceso sorprendente. Primero, la atrapamoscas debe determinar si el objeto que invade su hoja está vivo, de modo que no desperdicia energía cerrándose sobre un trozo de desecho. Tres de cinco pequeños pelos disparadores en cada cara interior de la hoja (véase la fotografía de apertura del capítulo) detectan el movimiento conforme el insecto busca néctar. La hoja sólo se cerrará si el insecto choca con los pelos más de una vez en 30 segundos, lo que dispara un potencial de acción, ¡literalmente una respuesta que “se activa con facilidad”!

Pero, ¿cómo las hojas se cierran con suficiente rapidez para atrapar a la mosca? La trampa permanece abierta cuando cada mitad de la hoja mantiene un gradiente de solutos entre sus capas celulares interior y exterior, lo que hace que asuma una forma ligeramente convexa. El potencial de acción disparado por un insecto atrapado abre acuaporinas (canales de agua) que permiten que el agua se mueva rápidamente por ósmosis desde la capa interior hacia la capa exterior, lo que hace que la hoja se cierre en una forma cóncava que envuelve al insecto. Pero una pequeña brecha permanece entre las dos mitades de la hoja. Los investigadores hipotetizan que esto permite el escape de los insectos muy pequeños, pero encierra a los grandes que valen la pena, el tiempo y la energía para digerirlos (FIG. 46-17). Más



▲ FIGURA 46-17 ¡Éxito!

lucha de la presa atrapada hace que las hojas se sellen con más firmeza. Las superficies interiores de la hoja secretan entonces enzimas digestivas, y durante la siguiente semana, más o menos, este estómago temporal digiere al insecto y la planta se da un festín con los nutrientes liberados.

En 1875, Charles Darwin describió a la Venus atrapamoscas como “una de las plantas más maravillosas del mundo”, y en 2005 Carolina del Norte designó a la Venus atrapamoscas como la planta carnívora oficial del estado. Por desgracia, estas plantas son raras, y sólo crecen silvestres en ciertos humedales de Carolina del Norte y del Sur. Cazadores furtivos, con frecuencia vestidos con ropa de camuflaje, las sacan de tierras privadas y de reservas protegidas para venderlas de manera ilegal. El desarrollo también amenaza a estos carnívoros indefensos; casi 70% de su hábitat original ahora se ha transformado en campos de golf, estacionamientos y expansiones suburbanas.

PENSAMIENTO CRÍTICO Muchos humedales en Estados Unidos están amenazados por correntía desde granjas cercanas, que pueden estar enormemente fertilizadas o ricas en desechos animales. Las plantas carnívoras prosperan en pantanos en parte porque otras especies que no pueden conseguir alimento rico en nitrógeno no pueden competir con ellas. Explica por qué la correntía desde granjas plantea una amenaza a las plantas carnívoras en los humedales cercanos.

REPASO DEL CAPÍTULO

En la sección de Respuestas al final del libro encontrarás las respuestas a las preguntas de Pensamiento crítico, Evalúa lo siguiente, Opción múltiple y Llena los espacios.

Resumen de conceptos clave

46.1 ¿Cuáles son algunas hormonas vegetales importantes?

Las plantas evolucionaron la capacidad para percibir y reaccionar a los estímulos ambientales, incluidos contacto, gravedad, humedad, luz y duración del día. Las hormonas vegetales secretadas en respuesta a los cambios en el ambiente, influyen cada etapa del ciclo vital de la planta. Seis tipos principales de hormonas vegetales que son importantes en el ciclo vital de las plantas con flores son auxinas, giberelinas, citocininas, etileno, ácido abscísico y florígenos (véase la Tabla 46-1).

46.2 ¿Cómo las hormonas regulan los ciclos vitales de las plantas?

Las hormonas regulan el crecimiento y el desarrollo de la planta en respuesta a estímulos ambientales. La latencia en las semillas se refuerza con el ácido abscísico. Los niveles decrecientes de ácido abscísico y los niveles crecientes de giberelina disparan la germinación. Conforme crece la plántula, la auxina estimula el fototropismo positivo y el gravitropismo negativo en el brote y el fototropismo negativo y el

gravitropismo positivo en la raíz. Estatolitos ayudan a las células del brote y la punta de la raíz a detectar la gravedad e influyen la acumulación de auxina hacia el tirón de la gravedad. La giberelina estimula la elongación del tallo. El etileno lentifica la elongación y promueve en engrosamiento tanto de raíces como de brotes conforme la planta empuja a través del suelo.

La ramificación en tallos y raíces está controlada por auxina y citocinina, que mantienen estos dos sistemas en equilibrio. La auxina, sintetizada en el meristemo apical del brote, inhibe la ramificación del tallo pero estimula la ramificación de la raíz. La citocinina, sintetizada en el meristemo apical de la raíz, inhibe la ramificación de la raíz, pero estimula la ramificación del tallo.

Las plantas detectan la duración del día usando fotopigmentos llamados fitocromos, que responden a luz con longitudes de onda específicas al realizar la transición entre formas activa (P_{fr}) e inactiva (P_r). El fitocromo activo está involucrado en el florecimiento de las plantas de día largo y día corto, la germinación de semillas, la elongación de brote, la expansión de hojas y la síntesis de cloroplastos. En respuesta a la duración de día adecuada y bajo el control de fitocromos, la hormona de florecimiento florígeno se produce en las hojas de las plantas y viaja hacia la yema floral en el meristemo apical, donde inicia el florecimiento.

El crecimiento y desarrollo de frutos está influenciado por auxina y giberelina, y, en algunos frutos, el etileno dispara la maduración. Durante la senescencia, frutos y hojas caen en respuesta al etileno, que debilita sus capas de abscisión. Las yemas entran en latencia como resultado de altas concentraciones de ácido abscísico.

46.3 ¿Cómo se comunican, defienden y capturan presas las plantas?

Algunas plantas bajo ataque de insectos liberan químicos volátiles que atraen a otros insectos que depredan o parasitan los depredadores de la planta. Las plantas dañadas usan señales químicas internas para reforzar sus propias defensas y, en ocasiones, producir descendencia con defensas mejoradas. Los químicos liberados por plantas lesionadas o infectadas también pueden estimular defensas en las plantas vecinas.

Las hojas de las plantas sensibles se pliegan cuando sensores de tacto en las hojas generan señales eléctricas que hacen que células especializadas pierdan agua rápidamente. La drosera atrapa y digiere insectos en gotitas pegajosas sobre pelos que se proyectan. Las *Utricularia* acuáticas generan tensión dentro de sus vejigas. La tensión se libera cuando una vejiga es tocada por la presa, lo que expande la vejiga y succiona agua y presa.

Términos clave

ácido abscísico 885	gravitropismo 887
auxina 884	hormona vegetal 884
capa de abscisión 893	latencia 885
citocinina 885	mesohémera 891
dominancia apical 890	planta de día corto 891
etileno 885	planta de día largo 891
fitocromo 892	reloj biológico 892
florigeno 885	senescencia 893
fototropismo 888	tigmotropismo 890
giberelina 884	tropismo 887

Razonamiento de conceptos

Opción múltiple

- Las plantas de día corto
 - florece en respuesta a duración máxima de luz ininterrumpida.
 - florece en respuesta a duración mínima de oscuridad ininterrumpida.
 - es probable que sean comunes en los trópicos.
 - son estimuladas por P_{fr} para florecer.
- ¿Cuál de los siguientes enunciados es verdadero?
 - El etileno estimula la formación de capas de abscisión.
 - El ácido abscísico produce la formación de capas de abscisión.
 - En ocasiones, el etileno se rocía sobre las flores para mantenerlas frescas.
 - El ácido abscísico estimula la germinación de semillas.
- Los tropismos
 - son causados sobre todo por división celular.
 - permiten que las *Utricularia* capturen moscas acuáticas.
 - siempre producen el doblamiento hacia un estímulo.
 - son causados principalmente por elongación celular desigual.
- Los fitocromos
 - responden principalmente a luz ultravioleta.
 - existen en dos formas estables diferentes.
 - tienen los mismos efectos en todas las plantas con flores.
 - tienen una forma activa llamada P_{fr} .
- ¿Cuál de los siguientes enunciados es falso?
 - El tigmotropismo es una respuesta directa al contacto.

- La auxina del meristemo apical inhibe la ramificación de tallos.
- La giberelina estimula la elongación de los internodos de tallo.
- La citocinina estimula la ramificación de raíces.

Llena los espacios

- La auxina producida por el meristemo apical del brote _____ la germinación de ramas laterales; este fenómeno se llama _____. En las raíces, la auxina _____ el desarrollo de raíces secundarias.
- La hormona _____ la descubrieron investigadores que estudiaban la enfermedad bakanae en el arroz. Durante la elongación del tallo, esta hormona estimula tanto _____ celular como _____ celular.
- La hormona _____ es un gas. Durante la senescencia, esta hormona estimula la formación de _____, que permite la caída de hojas muertas y frutos maduros.
- El principal sitio de síntesis de citocinina es _____. La citocinina _____ la germinación de ramas de raíz laterales, y _____ ramificación de _____.
- La hormona _____ hace que los estomas se cierren cuando el agua es escasa. También mantiene _____ en las semillas durante condiciones ambientales desfavorables.

Preguntas de repaso

- Compara el fototropismo y el gravitropismo en raíces y brotes. ¿Cómo se perciben los dos estímulos? ¿Cómo difieren estas respuestas en cada parte de la planta?
- ¿Qué es dominancia apical? ¿Cómo interactúan auxina y citocinina para determinar el crecimiento de yemas laterales?
- ¿Qué es un fitocromo? ¿Cómo las dos formas de fitocromo ayudan a controlar el ciclo vital de la planta?
- ¿Cuáles hormonas provocan el desarrollo de frutos? ¿Cuál hormona produce la maduración en los plátanos?
- ¿Qué es senescencia? Describe algunos cambios que acompañen la senescencia de las hojas en el otoño. ¿Cuál hormona provoca abscisión?
- ¿Cuál es un uso agrícola importante de la giberelina? ¿Del etileno?
- Describe un ejemplo de un mecanismo de defensa química de una planta.
- Describe cómo una planta sensible cierra sus hojas. ¿Por qué pudo haber evolucionado este comportamiento?

Aplicación de conceptos

- Un estudiante que reporta un proyecto dice que una de sus semillas no creció de manera adecuada porque se plantó de cabeza, de modo que se confundió e intentó crecer hacia abajo. ¿El profesor debe aceptar esta explicación? ¿Por qué sí o por qué no?
- Cerca del ecuador, ¿esperarías predominio de plantas de día largo, de día corto o mesohémeras? Explica.

APÉNDICE I VOCABULARIO BIOLÓGICO:

RAÍCES, PREFIJOS Y SUFIJOS COMUNES

La biología cuenta con un amplio vocabulario que con frecuencia se basa en términos griegos y latinos, más que en palabras de algún otro idioma. En lugar de memorizar cada palabra como si perteneciera a un nuevo idioma extranjero, puedes deducir el significado de muchos términos nuevos si aprendes un número mucho más pequeño de raíces, prefijos y sufijos de palabras. Se proporcionan los significados comunes en biología en lugar de las traducciones literales del griego o el latín. Para cada entrada de la lista se proporciona la siguiente información: significado, parte de la palabra (prefijo, sufijo o raíz), ejemplo de su uso en biología.

a-, an-: sin, falta de (prefijo); *abiótico*, sin vida.

acro-: superior, más alto (prefijo); *acrosoma*, vesícula de enzimas situada en la punta de un espermatozoide.

acu-, acua-: agua (prefijo o raíz); *acuífero*, fuente de agua subterránea, por lo general roca saturada con agua.

ad-: a (prefijo); *adhesión*, propiedad de pegarse a algo.

alo-: otro (prefijo); *alopátrico* (literalmente, “diferente patria”), restringido a regiones diferentes.

andro-: hombre, macho (raíz); *andrógeno*, hormona masculina, como la testosterona.

anfi-: ambos, doble, dos (prefijo); *anfíbio*, clase de vertebrados que por lo general tienen dos etapas de vida (acuática y terrestre; por ejemplo, un renacuajo y una rana adulta).

ant-, anti-: contrario (prefijo); *antibiótico* (literalmente “contra la vida”), sustancia que mata bacterias.

antero-: frente (prefijo o raíz); *anterior*, hacia el frente de algo.

apic-: superior, más alto (prefijo); *meristemo apical*, agrupamiento de células en división en la punta de un brote o raíz de una planta.

artro-: articulación (prefijo); *artrópodo*, animales como arañas, cangrejos e insectos, con exoesqueletos que incluyen patas articuladas.

-asa: enzima (sufijo); *proteasa*, enzima que digiere proteínas.

auto-: propio (prefijo); *autótrofo*, que se alimenta por sus propios medios (por ejemplo, por fotosíntesis).

bi-: dos (prefijo); *bípodo*, que tiene dos patas.

bio-: vida (prefijo o raíz); *biología*, el estudio de la vida.

blasto-: brote, precursor (prefijo o raíz); *blástula*, etapa embrionaria del desarrollo, bola de células hueca.

bronqui-: conducto (raíz); *bronquio*, ramificación de la tráquea (conducto) que llega a un pulmón.

carcin-, -o: cáncer (raíz); *carcinogénesis*, proceso de producción de un cáncer.

cardi-, -a-, -o-: corazón (raíz); *cardíaco*, perteneciente o relativo al corazón.

carn-, -i-, -o-: carne (prefijo o raíz); *carnívoro*, animal que se come a otros animales.

cefal-, -i-, -o-: cabeza (prefijo o raíz); *cefalización*, tendencia del sistema nervioso a estar situado principalmente en la cabeza.

cel-: hueco (prefijo o raíz); *celoma*, cavidad corporal que separa los órganos internos de la pared corporal.

centi-: centésimo (prefijo); *centímetro*, unidad de medida, centésima parte de un metro.

-cida: asesino (sufijo); *pesticida*, químico que mata “pestes” (por lo general insectos).

cin-, cinet-: movimiento (prefijo); *citocinesis*, los movimientos de una célula que la dividen a la mitad durante la división celular.

-cito: célula (raíz o prefijo); *citocinina*, hormona vegetal que promueve la división celular.

-clasto: descomposición, romper (raíz o sufijo); *osteoclasto*, célula que descompone hueso.

cloro-: verde (prefijo o raíz); *clorofila*, el pigmento verde que absorbe luz en las plantas.

co-: con o junto con (prefijo); *cohesión*, propiedad de quedar pegado.

condro-: cartílago (prefijo); *condrictios*, clase de vertebrados que incluyen tiburones y rayas, con un esqueleto hecho de cartílago.

contra-: contra (prefijo); *contracepción*, actuar para evitar concebir (embarazarse).

cortex: corteza, capa exterior (raíz); *córtex*, capa exterior del riñón.

crane-: cráneo (prefijo o raíz); *craneano*, el cráneo.

cromo-: color (prefijo o raíz); *cromosoma*, hebras con forma de hilo de ADN y proteína en el núcleo de una célula (*cromosoma* literalmente significa “cuerpo coloreado”, porque los cromosomas absorben parte de los tintes que se usan comúnmente en microscopía).

cuad-, cuater-: cuatro (prefijo); *estructura cuaternaria*, el “cuarto nivel” de estructura proteínica, en la cual múltiples cadenas peptídicas forman una compleja estructura tridimensional.

cuti-: piel (raíz); *cutícula*, la cubierta exterior de una hoja.

dendri-: arborescente, ramificado (raíz); *dendrita*, estructuras de entrada enormemente ramificadas de las células nerviosas.

dermo-: piel, capa (raíz); *ectodermo*, la capa germinal embrionaria más externa de las células.

des-: desde, fuera de, remover (prefijo); *descomponedor*, organismo que descompone materia orgánica.

deutero-: segundo (prefijo); *deuterostoma* (literalmente, “segunda apertura”), animal en el que el celoma se deriva de la cavidad digestiva.

di-: dos (prefijo); *dicotiledónea*, angiosperma con dos cotiledones en la semilla.

diplo-: ambos, doble, dos (prefijo o raíz); *diploide*, que tiene cromosomas homólogos pareados.

dis-: difícil, doloroso (prefijo); *disfunción*, incapacidad para funcionar en forma adecuada.

eco-: casa, doméstico (prefijo); *ecología*, estudio de las relaciones entre los organismos y su ambiente.

ecto-: afuera (prefijo); *ectodermo*, capa de tejido externa de los embriones animales.

-elo: poco, pequeño (sufijo); *organelo* (literalmente, “órgano pequeño”), estructura subcelular que realiza una función específica.

endo-: adentro, interior (prefijo); *endocrino*, perteneciente o relativo a una glándula que secreta hormonas dentro del cuerpo.

epi-: afuera, externo (prefijo); *epidermis*, capa externa de la piel.

equi-: igual (prefijo); *equidistante*, a la misma distancia.

eritro-: rojo (prefijo); *eritrocito*, glóbulo rojo.

esclero-: duro, firme, resistente (prefijo); *esclerénquima*, tipo de célula vegetal con una pared muy gruesa y dura.

esperma-, espermato-: semilla (por lo general raíz); *gimnosperma*, tipo de planta que produce una semilla que no está encerrada dentro de un fruto.

estasis- esta-: estacionario, quieto (sufijo o prefijo); *homeostasis*, proceso fisiológico de mantener constantes las condiciones internas a pesar de un ambiente externo variable.

estoma, -to-: boca, abertura (prefijo o raíz); *estoma*, el poro ajustable sobre la superficie de una hoja que permite la entrada de dióxido de carbono.

eu-: verdadero, bueno (prefijo); *eucarionte*, perteneciente o relativo a una célula con núcleo verdadero.

ex-, exo-: fuera de (prefijo); *exocrino*, perteneciente o relativo a una glándula que secreta una sustancia (por ejemplo, sudor) fuera del cuerpo.

extra-: en el exterior de (prefijo); *extracelular*, afuera de una célula.

fago-: comer (prefijo o raíz); *fagocito*, célula (por ejemplo, ciertos tipos de leucocitos) que come otras células.

-fero: portar, llevar (sufijo); *conífera*, árbol que produce semillas en forma de cono.

-fila: hoja (raíz o sufijo); *clorofila*, pigmento verde de la hoja que absorbe la luz.

-fílico, filo-: amar (prefijo o sufijo); *hidrofílico* (literalmente, “que ama al agua”), perteneciente o relativo a una molécula soluble en agua.

-fito: planta (raíz o sufijo); *gametofito* (literalmente, “planta con gametos”), etapa de producción de gametos durante el ciclo vital de una planta.

-fóbico, fobo-: temer (prefijo o sufijo); *hidrofóbico* (literalmente, “que teme al agua”), perteneciente o relativo a una molécula insoluble en agua.

foto-: luz (prefijo); *fotosíntesis*, fabricación de moléculas orgánicas utilizando la energía de la luz solar.

gastro-: estómago (prefijo o raíz); *gástrico*, perteneciente o relativo al estómago.

-geno-: producir (prefijo, raíz, o sufijo); *antígeno*, sustancia que hace que el cuerpo produzca anticuerpos.

gine, -o: mujer, hembra (prefijo o raíz); *ginecología*, estudio del aparato reproductor femenino.

gluco-: dulce (prefijo); *glucógeno*, molécula parecida al almidón compuesta por muchas moléculas de glucosa enlazadas.

haplo-: único (prefijo); *haploide*, que tiene una sola copia de cada tipo de cromosoma.

hema/o-, hemat/o-: sangre (prefijo o raíz); *hemoglobina*, molécula de los eritrocitos que transporta oxígeno.

hemi-: mitad (prefijo); *hemisferio*, una de las mitades del cerebro.

herbi-: hierba (prefijo o raíz); *herbívoro*, animal que come plantas.

hetero-: otro (prefijo); *heterotrófico*, organismo que se alimenta con otros organismos.

hidro-: agua (por lo general prefijo); *hidrofílico*, que lo atrae el agua.

hiper-: por arriba, mayor que (prefijo); *hiperosmótico*, que tiene mayor presión osmótica (por lo general, mayor concentración de soluto).

hipo-: por abajo, menor que (prefijo); *hipodérmico*, por abajo de la piel.

hom-, homo-, homeo-: igual (prefijo); *homeostasis*, mantener condiciones internas constantes ante condiciones externas cambiantes.

inter-: entre (prefijo); *interneurona*, neurona que recibe señales de entrada de una (o más) neurona(s) y envía señales de salida a otra neurona (o muchas neuronas).

intra-: dentro (prefijo); *intracelular*, perteneciente o relativo a un evento o sustancia que ocurren dentro de una célula.

iso-: igual (prefijo); *isotónico*, perteneciente o relativo a una solución que tiene la misma intensidad osmótica que otra solución.

-itis: inflamación (sufijo); *hepatitis*, inflamación (o infección) del hígado.

lac-, lacto-: leche (prefijo o raíz); *lactosa*, principal azúcar de la leche de los mamíferos.

leuco-: blanco (prefijo); *leucocito*, glóbulo blanco.

lip-: grasa (prefijo o raíz); *lípid*, categoría química a la que pertenecen grasas, aceites y esteroides.

liso-, -lisis: separación, división (prefijo, raíz, o sufijo); *lisis*, romper una célula.

-logía: estudio de (sufijo); *biología*, estudio de la vida.

macro-: grande (prefijo); *macrófago*, leucocito grande que destruye células invasoras.

médula: sustancia intermedia (raíz); *médula*, capa interna del riñón.

mega-: grande (prefijo); *megaspóra*, gran espóra haploide (hembra) formada por división celular meiótica en las plantas.

-mero: segmento, sección corporal (sufijo); *sarcómero*, unidad funcional de una célula de músculo esquelético vertebrado.

meso-: mitad (prefijo); *mesófilo*, capas intermedias de células una hoja.

meta-: cambio, después (prefijo); *metamorfosis*, cambiar de forma corporal (por ejemplo, desarrollarse desde una larva hasta un adulto).

micro-: pequeño (prefijo); *microscopio*, instrumento que permite ver objetos pequeños.

mili-: milésima (prefijo); *milímetro*, unidad de medición de longitud; milésima parte de un metro.

mio-: músculo (prefijo); *miofibrilla*, cadenas proteínicas en las células musculares.

mito-: hebra (prefijo); *mitosis*, división celular (en la que los cromosomas aparecen como hebras).

mono-: uno, sencillo (prefijo); *monocotiledónea*, tipo de angiosperma con un cotiledón en la semilla.

morfe-, morfo-: forma (prefijo o raíz); *polimórfico*, que tiene numerosas formas.

multi-: mucho (prefijo); *multicelular*, perteneciente o relativo a un cuerpo compuesto por más de una célula.

nefro-: riñón (prefijo o raíz); *nefrona*, unidad funcional del riñón de los mamíferos.

neo-: nuevo (prefijo); *neonatal*, relacionado con o que afecta al recién nacido.

neumo-: pulmón (raíz); *neumonía*, enfermedad de los pulmones.

neuro-: nervio (prefijo o raíz); *neurona*, célula nerviosa.

neutr-: de ningún género o tipo (por lo general raíz); *neutrón*, partícula subatómica sin carga que se encuentra en el núcleo de un átomo.

oligo-: poco (prefijo); *oligómero*, molécula compuesta por pocas subunidades (véase también *poli-*).

omni-: todo (prefijo); *omnívoro*, animal que come plantas y animales.

oo, ovi-, ovo-: óvulo (prefijo); *oocito*, una de las etapas del desarrollo del óvulo.

opsi-: vista (prefijo o raíz); *opsina*, parte proteínica del pigmento que absorbe la luz en el ojo.

opso-: alimento sabroso (prefijo o raíz); *opsonización*, proceso mediante el cual los anticuerpos y/o complementos hacen que las bacterias sean más fáciles de engullir para los leucocitos.

os-, osteo-: hueso (prefijo o raíz); *osteoporosis*, enfermedad en la que los huesos se vuelven esponjosos y débiles.

-osis: condición, enfermedad (sufijo); *ateroesclerosis*, enfermedad en la que las paredes de las arterias se engresan y endurecen.

para-: junto (prefijo); *paratiroideo*, perteneciente o relativo a una glándula situada junto a la glándula tiroides.

pater-, patro-: padre (raíz); *paternal*, perteneciente o relativo al padre.

-patía: enfermedad (sufijo); *neuropatía*, enfermedad del sistema nervioso.

pato-: enfermedad (prefijo o raíz); *patología*, estudio de las enfermedades o de los tejidos enfermos.

peri-: alrededor (prefijo); *periciclo*, capa exterior de células en el cilindro vascular de la raíz de una planta.

plasma, -plasma: sustancia formada (prefijo, raíz, o sufijo); *citoplasma*, material dentro de una célula.

ploide: cromosomas (raíz); *diploide*, que tiene cromosomas pareados.

-podo: pie (raíz o sufijo); *gastrópodo* (literalmente, “pie-estómago”), clase de moluscos, principalmente caracoles, que se arrastran sobre su superficie ventral.

poli-: muchos (prefijo); *polisacárido*, polímero carbohidrato compuesto de muchas subunidades azúcar (véase también *oligo-*).

post-, postero-: detrás (prefijo); *posterior*, perteneciente o relativo a la parte que queda detrás.

pre-, pro-: antes, frente a (prefijo); *mecanismo de aislamiento previo al apareamiento*, mecanismo que evita el flujo génico entre especies, y actúa para evitar el apareamiento (por ejemplo, tener diferentes rituales de cortejo o distintas épocas de apareamiento).

prim-: primero (prefijo); *pared celular primaria*, la primera pared celular que se forma entre las células vegetales durante la división celular.

pro-: antes (prefijo); *procarionte*, perteneciente o relativo a una célula sin núcleo (que evolucionó antes de la evolución del núcleo).

proto-: primero (prefijo); *protocélula*, ancestro evolutivo hipotético de la primera célula.

pseudo-: falso (prefijo); *pseudópodo* (literalmente, “pie falso”), extensión de la membrana plasmática mediante la cual algunas células, como las amebas, se mueven y capturan a sus presas.

ren: riñón (raíz); *suprarrenal*, glándula unida al riñón de los mamíferos.

retro-: hacia atrás (prefijo); *retrovirus*, virus que usa el ARN como su material genético; este ARN debe copiarse “hacia atrás” del ADN durante la infección de una célula por el virus.

sarco-: músculo (prefijo); *retículo sarcoplasmático*, retículo endoplasmático modificado que almacena calcio, el cual se encuentra en las células musculares.

semi-: mitad (prefijo); *replicación semiconservativa*, mecanismo de replicación del ADN en el que una cadena de la doble hélice original de ADN se incorpora en la nueva doble hélice de ADN.

sim-: igual (prefijo); *simpátrico* (literalmente, “mismo padre”), que se encuentra en la misma región.

-soma-, somato-: cuerpo (prefijo o sufijo); *sistema nervioso somático*, parte del sistema nervioso periférico que controla los músculos esqueléticos con los que se mueve el cuerpo.

sub-: bajo, debajo (prefijo); *subcutáneo*, debajo de la piel.

telo-: fin (prefijo); *telofase*, última etapa de mitosis y meiosis.

term-, termo-: calor (prefijo o raíz); *termorregulación*, proceso de regulación de la temperatura corporal.

testi-: testigo (prefijo o raíz); *testículo*, órgano reproductor masculino (derivado de la costumbre de la antigua Roma de que sólo los hombres tenían personalidad jurídica; *testimonio* tiene el mismo origen).

trans-: a través de (prefijo); *transgénico*, que tiene genes de otro organismo (por lo general de otra especie); los genes se movieron “a través” de las especies.

tri-: tres (prefijo); *triploide*, que tiene tres copias de cada cromosoma homólogo.

trofo: alimento, nutrición (raíz); *autótrofo*, que se alimenta por sí mismo (por ejemplo, fotosíntesis).

-tropo-, -trópico: cambio, giro, movimiento (sufijo); *fototropismo*, proceso mediante el cual las plantas se orientan hacia la luz.

ultra-: más allá (prefijo); *ultravioleta*, luz con longitudes de onda más allá del violeta.

uni-: uno (prefijo); *unicelular*, perteneciente o relativo a un organismo compuesto de una sola célula.

vita: vida (raíz); *vitamina*, molécula que se requiere en la dieta para sostener la vida.

-voro: comer (raíz); *herbívoro*, animal que come plantas.

zoo-, zoa-: animal (por lo general raíz); *zoología*, estudio de los animales.

APÉNDICE II TABLA PERIÓDICA DE LOS ELEMENTOS

1 H 1.008																	2 He 4.003				
3 Li 6.941	4 Be 9.012															5 B 10.81	6 C 12.01	7 N 14.01	8 O 16.00	9 F 19.00	10 Ne 20.18
11 Na 22.99	12 Mg 24.31															13 Al 26.98	14 Si 28.09	15 P 30.97	16 S 32.07	17 Cl 35.45	18 Ar 39.95
19 K 39.10	20 Ca 40.08	21 Sc 44.96	22 Ti 47.87	23 V 50.94	24 Cr 52.00	25 Mn 54.94	26 Fe 55.85	27 Co 58.93	28 Ni 58.69	29 Cu 63.55	30 Zn 65.39	31 Ga 69.72	32 Ge 72.61	33 As 74.92	34 Se 78.96	35 Br 79.90	36 Kr 83.80				
37 Rb 85.47	38 Sr 87.62	39 Y 88.91	40 Zr 91.22	41 Nb 92.91	42 Mo 95.94	(98)	44 Ru 101.1	45 Rh 102.9	46 Pd 106.4	47 Ag 107.9	48 Cd 112.4	49 In 114.8	50 Sn 118.7	51 Sb 121.8	52 Te 127.6	53 I 126.9	54 Xe 131.3				
55 Cs 132.9	56 Ba 137.3	57 *La 138.9	72 Hf 178.5	73 Ta 180.9	74 W 183.8	75 Re 186.2	76 Os 190.2	77 Ir 192.2	78 Pt 195.1	79 Au 197.0	80 Hg 200.6	81 Tl 204.4	82 Pb 207.2	83 Bi 209.0	84 Po (209)	85 At (210)	86 Rn (222)				
87 Fr (223)	88 Ra (226)	89 †Ac (227)	104 Rf (261)	105 Db (262)	106 Sg (263)	107 Bh (264)	108 Hs (265)	109 Mt (268)	110 Ds (281)	111 Rg (280)	112 ** (277)	113 ** (285)	114 ** (285)	115 ** (285)							
*Serie de lantánidos			58 Ce 140.1	59 Pr 140.9	60 Nd 144.2	61 Pm (145)	62 Sm 150.4	63 Eu 152.0	64 Gd 157.3	65 Tb 158.9	66 Dy 162.5	67 Ho 164.9	68 Er 167.3	69 Tm 168.9	70 Yb 173.0	71 Lu 175.0					
†Serie de actínidos			90 Th 232.0	91 Pa 231	92 U 238.0	93 Np (237)	94 Pu (244)	95 Am (243)	96 Cm (247)	97 Bk (247)	98 Cf (251)	99 Es (252)	100 Fm (257)	101 Md (258)	102 No (259)	103 Lr (262)					

La tabla periódica de los elementos fue concebida por el químico ruso Dmitri Mendeleev. Los números atómicos de los elementos (el número de protones en el núcleo) aumentan en el orden de lectura normal: de izquierda a derecha, de arriba abajo. La tabla es "periódica" porque todos los elementos en una columna poseen propiedades químicas similares, y dichos elementos similares en consecuencia se presentan "periódicamente" en cada hilera. Por ejemplo, los elementos que por lo general forman iones con una sola carga positiva (incluidos H, Li, Na, K, etcétera) ocurren como el primer elemento en cada fila.

Las casillas en la tabla son consecuencia del número máximo de electrones en las capas electrónicas más reactivas de los átomos, por lo general las externas. Sólo se requieren dos electrones para completar la primera capa, de modo que la primera hilera de la tabla contiene sólo dos elementos, H y He. Se requieren ocho electrones para llenar la segunda y tercera capas, de modo que en la segunda y tercera filas hay ocho elementos. Se requieren 18 electrones para llenar las capas cuarta y quinta, de modo que en estas hileras hay 18 elementos.

Por conveniencia, las series de elementos lantánidos y actínidos usualmente se colocan abajo del cuerpo principal de la tabla; se requieren 32 electrones para completar las capas sexta y séptima, de modo que la tabla se volvería extremadamente ancha si estos elementos se incluyeran en las hileras sexta y séptima.

Los elementos importantes que se encuentran en las cosas vivas se resaltan en color. Los elementos en rojo claro son los seis elementos más abundantes en las cosas vivas. Los elementos que forman los cinco iones con más abundancia de las cosas vivas están en morado. Los oligoelementos importantes para la vida se muestran como azul oscuro (más común) y azul claro (menos común). Para elementos radiactivos, las masas atómicas se proporcionan entre paréntesis, y representan el isótopo más común o el más estable. Los elementos indicados con doble asterisco todavía no reciben nombre.*

*N.T. Al 28 de noviembre de 2016, la IUPAC (Unión Internacional de Química Pura y Aplicada) presenta en su sitio Web (https://www.iupac.org/cms/wp-content/uploads/2015/07/IUPAC_Periodic_Table-28Nov16.jpg) una versión actualizada de la tabla periódica donde ya aparecen los nombres oficiales de los elementos del 112 al 118, que son, respectivamente: copernicio, nihonio, flerovio, moscovio, livermorio, téneso y oganesón.

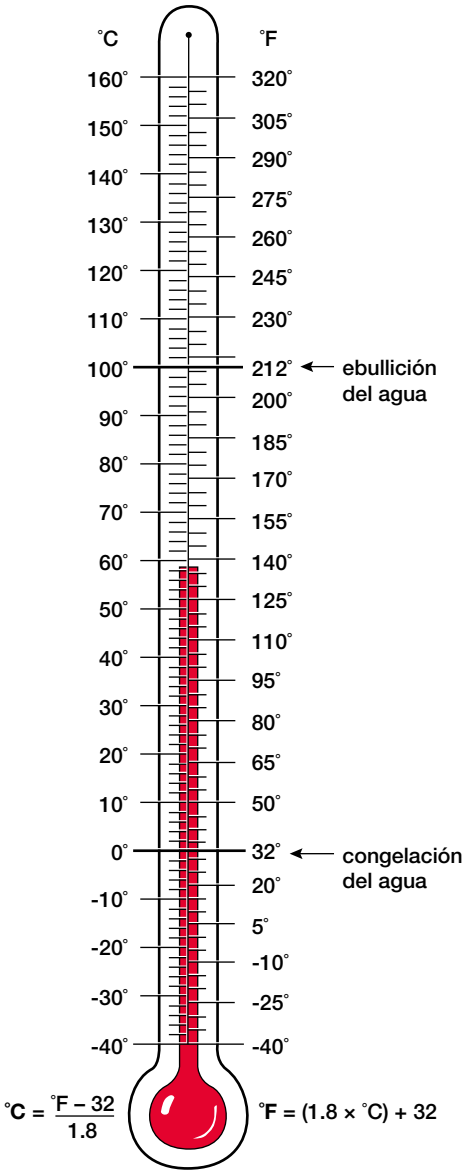
APÉNDICE III CONVERSIONES DEL SISTEMA MÉTRICO

Para convertir unidades métricas:	Multiplicar por:	Para obtener equivalente inglés:
Longitud:		
Centímetros (cm)	0.394	Pulgadas (in)
Metros (m)	3.281	Pies (ft)
Metros (m)	1.094	Yardas (yd)
Kilómetros (km)	0.621	Millas (mi)
Área		
Centímetros cuadrados (cm ²)	0.155	Pulgadas cuadradas (in ²)
Metros cuadrados (m ²)	10.764	Pies cuadrados (ft ²)
Metros cuadrados (m ²)	1.196	Yardas cuadradas (yd ²)
Hectárea (ha) (10 000 m ²)	0.386	Millas cuadradas (mi ²)
	2.471	Acres (a)
Volumen		
Centímetros cúbicos (cm ³)	0.0610	Pulgadas cúbicas (in ³)
Metros cúbicos (m ³)	35.315	Pies cúbicos (ft ³)
Metros cúbicos (m ³)	1.308	Yardas cúbicas (yd ³)
Kilómetros cúbicos (km ³)	0.240	Millas cúbicas (mi ³)
Litros (l)	1.057	Cuartos (qt), E.U.A.
Litros (l)	0.264	Galones (gal), E.U.A.
Masa		
Gramos (g)	0.0353	Onzas (oz)
Kilogramos (kg)	2.205	Libras (lb)
Tonelada métrica (t)	1.102	Ton (tn), E.U.A.
Rapidez		
Metros/segundo (m/s)	2.237	Millas/hora (mph)
Kilómetros/hora (km/h)	0.621	Millas/hora (mph)

Para convertir unidades inglesas:	Multiplicar por:	Para obtener equivalente métrico:
Longitud		
Pulgadas (in)	2.540	Centímetros (cm)
Pies (ft)	0.305	Metros (m)
Yardas (yd)	0.914	Metros (m)
Millas (mi)	1.609	Kilómetros (km)
Área		
Pulgadas cuadradas (in ²)	6.452	Centímetros cuadrados (cm ²)
Pies cuadrados (ft ²)	0.0929	Metros cuadrados (m ²)
Yardas cuadradas (yd ²)	0.836	Metros cuadrados (m ²)
Millas cuadradas (mi ²)	2.590	Hectárea (ha) (10 000 m ²)
Acres (a)	0.405	
Volumen		
Pulgadas cúbicas (in ³)	16.387	Centímetros cúbicos (cm ³)
Pies cúbicos (ft ³)	0.0283	Metros cúbicos (m ³)
Yardas cúbicas (yd ³)	0.765	Metros cúbicos (m ³)
Millas cúbicas (mi ³)	4.168	Kilómetros cúbicos (km ³)
Cuartos (qt), E.U.A.	0.946	Litros (l)
Galones (gal), E.U.A.	3.785	Litros (l)
Masa		
Onzas (oz)	28.350	Gramos (g)
Libras (lb)	0.454	Kilogramos (kg)
Ton (tn), E.U.A.	0.907	Tonelada métrica (t)
Rapidez		
Millas/hora (mph)	0.447	Metros/segundo (m/s)
Millas/hora (mph)	1.609	Kilómetros/hora (km/h)

Prefijos métricos

Prefijo		Significado
giga-	G	10 ⁹ = 1 000 000 000
mega-	M	10 ⁶ = 1 000 000
kilo-	k	10 ³ = 1 000
hecto-	h	10 ² = 100
deca-	da	10 ¹ = 10
		10 ⁰ = 1
deci-	d	10 ⁻¹ = 0.1
centi-	c	10 ⁻² = 0.01
mili-	m	10 ⁻³ = 0.001
micro-	μ	10 ⁻⁶ = 0.000001



APÉNDICE IV CLASIFICACIÓN DE PRINCIPALES GRUPOS DE ORGANISMOS EUCARIONTES*

Reino†	Filo o clase	Nombre común
Excavata	Parabasalia	parabasálidos
Euglenozoa	Diplomonadida	diplomonados
	Euglenida	euglénidos
Stramenopila	Kinetoplastida	cinetoplástidos
	Oomycota	mohos
	Phaeophyta	algas pardas
Alveolata	Bacillariophyta	diatomeas
	Apicomplexa	esporozoarios
	Pyrrophyta	dinoflagelados
Rhizaria	Ciliophora	ciliados
	Foraminifera	foraminíferos
Amoebozoa	Radiolaria	radiolarios
	Tubulinea	amebas
	Myxomycota	mixomicetos acelulares
	Acasiomycota	mixomicetos celulares
Rhodophyta		algas rojas
Chlorophyta		algas verdes
Plantae	Marchantiophyta	hepáticas
	Anthocerotophyta	antoceros
	Bryophyta	musgos
	Lycopodiopsida	licopodios
	Polypodiopsida	helechos, equisetos
	Gymnospermae	cíadas, ginkgos, gnetofitas, coníferas
	Anthophyta	plantas con flores
Fungi	Chytridiomycota	quítridos
	Neocallimastigomycota	hongos rumen
	Blastocladiomycota	blastocladados
	Glomeromycota	glomeromicetos
	Ascomycota	ascomicetos
	Basidiomycota	basidiomicetos
Animalia	Porifera	esponjas
	Cnidaria	hidras, anémonas marinas, medusas, corales
	Ctenophora	ctenóforos
	Platyhelminthes	platelmintos
	Annelida	gusanos segmentados
	Oligochaeta	lombrices de tierra
	Polychaeta	gusanos tubo
	Hirudinea	sanguijuelas
	Mollusca	moluscos
	Gastropoda	caracoles
	Pelecypoda	mejillones, almejas
	Cephalopoda	calamares, pulpos
	Nematoda	nematodos
	Arthropoda	artrópodos
	Insecta	insectos
	Arachnida	arañas, garrapatas
	Crustacea	cangrejos, langostas
	Myriapoda	milpiés, ciempiés
	Chordata	cordados
	Tunicata	tunicados
	Cephalochordata	lanceolados
	Myxini	mixinos
	Petromyzontiformes	lampreas
	Chondrichthyes	tiburones, rayas
	Actinopterygii	peces aletas radiales
	Actinistia	celacantos
	Dipnoi	peces pulmonados
	Amphibia	anfibios (ranas, salamandras)
	Reptilia	reptiles (tortugas, cocodrilos, aves, serpientes, lagartos)
	Mammalia	mamíferos

*Esta tabla menciona sólo aquellas categorías taxonómicas descritas en el libro.

†Aunque los principales grupos protistas por lo general no se llaman “reinos”, tienen aproximadamente el mismo rango taxonómico que los reinos Plantae, Fungi y Animalia.

Glosario

abiótico: sin vida; la parte abiótica de un ecosistema incluye suelo, rocas, agua y atmósfera.

absorción: proceso mediante el cual los nutrimentos entran al cuerpo a través de las células que revisten el aparato digestivo.

aceite: lípido compuesto por tres ácidos grasos, algunos de los cuales son insaturados, enlazados de manera covalente a una molécula de glicerol; los aceites son líquidos a temperatura ambiente.

aceptor primario de electrones: molécula en el centro de reacción de cada fotosistema que acepta un electrón de una de las dos moléculas de clorofila *a* del centro de reacción y transfiere el electrón a una cadena de transporte de electrones contigua.

ácido: una sustancia que libera iones hidrógeno (H^+) en una solución; solución con un pH menor que 7.

ácido abscísico: hormona vegetal que por lo general inhibe la acción de otras hormonas, lo cual fuerza la latencia de semillas y brotes y provoca el cierre de los estomas.

ácido desoxirribonucleico (ADN): molécula compuesta por nucleótidos de desoxirribosa; contiene la información genética de todas las células vivientes.

ácido graso: molécula orgánica compuesta por una cadena larga de átomos de carbono, con un grupo ácido carboxílico ($-COOH$) en un extremo; puede ser saturado (todos los enlaces entre los átomos de carbono son sencillos) o insaturado (uno o más enlaces dobles entre los átomos de carbono).

ácido graso esencial: ácido graso que es un nutrimento necesario; el cuerpo es incapaz de sintetizar los ácidos grasos esenciales, así que deben suministrarse con la dieta.

ácido nucleico: molécula orgánica compuesta por subunidades nucleótido; los dos tipos comunes de ácidos nucleicos son el ácido ribonucleico (ARN) y el ácido desoxirribonucleico (ADN).

ácido ribonucleico (ARN): molécula compuesta por nucleótidos de ribosa, cada uno de los cuales consta de un grupo fosfato, el azúcar ribosa y una de las bases adenina, citosina, guanina o uracilo; involucrado en la conversión a proteínas de la información contenida en el ADN; también es el material genético de algunos virus.

acrosoma: vesícula situada en la punta de la cabeza de un espermatozoide; contiene las enzimas necesarias para disolver las capas protectoras alrededor del óvulo.

actina: proteína muscular importante cuyas interacciones con la miosina producen contracción; se encuentra en los filamentos delgados de las fibras musculares; véase también *miosina*.

acuaporina: proteína de canal en la membrana plasmática de una célula que es selectivamente permeable al agua.

acuífero: depósito subterráneo de agua dulce que muchas veces se usa como fuente para riego.

adaptación: rasgo que aumenta la capacidad de un individuo para sobrevivir y reproducirse en comparación con los individuos que no tienen el rasgo.

adenina (A): base nitrogenada que se encuentra tanto en el ADN como en el ARN; se abrevia A.

adenosín difosfato (ADP): molécula compuesta del azúcar ribosa, la base adenina y dos grupos fosfato; un componente del ATP.

adenosín monofosfato cíclico (AMP cíclico): nucleótido cíclico formado dentro de muchas células blanco como resultado de la recepción de aminoácidos derivados u hormonas peptídicas, que causan cambios metabólicos en la célula.

adenosín trifosfato: molécula compuesta del azúcar ribosa, la base adenina y tres grupos fosfatos; es el principal portador de energía en las células. Los últimos dos grupos fosfato están unidos mediante enlaces de "alta energía".

adhesión: tendencia de las moléculas polares (como el agua) a adherirse a las superficies polares (como el vidrio).

ADN helicasa: enzima que ayuda a desdoblar la doble hélice del ADN durante su replicación.

ADN ligasa: enzima que enlaza el azúcar terminal en una cadena de ADN con el fosfato terminal en una segunda cadena de ADN, lo que crea una sola cadena con un esqueleto continuo de azúcar-fosfato.

ADN polimerasa: enzima que une nucleótidos de ADN en una cadena continua, tomando como plantilla una cadena preexistente de ADN.

ADN recombinante: ADN que fue alterado por la adición de ADN de un organismo diferente, por lo general de una especie diferente.

aeróbico: que usa oxígeno.

aflorescimiento: flujo ascendente que lleva agua fría repleta de nutrimentos desde la profundidad del océano hasta la superficie.

agalla: en los animales acuáticos, tejido ramificado con abundantes capilares alrededor de los cuales circula el agua para el intercambio de gases.

agresión: comportamiento antagonista, por lo general entre miembros de la misma especie, que con frecuencia es producto de la competencia por recursos.

agujero en la capa de ozono: región de severa pérdida de ozono en la estratosfera, causada por compuestos químicos que lo destruyen; la máxima pérdida de ozono ocurre sobre la Antártica de septiembre a principios de octubre.

aislamiento comportamental: aislamiento reproductivo que surge cuando las especies no se cruzan porque tienen diferentes rituales de cortejo y apareamiento.

aislamiento ecológico: aislamiento reproductivo que surge cuando las especies no se cruzan debido a que ocupan diferentes hábitats.

aislamiento geográfico: aislamiento reproductivo que surge cuando las especies no se cruzan debido a barreras físicas que las separan.

aislamiento reproductivo: incapacidad de los organismos de una población de cruzarse exitosamente con los de otra; puede deberse a mecanismos de aislamiento anteriores o posteriores al apareamiento.

aislamiento temporal: aislamiento reproductivo que surge cuando las especies no se cruzan dado que se aparean en diferentes épocas.

alantoides: una de las membranas embrionarias de los reptiles (incluidas aves) y mamíferos; en los reptiles, funciona como órgano de almacenamiento de desechos; en los mamíferos, forma la mayor parte del cordón umbilical.

albinismo: condición hereditaria recesiva causada por alelos defectuosos de los genes que codifican las enzimas necesarias para la síntesis de melanina, el principal pigmento de la piel y el pelo de los mamíferos; el albinismo produce pelo blanco y piel rosa.

albura: xilema secundario joven que transporta agua y minerales en el tronco.

aldosterona: hormona, secretada por la corteza adrenal, que ayuda a regular la concentración de iones en la sangre mediante la estimulación de la reabsorción de sodio en los riñones y las glándulas sudoríparas.

alelo: una de varias formas alternativas de un gen particular.

alelos múltiples: muchos alelos de un solo gen, acaso docenas o cientos, como resultado de mutaciones.

alergia: respuesta inflamatoria producida por el cuerpo en respuesta a la invasión de materiales extraños, como el polen, que de suyo son inofensivos.

alga: toda protista fotosintética.

almidón: polisacárido que está compuesto por cadenas, ramificadas o no ramificadas, de moléculas de glucosa; las plantas lo utilizan como molécula de almacenamiento de carbohidratos.

alternancia de generaciones: ciclo vital, característico de las plantas, en el que una generación esporofita diploide (productora de esporas) alterna con una generación gametofita haploide (productora de gametos).

altruismo: comportamiento que beneficia a otros individuos al tiempo que reduce la aptitud del individuo que realiza el comportamiento.

alveolado: miembro de los Alveolata, un clado protista grande. Los alveolados, que se caracterizan por un sistema de sacos debajo de la membrana celular, incluyen ciliados, dinoflagelados y apicomplejos.

alveolo: pequeño saco aéreo dentro de los pulmones, rodeado por capilares, donde tiene lugar el intercambio de gases con la sangre.

ameba: protista amebozoa que utiliza un medio característico, mediante la extensión de una proyección celular llamada *pseudópodo*. También se conoce como *ameba lobosa*.

amebozoo: miembro del clado protista Amebozoa. Los amebozoos, que en general carecen de caparazón y se mueven extendiendo pseudópodos, incluyen las amebas lobosas y los mixomicetos.

amígdala: (1) cúmulo de tejido linfático, ubicado en la entrada de la faringe, que contiene macrófagos y linfocitos; destruye muchos microbios que entran al cuerpo a través de la boca y estimula una respuesta inmunitaria adaptativa ante ellos. (2) Parte del prosencéfalo de los vertebrados, involucrada en la producción de respuestas comportamentales apropiadas a los estímulos ambientales.

amilasa: enzima, que se encuentra en la saliva y las secreciones pancreáticas, que cataliza la descomposición del almidón.

aminoácido: subunidad individual de la que están formadas las proteínas, compuesta por un átomo de carbono central unido a un grupo amino ($-\text{NH}_2$), un grupo carboxilo ($-\text{COOH}$), un átomo de hidrógeno y un grupo variable de átomos denotado con la letra *R*.

aminoácido esencial: aminoácido que es un nutrimento necesario; el cuerpo es incapaz de sintetizar los aminoácidos esenciales, así que deben suministrarse con la dieta.

amniocentesis: método de muestreo del líquido amniótico que rodea al feto. Una aguja estéril se inserta a través de la pared abdominal, el útero y el saco amniótico de una mujer embarazada y se extraen de 10 a 20 mililitros de líquido amniótico. Es posible realizar varias pruebas sobre el líquido y las células fetales suspendidas en el mismo con el fin de obtener información acerca del desarrollo y el estatus genético del feto.

amnios: una de las membranas embrionarias de los reptiles (incluidas aves) y los mamíferos; contiene una cavidad llena de líquido que rodea al embrión.

amoniaco: NH_3 ; desecho nitrogenado sumamente tóxico, producto de la descomposición de un aminoácido. En el hígado de los mamíferos se convierte en urea.

anaeróbico: que no usa oxígeno.

anaerobio: organismo que puede vivir y crecer en ausencia de oxígeno.

anafase: en la mitosis, etapa en la que las cromátidas hermanas de cada cromosoma se separan unas de otras y se mueven a los polos opuestos de la célula; en la meiosis I, etapa en la que los cromosomas homólogos, que constan de dos cromátidas hermanas, se separan; en la meiosis II, etapa en la que las cromátidas hermanas de cada cromosoma se separan una de otra y se mueven hacia los polos opuestos de la célula.

andrógeno: hormona sexual masculina.

anemia falciforme: enfermedad recesiva causada por la sustitución de un solo aminoácido en la molécula de hemoglobina. Las moléculas de la hemoglobina falciforme tienden a aglutinarse y distorsionan la forma de los eritrocitos, hacen que se rompan y obstruyen los capilares.

anfibio: miembro del clado cordado Amphibia, que incluye ranas, sapos y salamandras, así como a las cecilias o ápodos.

angina: dolor de pecho asociado con la reducción del flujo sanguíneo hacia el músculo cardíaco; es causada por una obstrucción de las arterias coronarias.

angiosperma: planta vascular con flores.

angiotensina: hormona que funciona en la regulación del agua en los mamíferos mediante la estimulación de cambios fisiológicos que aumentan el volumen de sangre y la presión arterial.

anillo anual: patrón alternado de xilema claro (temprano) y oscuro (tardío) en tallos y raíces leñosos; se forma como resultado de la desigual disponibilidad de agua en diferentes estaciones del año, por lo general primavera y verano.

antera: parte superior del estambre, donde se desarrolla el polen.

anteridio: estructura en la cual se producen las células sexuales masculinas; se encuentra en las plantas no vasculares y en ciertas plantas sin semillas.

antibiótico: compuesto químico que ayuda a combatir infecciones destruyendo o frenando la multiplicación de bacterias, hongos o protistas.

anticodón: secuencia de tres bases en el ARN de transferencia que es complementaria a las tres bases de un codón del ARN mensajero.

anticoncepción: prevención del embarazo.

anticuerpo: proteína producida por las células del sistema inmunitario que se combina con un antígeno específico y por lo general facilita la destrucción del antígeno.

antígeno: molécula compleja, por lo general una proteína o polisacárido, que estimula la producción de un anticuerpo específico.

antioxidante: cualquier molécula que reacciona con radicales libres y neutraliza su capacidad de dañar moléculas biológicas. Las vitaminas C y E son ejemplos de antioxidantes de la dieta.

aparato de Golgi: apilamiento de sacos membranosos, que se encuentra en la mayoría de las células eucariontes, donde se procesan y separan los componentes de la membrana y los materiales de secreción.

aparato digestivo: grupo de órganos encargados de ingerir los alimentos, descomponerlos en moléculas simples que puedan ser absorbidas por el sistema circulatorio y expulsar del cuerpo los desechos sin digerir.

aparato urinario: sistema orgánico que produce, almacena y elimina orina. El aparato urinario es crucial para mantener las condiciones homeostáticas del torrente sanguíneo. En los mamíferos, incluye riñones, uréteres, vejiga y uretra.

aparato vestibular: parte del oído interno, que consta del vestíbulo y los canales semicirculares, involucrados en la detección de la gravedad, la inclinación de la cabeza y el movimiento de la misma.

apicomplejo: miembro del clado protista Apicomplexa, que incluye principalmente eucariontes unicelulares parásitos, como el *Plasmodium*, que causa el paludismo en los seres humanos. Los apicomplejos son parte de un grupo más grande conocido como los alveolados.

aprendizaje: proceso mediante el cual se modifica el comportamiento en respuesta a la experiencia.

aprendizaje intuitivo: tipo de aprendizaje en el que un problema se resuelve al comprender las relaciones entre sus componentes, más que por ensayo y error.

aprendizaje por prueba y error: tipo de aprendizaje en el que el comportamiento se modifica en respuesta a las consecuencias positivas o negativas de una acción.

aprendizaje social: aprendizaje que está influido por la observación de, o la interacción con, otros animales, por lo general de la misma especie.

aptitud: éxito reproductivo de un organismo, en relación con el éxito reproductivo promedio de una población.

Archaea: uno de los tres dominios de los seres vivos; consta de procariontes y se relacionan de manera lejana con los miembros del dominio Bacteria.

ARN de transferencia (ARNt): tipo de ARN que se enlaza a un aminoácido específico, lo lleva a un ribosoma y lo coloca para su incorporación en la creciente cadena proteínica durante la síntesis de proteínas. Un conjunto de tres bases en el ARNt (el anticodón) es complementario al conjunto de tres bases en el ARNm (el codón) que codifica dicho aminoácido específico en el código genético.

ARN mensajero (ARNm): cadena de ARN, complementaria al ADN de un gen, que transporta la información genética en el ADN hacia los ribosomas para usarse durante la síntesis de proteínas; secuencias de tres bases (codones) en el ARNm que especifican aminoácidos particulares a ser incorporados en una proteína.

ARN polimerasa: en la síntesis del ARN, enzima que cataliza el enlace de nucleótidos libres del ARN en una cadena continua, usando nucleótidos de ARN complementarios a los de la cadena molde de ADN.

ARN ribosómico (ARNr): tipo de ARN que se combina con proteínas para formar ribosomas.

arqueas: procariontes miembros del dominio Archaea, uno de los tres dominios de los organismos vivos; se relacionan de modo muy lejano con los miembros del dominio Bacteria.

arqueogonio: estructura en la cual se producen las células sexuales femeninas; se encuentra en las plantas no vasculares y ciertas plantas vasculares sin semilla.

arrecife de coral: ecosistema creado por animales (corales formadores de arrecifes) y plantas en aguas tropicales cálidas.

arteria: vaso con paredes musculares elásticas que lleva la sangre desde el corazón.

arteria renal: arteria que lleva sangre a cada riñón.

arteriola: arteria pequeña que desemboca en capilares; la constricción de las arteriolas regula el flujo sanguíneo hacia varias partes del cuerpo.

articulación: región flexible entre dos unidades rígidas de un exoesqueleto o endoesqueleto, que permite el movimiento entre las unidades.

articulación en bisagra: articulación en la que los huesos se unen de forma tal que sólo permiten el movimiento en dos direcciones, como el codo o la rodilla.

- articulación esférica:** articulación en la que el extremo redondeado de un hueso embona en la depresión hueca de otro, como en la cadera; permite el movimiento en varias direcciones.
- articulación neuromuscular:** sinapsis formada entre una motoneurona y una fibra muscular.
- artrópodo:** miembro del filo animal Arthropoda, que incluye a insectos, arañas, garrapatas, ácaros, escorpiones, crustáceos, milpiés y ciempiés.
- asa de Henle:** porción especializada del túbulo en aves y mamíferos que crea un gradiente de concentración osmótica en el fluido inmediato a su alrededor. Este gradiente permite la producción de orina que está más osmóticamente concentrada que el plasma sanguíneo.
- asco:** depósito en forma de saco donde los miembros del clado de hongos Ascomycota forman esporas sexuales.
- ascomiceto:** miembro del clado de hongos Ascomycota, cuyos miembros forman esporas sexuales en una especie de saco llamado asco.
- ataque cardíaco:** reducción severa o bloqueo del flujo de sangre a través de una arteria coronaria, lo que priva a parte del músculo cardíaco de su suministro de sangre.
- aterosclerosis:** enfermedad caracterizada por la obstrucción de arterias por depósitos de colesterol y engrosamiento de las paredes arteriales.
- átomo:** la unidad más pequeña de un elemento que conserva las propiedades del mismo.
- ATP sintasa:** proteína de canal que se localiza en las membranas de tilacoides de los cloroplastos y en la membrana interna de la mitocondria que utiliza la energía de los iones H^+ que pasan por el canal hacia su gradiente de concentración para producir ATP a partir de ADP y fosfato inorgánico.
- atrio:** cámara del corazón que recibe sangre venosa y la pasa al ventrículo.
- aumento natural:** diferencia entre nacimientos y muertes en una población. Este número será positivo si la población aumenta y negativo si disminuye.
- autofecundación:** unión del espermatozoide y el óvulo del mismo individuo.
- autosoma:** cromosoma presente en pares homólogos en machos y hembras y que no lleva los genes que determinan el sexo.
- autosoma:** cromosoma presente en pares homólogos en machos y hembras y que no lleva los genes que determinan el sexo.
- autótrofo:** literalmente, “que se alimenta a sí mismo”; por lo general, un organismo fotosintético; productor.
- auxina:** hormona vegetal que influye en muchas funciones de la planta, incluyendo fototropismo, gravitropismo, dominio apical y ramificación de las raíces.
- axón:** extensión prolongada de una célula nerviosa, que se extiende desde el cuerpo celular hasta las terminaciones sinápticas de otras células nerviosas o de los músculos.
- azúcar:** molécula simple de un carbohidrato que puede ser un monosacárido o un polisacárido.
- Bacteria:** uno de los tres dominios de la vida; consta de procariontes que se relacionan de manera distante con los miembros del dominio Archaea.
- bacteria desnitrificante:** bacteria que descompone nitratos y libera gas nitrógeno a la atmósfera.
- bacteria fijadora del nitrógeno:** bacteria que prosee la capacidad para remover nitrógeno (N_2) de la atmósfera y combinarlo con hidrógeno para producir amoníaco (NH_3).
- bacterias:** (sing. de bacterias) procariontes que pertenecen al dominio Bacteria, uno de los tres dominios de los organismos vivos; se relacionan de manera distante con los miembros del dominio Archaea.
- bacteriófago:** virus que infecta específicamente a las bacterias.
- banda de Caspary:** banda cerosa y repelente al agua, ubicada en las paredes celulares entre las células del endodermo en una raíz, que evita la entrada y salida de agua y minerales por el cilindro vascular, a través del espacio extracelular.
- barrera hematoencefálica:** capilares del encéfalo relativamente impermeables que protegen las células del órgano ante químicos potencialmente dañinos que llegan al torrente sanguíneo.
- base:** (1) sustancia capaz de combinarse y neutralizar iones de H^+ en una solución; solución con un pH mayor que 7; (2) una de las estructuras nitrogenadas de uno o dos anillos que distinguen un nucleótido de otro. En el ADN, las bases son adenina, guanina, citosina y timina.
- básica:** dicese de una solución con una concentración de H^+ menor que la de OH^- ; se refiere a una sustancia que se combina con H^+ .
- basidio:** célula diploide, por lo general con forma de bastón, formada por miembros del clado de hongos Basidiomycota; produce basidiosporas mediante meiosis.
- basidiomiceto:** miembro del clado de hongos Basidiomycota que incluye especies que producen esporas sexuales en células con forma de bastón conocidas como basidios.
- basidiospora:** espora sexual formada por miembros del clado de hongos Basidiomycota.
- bastón:** célula fotorreceptora con forma de bastón en la retina de los vertebrados, sensible a la luz tenue, pero no se involucra en la visión a color; véase también *cono*.
- bazo:** el principal órgano del sistema linfático, ubicado en la cavidad abdominal; contiene macrófagos que filtran la sangre al remover microbios y eritrocitos envejecidos, y linfocitos (células B y T) que se reproducen durante las infecciones.
- bilis:** secreción digestiva formada por el hígado, que se almacena y libera desde la vesícula biliar, y se usa para dispersar grasas en el intestino delgado.
- biocapacidad:** estimación de los recursos sostenibles y la capacidad de absorción de desechos realmente disponible en la Tierra. Los cálculos de biocapacidad están sujetos a cambio conforme las nuevas tecnologías modifican la forma en que las personas usan los recursos.
- biodegradable:** capaz de descomponerse en sustancias inocuas por obra de los descomponedores.
- biodiversidad:** diversidad de los organismos vivos; se mide como la variedad de las diferentes especies, la variedad de distintos alelos en la pool genética de las especies, o la variedad de diversas comunidades y entornos inertes de un ecosistema o de toda la biosfera.
- biología:** el estudio de todos los aspectos de la vida y las cosas vivientes.
- biología de la conservación:** aplicación de los conocimientos de la ecología y otras áreas de la biología para entender y conservar la biodiversidad.
- bioma:** ecosistema terrestre que ocupa un área geográfica extensa y se caracteriza por un tipo específico de comunidad vegetal; por ejemplo, los desiertos.
- biomasa:** peso total de toda la materia viva dentro de una zona definida.
- biopelícula:** comunidad de procariontes de una o más especies, en la que los procariontes producen y quedan envueltos en una masa que se adhiere a una superficie.
- biorremediación:** uso de organismos para remover o desintoxicar las sustancias tóxicas del ambiente.
- biosfera:** toda la vida sobre la Tierra y las porciones inertes de la Tierra que sostienen la vida.
- biotecnología:** cualquier uso industrial o comercial o modificación de organismos, células o moléculas biológicas para alcanzar metas prácticas específicas.
- biótico:** viviente, que tiene vida.
- blastocito:** etapa temprana del desarrollo embrionario humano que consta de una esfera hueca de células que envuelven una masa celular adherida a su superficie interna, la cual se convierte en el embrión.
- blastocladiales:** miembro del clado de hongos Blastocladiomycota, cuyos miembros tienen esporas natatorias con un solo flagelo y ribosomas ordenados para formar una tapa nuclear.
- blastoporo:** sitio donde la blástula sufre una hendidura (invaginación) para formar la gástrula.
- blástula:** en los animales, etapa embrionaria que se alcanza al final del clivaje y en la que el embrión por lo general consta de una esfera hueca con una pared que tiene de una a varias capas de células de grosor.
- boca:** abertura a través de la cual el alimento entra a un aparato digestivo tubular.
- bocio:** inflamación de la tiroides causada por deficiencia de yodo, que afecta el funcionamiento de la tiroides y sus hormonas.
- bomba sodio-potasio (Na^+K^+):** proteína de transporte activo que usa la energía del ATP para transportar Na^+ fuera de la célula y K^+ hacia una célula; produce y mantiene los gradientes de concentración de dichos iones a través de la membrana plasmática, de modo tal que la concentración de Na^+ es más alta afuera de una célula que en su interior, y la concentración de K^+ es más alta en el interior de la célula que en su exterior.
- bosque caduco templado:** bioma con inviernos fríos y veranos cálidos, con suficientes lluvias de verano para que los árboles crezcan y su sombra elimine los céspedes; se caracteriza por árboles que pierden las hojas en invierno (árboles deciduos), una adaptación que minimiza la pérdida de agua cuando el suelo está congelado.

bosque caduco tropical: bioma, cálido todo el año, con estaciones húmeda y seca pronunciadas; se caracteriza por árboles que pierden sus hojas durante la época seca (árboles deciduos), una adaptación que minimiza la pérdida de agua.

bosque de kelp: ecosistema variado que consta de grupos de algas marrón altas y vida marina asociada. Los bosques de kelp se presentan en mares de todo el mundo, en aguas costeras frescas y con nutrimentos abundantes.

bosque lluvioso templado: bioma templado con abundante agua líquida todo el año, dominado por coníferas.

bosque septentrional de coníferas: bioma con inviernos largos y fríos, y sólo algunos meses de clima cálido; está dominado por coníferas perennes; también conocido como *taiga*.

bosque tropical de arbustos: bioma, cálido todo el año, con épocas húmeda y seca pronunciadas (condiciones más secas que en los bosques caducos tropicales); se caracteriza por árboles bajos, deciduos, usualmente con espinas bajo los cuales crecen céspedes.

bosque tropical lluvioso: bioma con condiciones de calor y humedad uniformes todo el año, dominado por árboles perennes de hoja ancha; el bioma más diverso.

bronquio: conducto que lleva el aire desde la tráquea hacia los pulmones.

bronquiolo: conducto estrecho, formado por ramificación repetida de los bronquios, que lleva el aire hacia los alveolos.

brote lateral: grupo de células de meristema en el nodo de un tallo; bajo condiciones adecuadas, crece como rama.

brote terminal: tejido meristemático y hojas primordiales circundantes que se ubican en la punta de un retoño o una rama.

cabeza de la miosina: parte de una proteína miosina que se enlaza a las subunidades actina de un filamento delgado; la flexión de la cabeza de la miosina mueve el filamento delgado hacia el centro del sarcómero, lo que produce la contracción de la fibra muscular.

cadena: polímero de nucleótidos simple; el ADN está compuesto por dos cadenas enrolladas una alrededor de la otra en una doble hélice; por lo general, el ARN tiene una sola cadena.

cadena de azúcar fosfato: cadena de azúcares y fosfatos del ADN y el ARN; el azúcar de un nucleótido se enlaza con el fosfato del siguiente nucleótido en una cadena de ADN o ARN. Las bases en el ADN o el ARN están unidas a los azúcares de la cadena.

cadena de transporte de electrones (CTE): serie de moléculas portadoras de energía que se encuentra en las membranas tilacoides de los cloroplastos y en la membrana interna de las mitocondrias, las cuales extraen energía de los electrones y generan ATP u otras moléculas energéticas.

cadena molde: cadena de la doble hélice del ADN a partir de la cual se transcribe el ARN.

cadena trófica: relación de alimentación lineal en una comunidad, toman-do un único representante de cada nivel trófico.

calcitonina: hormona producida por la tiroides que inhibe la liberación de calcio de los huesos.

calor de fusión: energía que debe retirarse de un compuesto para transformarlo de líquido en sólido a su temperatura de congelación.

calor de vaporización: energía que debe suministrarse a un compuesto para transformarlo de líquido a gas a su temperatura de ebullición.

calor específico: cantidad de energía requerida para elevar en 1 °C la temperatura de un gramo de una sustancia.

caloría: cantidad de energía necesaria para elevar la temperatura de 1 gramo de agua 1 grado Celsius.

Caloría: (con mayúscula inicial) unidad que se usa para medir el contenido de energía de los alimentos; es la cantidad de energía necesaria para elevar la temperatura de 1 litro de agua 1 grado Celsius; también se llama *kilocaloría* y es igual a 1,000 calorías.

calostro: fluido amarillento, alto en proteínas y que contiene anticuerpos; se produce en las glándulas mamarias antes de que comience la producción de leche.

cambio climático: un cambio de larga duración en los patrones de tiempo atmosférico, que pueden incluir cambios significativos en temperatura, precipitación, temporización de estaciones y la frecuencia y severidad de eventos climatológicos extremos.

cámbium: meristema lateral, paralelo al eje largo de raíces y tallos, que produce el crecimiento secundario de tallos y raíces leñosos. Véase también *felógeno*; *cámbium vascular*.

cámbium vascular: meristema lateral ubicado entre el xilema y el floema de una raíz o tallo leñoso y que da origen a xilema y floema secundario.

camuflaje: coloración y/o forma por la que un organismo se vuelve poco visible en su entorno.

canal auditivo: conducto con un diámetro relativamente grande ubicado en el oído externo que conduce el sonido desde el pabellón auricular hacia la membrana timpánica.

canal semicircular: en el oído interno, uno de los conductos llenos con fluido, con una protuberancia en un extremo que contiene un parche de células pilosas; el movimiento de la cabeza mueve el fluido del canal y en consecuencia dobla las vellosidades de las células pilosas.

cáncer: enfermedad en la que algunas células del organismo se alejan de los procesos reguladores normales y se dividen sin control.

capa de abscisión: capa de células con pared delgada, situada en la base del peciolo de una hoja; produce una enzima que digiere las paredes celulares que sostienen a la hoja en el tallo, con lo cual la hoja cae.

capa de ozono: capa rica en ozono en la parte superior de la atmósfera (estratosfera) que filtra gran parte de la radiación ultravioleta del Sol.

capa doble de fosfolípidos: capa doble de fosfolípidos que forma la base de todas las membranas celulares. Las cabezas de los fosfolípidos, que son hidrofílicas, dan frente al fluido intersticial acuoso, un ambiente externo acuoso o el citosol; las colas, que son hidrofóbicas, están enterradas en medio de la bicapa.

capa electrónica: región de un átomo donde orbitan los electrones; cada capa corresponde a un nivel de energía fijo a una distancia dada del núcleo.

capacidad de carga (K): máximo tamaño de una población que un ecosistema puede sostener durante un tiempo prolongado sin dañar el ecosistema; está determinada principalmente por la disponibilidad de espacio, nutrimentos, agua y luz.

capilar: tipo más pequeño de vaso sanguíneo que conecta las arteriolas con las vénulas; las paredes capilares, a través de las cuales ocurre el intercambio de nutrimentos y desechos, tiene una sola célula de espesor.

capilar linfático: el más pequeño de los vasos del sistema linfático. Los capilares linfáticos terminan a ciegas en el fluido intersticial, que toman y regresan al torrente sanguíneo.

capilares peritubulares: red capilar que rodea a cada túbulo renal que permite el intercambio de sustancias entre la sangre y el contenido del túbulo durante la reabsorción y la secreción.

capilaridad: movimiento de agua dentro de espacios estrechos que resulta de sus propiedades de adhesión y cohesión.

cápsula gomerular: porción con forma de taza de la cápsula de Bowman que rodea el glomérulo y captura sangre filtrada.

capullo: agrupamiento de células meristemáticas (un brote) que forma una flor.

carbohidrato: compuesto de carbono, hidrógeno y oxígeno con la fórmula química aproximada $(CH_2O)_n$; incluye azúcares, almidones y celulosa.

cariotipo: preparación que muestra el número, el tamaño y la forma de todos los cromosomas de una célula.

carnívoro: literalmente, “que come carne”; organismo depredador que se alimenta de herbívoros o de otros carnívoros; consumidor secundario (o superior).

carotenoides: pigmento rojo, anaranjado o amarillo que se encuentra en los cloroplastos y sirve como pigmento auxiliar para captar la luz en los fotosistemas tilacoides.

carpelo: estructura reproductora femenina de una flor, compuesta por estigma, estilo y ovario.

cartilago: forma de tejido conectivo que forma partes del esqueleto; consta principalmente de condrocitos y su secreción extracelular, colágeno.

catalizador: sustancia que acelera una reacción química sin sufrir cambios permanentes en el proceso; un catalizador reduce la energía de activación de una reacción.

causalidad natural: principio científico que afirma que los eventos naturales ocurren como resultado de las causas naturales precedentes.

cavidad gastrovascular: cámara en forma de saco con funciones digestivas que se encuentra en algunos invertebrados, como los cnidarios (medusas, anémonas y animales parecidos); una sola abertura sirve como boca y ano.

cefalización: concentración de los órganos de los sentidos y el tejido nervioso en la parte anterior (la cabeza) del cuerpo.

celoma: en los animales, espacio o cavidad recubierta con tejido derivado del mesodermo que separa la pared del cuerpo del resto de los órganos.

célula: mínima unidad de vida que consta, por lo menos, de una membrana externa que encierra un medio acuoso que contiene moléculas orgánicas, incluido material genético compuesto de ADN.

célula acompañante: célula contigua a un elemento del conducto criboso en el floema; participa en el control y la nutrición del elemento del conducto criboso.

célula ameboide: protista o célula animal que se desplaza mediante la extensión de una proyección celular llamada pseudópodo.

célula asesina natural: tipo de leucocito que destruye al contacto algunas células infectadas por virus y células cancerosas; parte de la defensa interna no específica contra las enfermedades del sistema inmunitario innato.

célula B: tipo de linfocito que madura en la médula ósea y que participa en la inmunidad humoral; da origen a células plasmáticas, que secretan anticuerpos en el sistema circulatorio, y células de memoria.

célula B de memoria: tipo de leucocito que se produce mediante selección clonal como resultado del enlazamiento de un anticuerpo sobre una célula B con un antígeno sobre un microorganismo invasor. Las células B de memoria permanecen en el torrente sanguíneo y ofrecen inmunidad futura ante los invasores que portan dicho antígeno.

célula blanco: célula sobre la que una hormona particular ejerce su efecto.

célula de corcho: célula protectora de la corteza de tallos y raíces leñosos; en la madurez, las células de corcho mueren, y tienen paredes celulares gruesas e impermeables.

célula de isleta: célula en la porción endocrina del páncreas que produce o insulina o glucagón.

célula de Sertoli: en el túbulo seminífero, célula grande que regula la espermatogénesis y nutre al espermatozoide en desarrollo.

célula dendrítica: tipo de leucocito fagocítico que presenta antígenos a las células T y B, con lo que estimula una respuesta inmunitaria adaptativa ante un microbio invasor.

célula diferenciada: célula madura especializada en una función específica; en las plantas, las células diferenciadas por lo general no se dividen.

célula ganglionar: en la retina de los vertebrados, células nerviosas cuyos axones forman el nervio óptico.

célula generativa: en las plantas con flor, una de las células haploides de un grano de polen; experimenta división celular mitótica para formar dos células espermáticas.

célula guardián: una de un par de células epidérmicas especializadas que rodea la abertura central de un estoma en la epidermis de una hoja o tallo joven y que regula el tamaño de dicha abertura.

célula hija: una de las dos células formadas en la división celular.

célula intersticial: en los testículos de los vertebrados, célula productora de testosterona que se ubica entre los túbulos seminíferos.

célula madre: célula indiferenciada capaz de dividir y originar uno o más tipos distintos de células diferenciadas.

célula madre adulta (CMA): toda célula madre que no se encuentra en un embrión temprano; puede dividirse y diferenciarse en cualquiera de muchos tipos de célula, pero usualmente no en todos los tipos de células del cuerpo.

célula madre de la megaspora: célula diploide, dentro del óvulo de una planta con flor, que experimenta división celular meiótica para producir cuatro megasporas haploides.

célula madre de la microspora: célula diploide contenida dentro de una antera de una planta con flores; experimenta división celular meiótica para producir cuatro microsporas haploides.

célula madre embrionaria (CME): célula derivada de un embrión temprano que es capaz de diferenciarse en cualquier tipo de célula adulta.

célula madre pluripotente inducida (CMPI): tipo de célula madre producida a partir de células no madre mediante la inserción o la expresión forzada de un conjunto específico de genes que hacen que las células se vuelvan capaces de dividirse de manera ilimitada y de diferenciarse en muchos tipos de célula, posiblemente en cualquier célula del cuerpo.

célula meristemática: célula indiferenciada que sigue siendo capaz de división celular durante la vida de una planta.

célula neurosecretora: célula nerviosa especializada que sintetiza y libera hormonas.

célula pilosa: tipo de célula mecanorreceptora que se encuentra en el oído interno y produce una señal eléctrica cuando se doblan los cilios rígidos

que se proyectan como vellos desde la superficie de la célula. Las células pilosas de la cóclea responden a las vibraciones sonoras; las del sistema vestibular, al movimiento y a la gravedad.

célula plasmática: descendiente de una célula B que produce anticuerpos.

célula T: tipo de linfocito que madura en el timo. Algunos tipos de células T reconocen y destruyen células o sustancias extrañas específicas; otros tipos de células T regulan la actividad de otras células del sistema inmunitario.

célula T citotóxica: tipo de célula T que al entrar en contacto con células extrañas las destruye directamente.

célula T colaboradora: tipo de célula T que ayuda a otras células inmunitarias a actuar contra antígenos.

célula T de memoria: tipo de leucocito que se produce mediante selección clonal como resultado del enlazamiento de un receptor sobre una célula T con un antígeno sobre un microorganismo invasor. Las células T de memoria permanecen en el torrente sanguíneo y ofrecen inmunidad futura ante los invasores que portan dicho antígeno.

célula T reguladora: tipo de célula T que suprime la respuesta inmunitaria adaptativa, en especial con linfocitos autorreactivos y que parece ser importante en la prevención de enfermedades autoinmunes.

célula tubular: célula exterior de un grano de polen, que contiene el espermatozoide. Cuando el grano de polen germina, la célula tubular produce un tubo que penetra los tejidos del carpelo, desde el estigma, a través del estilo y hacia la abertura de un óvulo en el ovario.

células del haz vascular: células que rodean las venas de las plantas; en las plantas C_4 (mas no en las C_3) contienen cloroplastos.

celulosa: carbohidrato insoluble compuesto por subunidades de glucosa; forma la pared celular de las plantas.

centriolo: en las células animales, anillo corto con forma de barril que contiene nueve tripletes de microtúbulos; un par de centriolos se encuentra cerca del núcleo y puede tener un papel en la organización del huso; los centriolos también dan lugar a los cuerpos basales en la base de cada cilio y flagelo, que dan origen a los microtúbulos de cilios y flagelos.

centro de reacción: dos moléculas de clorofila *a* y un aceptor primario de electrones en un complejo de proteínas y situado cerca del centro del fotosistema dentro de la membrana tilacoidal. La energía luminosa pasa a una de las clorofilas, que dona un electrón energizado al aceptor primario, que entonces lo transfiere a una cadena contigua de transporte de electrones.

centro respiratorio: agrupamiento de neuronas, ubicado en la médula del encéfalo, que envía explosiones rítmicas de impulsos nerviosos hacia los músculos respiratorios, lo que produce la respiración.

centrómero: región de un cromosoma duplicado en la que las cromátidas hijas se mantienen unidas hasta que se separan en la división celular.

cera: lípido compuesto de ácidos grasos enlazados de manera covalente a alcoholes de cadena larga.

cerebelo: parte del rombencéfalo de los vertebrados que se ocupa de la coordinación de los movimientos del cuerpo.

cerebro: parte del cerebro anterior de los vertebrados que se encarga del procesamiento sensorial, la dirección de la producción motriz y la coordinación de casi todas las actividades del cuerpo; consta de dos mitades casi simétricas (los hemisferios) conectadas mediante una gruesa banda de axones, el cuerpo calloso.

cerebro medio (mesencéfalo): durante el desarrollo, porción central del encéfalo; contiene la mayor parte de un importante centro de relevo, la formación reticular.

chaparral: bioma situado en las regiones costeras, con muy poca precipitación anual; se caracteriza por arbustos y árboles pequeños.

ciclo biogeoquímico: rutas de un nutrimento específico (como carbono, nitrógeno, fósforo o agua) a través de las porciones vivas y no vivas de un ecosistema; también llamado *ciclo de los nutrimentos*.

ciclo cardíaco: alternancia de contracción y relajación de las cámaras del corazón.

ciclo celular: secuencia de eventos en la vida de una célula, de una división celular a la siguiente.

ciclo de auge y decadencia: ciclo poblacional caracterizado por rápido crecimiento exponencial seguido por una súbita mortandad; se observa en las especies estacionales, como muchos insectos que viven en climas templados y en algunas poblaciones de roedores pequeños, como los lemmings.

ciclo de Calvin: en la fotosíntesis, serie cíclica de reacciones mediante las cuales el carbono del dióxido de carbono se fija como ácido fosfoglicérico, se produce el azúcar simple gliceraldehído-3-fosfato y se regenera la RuBP, molécula que capta el carbono. También llamada *ruta C_3* .

ciclo de Krebs: serie cíclica de reacciones, que ocurren en la matriz de las mitocondrias, donde los grupos acetilo de los ácidos pirúvicos producidos por glucólisis se descomponen en CO₂, acompañado por la formación de ATP y portadores de electrones; también se le conoce como *ciclo del ácido cítrico*.

ciclo de los nutrientes: las rutas de un nutriente específico (como carbono, nitrógeno, fósforo o agua) a través de las porciones viviente y no viviente de un ecosistema; también conocido como *ciclo biogeoquímico*.

ciclo del ácido cítrico: serie cíclica de reacciones que ocurren en la matriz de la mitocondria, en la que los grupos acetilo de los ácidos pirúvicos producidos por glucólisis se descomponen en CO₂, acompañado por la formación de ATP y transportadores de electrones; también se le llama *ciclo de Krebs*.

ciclo del carbono: ciclo biogeoquímico por el que el carbono pasa de sus depósitos en la atmósfera y mares, a través de los productores, y hacia niveles tróficos superiores, y luego regresa a sus depósitos.

ciclo del fósforo: ciclo biogeoquímico mediante el cual el fósforo se mueve desde su depósito primario (roca rica en fosfato) hacia depósitos de fosfato en el suelo y el agua, a través de productores y hacia niveles tróficos más altos, y luego regresa a sus depósitos.

ciclo del nitrógeno: ciclo biogeoquímico mediante el cual el nitrógeno se mueve desde su depósito primario de gas nitrógeno en la atmósfera, vía bacterias fijadoras de nitrógeno, hacia depósitos en el suelo y el agua, a través de productores y hacia niveles tróficos superiores, y luego de vuelta a sus depósitos.

ciclo hidrológico: ciclo biogeoquímico en el que el agua se desplaza desde su principal reserva, los océanos, a través de la atmósfera hasta depósitos de agua dulce en lagos, ríos y mantos freáticos, antes de regresar a los océanos. El ciclo hidrológico está impulsado por la energía solar. Casi toda el agua permanece como agua durante el ciclo (en lugar de usarse en la síntesis de nuevas moléculas).

ciclo menstrual: en las hembras humanas, un ciclo de aproximadamente 28 días durante el cual interacciones hormonales entre el hipotálamo, la hipófisis y los ovarios coordinan la ovulación y la preparación del útero para recibir y nutrir un óvulo fecundado. Si el embarazo no ocurre, el recubrimiento uterino se desprende durante la menstruación.

ciclo poblacional: cambios cíclicos, regularmente recurrentes, en el tamaño poblacional.

ciencia: indagación organizada y sistemática, a través de observación y experimentación, acerca de los orígenes, estructura y comportamiento de los entornos vivientes y no vivientes.

cigomiceto: especie de hongo antiguamente colocado en el ahora extinto grupo taxonómico de los Zygomycota. Los cigomicetos, que incluyen las especies que causan la putrefacción de los frutos y el moho del pan, no constituyen un verdadero clado y ahora se distribuyen entre muchos otros grupos taxonómicos.

cigoto: en la reproducción sexual, célula diploide (el óvulo fertilizado) formado por la fusión de dos gametos haploides.

ciliado: miembro de un grupo protista caracterizado por tener cilios y una estructura unicelular compleja. Los ciliados son parte de un grupo más grande conocido como los alveolados.

cilindro vascular: tejido conductor con ubicación central de una raíz joven; consta de xilema y floema primario, rodeado por una capa de células pericíclicas.

cilio: proyección móvil, corta y parecida a un pelo, en la superficie de algunas células eucariontes que contiene microtúbulos en una disposición de 9 + 2. El movimiento de los cilios puede impulsar a las células a través de un medio fluido, o mover fluidos sobre una capa superficial estacionaria de células.

cinetocoro: estructura proteínica que se forma en las regiones del centrómero de los cromosomas; une los cromosomas al huso.

cinetoplástido: miembro de un grupo protista que se caracteriza por mitocondrias con estructuras distintivas. Los cinetoplástidos son principalmente flagelados e incluyen formas parásitas como *Trypanosoma*, que produce la enfermedad del sueño. Los cinetoplástidos son parte de un grupo más grande conocido como euglenozoos.

circuito pulmonar: vía de sangre desde el corazón hacia los pulmones y de vuelta al corazón.

circuito sistémico: ruta de la sangre desde el corazón, hacia todas las partes del cuerpo, excepto los pulmones y la parte posterior del corazón.

circulación doble: la separación de las rutas circulatorias entre (1) el corazón y los pulmones, y (2) el corazón y el resto del cuerpo.

citocina: cualquiera de varias moléculas mensajeras químicas liberadas por las células que facilita la comunicación con otras células y transfiere señales dentro y entre los diversos sistemas del cuerpo. Las citosinas son importantes en la diferenciación celular y en la respuesta inmunitaria adaptativa.

citocinesis: división del citoplasma y los organelos en dos células hijas durante la división celular; por lo general ocurre durante la telofase de las divisiones celulares mitótica y meiótica.

citoesqueleto: red de fibras proteínicas en el citoplasma que da forma a una célula, mantiene y mueve organelos, y por lo general se involucra en el movimiento celular.

citoplasma: todo el material contenido dentro de la membrana plasmática de una célula, excluyendo el núcleo.

citoquininas: grupo de hormonas vegetales que promueve la división celular, el desarrollo de los frutos y el retoño de brotes laterales; también demora la senescencia de partes de la planta, en especial las hojas.

citosa (C): base nitrogenada que se encuentra tanto en el ADN como en el ARN; se abrevia C.

citiosol: la porción de fluido del citoplasma; la sustancia dentro de la membrana plasmática que no incluye al núcleo y los organelos.

clado: grupo que incluye a todos los organismos descendientes de un ancestro común, pero no a otros organismos; grupo monofilético.

clamidia: enfermedad de transmisión sexual, causada por una bacteria, que produce inflamación de la uretra en los machos y de la uretra y el cuello uterino en las hembras.

clase: en la clasificación de Linneo, rango taxonómico compuesto por órdenes relacionados. Las clases estrechamente relacionadas forman un filo.

clima: patrones de tiempo atmosférico que prevalecen durante largos periodos (de años a siglos) en una región dada.

clitoris: estructura externa del sistema reproductivo femenino compuesta por tejido eréctil; punto sensible de estimulación durante la respuesta sexual.

clivaje: divisiones celulares iniciales del embrión, en las que ocurre poco o ningún crecimiento entre las divisiones; reduce el tamaño celular y distribuye sustancias reguladoras de los genes hacia las células recién formadas.

clon: descendientes que se producen mediante mitosis y, por tanto, son genéticamente idénticos entre sí.

clonación: proceso de producción de muchas copias idénticas de un gen; también es la producción de muchas copias genéticamente idénticas de un organismo.

clonación de ADN: cualquiera de varias tecnologías que se usan para producir copias múltiples de un segmento específico de ADN (por lo general un gen).

clonación terapéutica: producción de un clon para fines médicos. Por lo general, el núcleo de una de las células del propio paciente se insertaría en un óvulo al que se removería el núcleo; la célula resultante se dividiría y produciría células madre embrionarias que serían compatibles con los tejidos del paciente y por tanto no serían rechazadas por el sistema inmunitario del paciente.

clorofila: pigmento que se encuentra en los cloroplastos que captura la energía luminosa durante la fotosíntesis; la clorofila absorbe la luz violeta, azul y roja, pero refleja la luz verde.

clorofila a: tipo más abundante de la molécula de clorofila en los organismos eucariontes fotosintéticos y las cianobacterias; la clorofila *a* se encuentra en los centros de reacción de los fotosistemas.

clorofita: miembro de *Chlorophyta*, un clado protista. Las clorofitas son algas verdes fotosintéticas que se encuentran en ambientes marinos, de agua dulce y terrestres.

cloroplasto: organelo de las plantas y de las protistas parecidas a plantas, que es el sitio de la fotosíntesis; está rodeado por una membrana doble y tiene un extenso sistema interno de membranas que contiene clorofila.

coagulación sanguínea: proceso complejo mediante el cual las plaquetas, la proteína fibrina y los glóbulos rojos bloquean una superficie irregular en el cuerpo, como un vaso dañado, para sellar una herida.

cóclea: conducto óseo, en espiral y lleno de fluido, que se encuentra en el oído interno de los mamíferos; contiene mecanorreceptores (células pilosas) que responden a la vibración del sonido.

código genético: conjunto de codones del ARNm, cada uno de los cuales dirige la incorporación de un aminoácido específico en una proteína durante la síntesis de proteínas o hace que dicho proceso inicie o termine.

codominancia: relación tal entre dos alelos de un gen, que ambos alelos se expresan fenotípicamente en individuos heterocigotos.

- codón:** secuencia de tres bases de ARN mensajero que especifica un aminoácido particular que se incorpora en una proteína; ciertos codones también señalan el comienzo o el final de la síntesis de proteínas.
- codón de iniciación:** el primer codón AUG en una molécula de ARN mensajero.
- codón de terminación:** codón en el ARN mensajero que detiene la síntesis de proteínas y hace que la cadena proteínica completada se libere desde el ribosoma.
- coenzima:** molécula orgánica que está enlazada a ciertas enzimas y se requiere para el funcionamiento adecuado de la enzima; por lo general, un nucleótido se enlaza a una vitamina soluble en agua.
- coevolución:** la evolución de adaptaciones en dos especies debida a las extensas interacciones entre ellas, de modo que cada especie actúa como una importante fuerza de selección natural sobre la otra.
- cohesión:** tendencia de las moléculas de una sustancia a quedar unidas.
- cola postanal:** cola que se extiende más allá del ano y contiene tejido muscular y la parte más posterior del cordón nervioso; se encuentra en todos los cordados en alguna etapa de su desarrollo.
- colecistoquinina:** hormona digestiva producida por el intestino delgado que estimula la liberación de enzimas pancreáticas.
- coleoptilo:** vaina que rodea al brote en las semillas de una monocotiledónea y lo protege de la abrasión de las partículas del suelo durante la germinación.
- colon:** parte más larga del intestino grueso; no incluye al recto.
- coloración de advertencia:** coloración brillante que advierte a los depredadores que la potencial presa tiene mal sabor o incluso es venenosa.
- coloración de sobresalto:** forma de mimetismo en la cual un organismo presa puede desplegar súbitamente un patrón de colores (en muchos casos parecido a ojos grandes) cuando se aproxima un depredador.
- columna vertebral:** columna de unidades esqueléticas (las vértebras) ordenadas de manera serial, que protegen la médula espinal en los vertebrados.
- combustible fósil:** combustible, como el carbón, el petróleo y el gas natural, derivados de los restos de organismos antiguos.
- competencia:** interacción entre individuos que tratan de utilizar un recurso (por ejemplo, alimento o espacio) que es limitado en relación con su demanda.
- competencia interespecífica:** competencia entre individuos de especies diferentes.
- competencia intraespecífica:** competencia entre individuos de la misma especie.
- complejo del poro nuclear:** ordenamiento de proteínas que recubre los poros en la membrana nuclear y controlan cuáles sustancias entran y salen del núcleo.
- complejo principal de histocompatibilidad (CPH):** grupo de proteínas, por lo general ubicadas sobre la superficie de las células corporales, que identifican la célula como “propia”; también es importante en la estimulación y regulación de la respuesta inmunitaria.
- complemento:** grupo de proteínas transportadas por la sangre que participa en la destrucción de células extrañas, en especial las que se enlazan a anticuerpos.
- comportamiento:** cualquier actividad observable de un animal vivo.
- comunicación:** acto de producir una señal que hace que un receptor, por lo general otro animal de la misma especie, cambie su comportamiento en una forma que, en promedio, es benéfica tanto para el emisor como para el receptor.
- comunicación endocrina:** comunicación entre células de un animal en la que ciertas células, por lo general parte de una glándula endocrina, liberan hormonas que viajan a través del torrente sanguíneo hacia otras células (con frecuencia en partes distantes del cuerpo) y alteran su actividad.
- comunicación paracrina:** comunicación entre células de un organismo multicelular en la que ciertas células liberan hormonas que se difunden a través del fluido intersticial hacia las células cercanas y alteran su actividad.
- comunicación sináptica:** comunicación entre células de un animal en la cual las neuronas afectan la actividad de otras células al liberar químicos llamados neurotransmisores a través de una pequeña brecha que separa los extremos de una neurona de una célula blanco (por lo general otra neurona, una célula muscular o una célula endocrina).
- comunidad:** poblaciones de diferentes especies que viven en la misma área e interactúan mutuamente.
- comunidad clímax:** comunidad variada y relativamente estable que forma el punto final de una sucesión.
- comunidad de chimeneas hidrotermales:** comunidad de organismos insólitos, que viven en las profundidades marinas cerca de chimeneas hidrotermales y dependen de las actividades quimiosintéticas de bacterias azufradas.
- concentración:** cantidad de soluto (con frecuencia en moles, una medida que es proporcional al número de moléculas) en un volumen dado de solvente.
- conclusión:** en el método científico, decisión acerca de la validez de una hipótesis, con base en experimentos u observaciones.
- condicionamiento clásico:** tipo de aprendizaje en el que un animal aprende a asociar un comportamiento innato con un estímulo novedoso, como cuando un perro es entrenado para salivar en respuesta al sonido de una campana.
- condicionamiento operante:** procedimiento de entrenamiento en laboratorio en el que un animal aprende a realizar una respuesta (como mover una palanca) a través de recompensa o castigo.
- condrocito:** célula viva del cartílago. Junto con las secreciones extracelulares de colágeno, los condrocitos forman el cartílago.
- conducto auditivo:** conducto delgado que conecta el oído medio con la faringe, lo que permite equilibrar la presión entre el oído medio y el aire del exterior; también se le conoce como *trompa de Eustaquio*.
- conducto colector:** conducto dentro del riñón que recolecta la orina de muchas nefronas y la lleva a través de la médula renal hacia la pelvis renal. La orina puede concentrarse en los conductos colectores si se presenta hormona antidiurética (HAD).
- conducto uterino:** conducto que va del ovario al útero, donde se libera el oocito secundario (el óvulo); también se le llama *oviducto* o, en los seres humanos, *trompa de Falopio*.
- conífera:** miembro de un grupo de plantas vasculares sin flores que se reproduce por medio de semillas formadas dentro de conos; conserva sus hojas todo el año.
- conjugación:** en los procariontes, transferencia de ADN de una célula a otra vía una conexión temporal; en los eucariontes unicelulares, el intercambio mutuo de material genético entre dos células unidas temporalmente.
- cono:** célula fotorreceptora con forma de cono en la retina de los vertebrados; no es tan sensible a la luz como los bastones. En los seres humanos, los tres tipos de conos son más sensibles a diferentes colores de luz y proporcionan visión a color; véase también *bastón*.
- consumidor:** organismo que come a otros organismos; heterótrofo.
- consumidor primario:** un organismo que se alimenta de productores; un herbívoro.
- consumidor secundario:** organismo que se alimenta de consumidores primarios; un tipo de carnívoro.
- consumidor terciario:** carnívoro que se alimenta de otros carnívoros (consumidores secundarios).
- control:** parte de un experimento en que se mantienen constantes todas las posibles variables; a diferencia de la parte “experimental”, en la que se altera una variable en particular.
- convulsión:** plegamiento de la corteza cerebral del encéfalo de los vertebrados.
- copulación:** comportamiento reproductivo en el que el pene del macho se introduce en el cuerpo de la hembra para depositar espermatozoides.
- corazón:** órgano muscular responsable de bombear sangre dentro del aparato circulatorio del cuerpo.
- cordón nervioso:** ruta nerviosa mayor que consta de un cordón de tejido nervioso que se extiende a lo largo del cuerpo, par en muchos invertebrados e impar en cordados.
- corion:** membrana embrionaria externa de reptiles (incluidas aves) y mamíferos. En los reptiles, el corion sirve principalmente para el intercambio de gases; en los mamíferos, forma la parte embrionaria de la placenta.
- córnea:** cubierta exterior transparente del ojo, ubicada en frente de la pupila y el iris; comienza el enfoque de la luz sobre la retina.
- coroides:** capa de tejido con pigmento muy oscuro detrás de la retina; contiene vasos sanguíneos y también pigmento que absorbe los rayos luminosos.
- corona radiada:** capa de células que rodea al oocito después de la ovulación.
- corpúsculo renal:** porción de una nefrona en la que la sangre filtrada se recolecta de los glomérulos mediante la cápsula glomerular con forma de taza.

corredor de vida silvestre: franja de tierra protegida que une áreas más grandes. Los corredores de vida silvestre permiten a los animales moverse libremente y con seguridad entre hábitats que de otro modo estarían aislados por obra de las acciones humanas.

corteza: (1) capa externa de un tallo leñoso; consta de floema, felógeno y células de corcho. (2) Parte de una raíz o tallo primario ubicada entre la epidermis y el cilindro vascular.

corteza adrenal: parte externa de la glándula adrenal; secreta hormonas esteroideas que regulan el metabolismo y el equilibrio de las sales.

corteza cerebral: delgada capa de neuronas sobre la superficie del cerebro de los vertebrados, en la cual ocurre la mayor parte del procesamiento neuronal y de coordinación de la actividad.

corteza renal: capa exterior del riñón, donde se localiza la porción más grande de cada nefrona, e incluye el corpúsculo renal y los túbulos distal y proximal.

cortisol: hormona esteroide liberada al torrente sanguíneo por la corteza adrenal en respuesta al estrés. El cortisol ayuda al cuerpo a enfrentar los estresores de corto plazo pues eleva los niveles de glucosa en la sangre; también inhibe la respuesta inmunitaria.

cotiledón: estructura con forma de hoja dentro de la semilla que absorbe las moléculas alimenticias del endospermo y las transfiere al embrión en crecimiento; también llamada *hoja de la semilla*.

craneado: animal que tiene cráneo.

crecimiento exponencial: aumento acelerado continuo en el tamaño de una población; este tipo de crecimiento genera una curva con forma de J.

crecimiento indeterminado: crecimiento en las plantas que siguen alargándose y produce nuevas hojas y ramas a lo largo de su vida.

crecimiento logístico de una población: crecimiento poblacional caracterizado por una fase temprana de crecimiento exponencial, seguida por menor crecimiento conforme la población se aproxima a su capacidad de carga, y finalmente alcanza una población estable a la capacidad de carga del ambiente; este tipo de crecimiento genera una curva con forma de S alargada.

crecimiento primario: crecimiento en longitud y desarrollo de las estructuras iniciales de raíces y brotes de una planta; resulta de la división celular de los meristemas apicales y de la diferenciación de células hijas.

crecimiento secundario: crecimiento del diámetro y la fuerza de un tallo o una raíz debido a la división celular en los meristemas laterales y la diferenciación de sus células hijas.

cromátida: una de dos cadenas idénticas de ADN y proteína que forman un cromosoma duplicado. Las dos cromátidas hermanas de un cromosoma duplicado se unen en el centrómero.

cromatina: complejo de ADN y proteínas que forma los cromosomas de los eucariontes.

cromosoma: doble hélice de ADN y proteínas asociadas que ayudan a organizar y regular el uso del ADN.

cromosoma duplicado: cromosoma eucarionte que sigue a la replicación del ADN; consta de dos cromátidas hijas unidas en los centrómeros.

cromosoma homólogo: cromosoma de aspecto e información genética semejante a otro cromosoma con el que se aparea durante la meiosis; también llamado *homólogo*.

cromosoma sexual: cualquiera del par de cromosomas que por lo general determinan el sexo de un organismo; por ejemplo, los cromosomas X y Y en los mamíferos.

cromosoma X: cromosoma sexual femenino en los mamíferos y algunos insectos.

cromosoma Y: cromosoma sexual masculino en los mamíferos y algunos insectos.

cruza de prueba: experimento de cruce en el que un individuo que muestra el fenotipo dominante es apareado con un individuo que es homocigoto recesivo del mismo gen. La proporción de la descendencia con el fenotipo dominante respecto del recesivo se usa para determinar el genotipo del individuo con fenotipo dominante.

cruzamiento: intercambio de los segmentos correspondientes de las cromátidas de dos cromosomas homólogos durante la meiosis I; ocurre en el quiasma.

cuello de botella poblacional: resultado de un evento que hace que una población se vuelva extremadamente pequeña; puede causar deriva genética que resulte en cambios en las frecuencias alélicas y pérdida de variabilidad genética.

cuello uterino (cérvix): anillo de tejido conectivo en el extremo exterior del útero que conduce hacia la vagina.

cuerdas vocales: par de bandas de tejido elástico que se extiende a través de la abertura de la laringe y produce sonido cuando se fuerza aire entre ellas. Los músculos alteran la tensión sobre las cuerdas vocales y controlan el tamaño y la forma de la abertura, lo que a su vez determina si el sonido se produce y cuál será su altura.

cuerpo basal: estructura derivada de un centriolo que produce un cilio o flagelo y fija esta estructura en la membrana plasmática.

cuerpo calloso: banda de axones que conecta los dos hemisferios cerebrales de los vertebrados.

cuerpo celular: parte de una célula nerviosa donde se encuentra la mayoría de los organelos comunes; usualmente es el lugar de interacción de las entradas de información a la célula nerviosa.

cuerpo de Barr: cromosoma X inactivo y condensado en las células de mamíferos hembras; tiene dos cromosomas X.

cuerpo lúteo: en el ovario de los mamíferos, estructura que se deriva del folículo después de la ovulación y secreta las hormonas estrógeno y progesterona.

cuerpo polar: en la ovogénesis, célula pequeña, que contiene un núcleo pero casi nada de citoplasma, producido tanto en la primera división meiótica (del oocito primario) como en la segunda división meiótica (del oocito secundario).

curva de supervivencia: curva que resulta cuando el número de individuos de cada edad en una población se grafica contra su edad, por lo general expresada como porcentaje de su esperanza de vida máxima.

curva en J: curva en forma de J de una población en crecimiento exponencial en la que más individuos se unen a la población durante cada periodo sucesivo.

curva en S: curva de crecimiento en forma de S producida por crecimiento poblacional logístico, que por lo general describe una población de organismos introducida en una nueva área; consta de un periodo inicial de crecimiento exponencial, seguida por una tasa de crecimiento decreciente, y finalmente, estabilidad relativa alrededor de una tasa de crecimiento cero.

cutícula: recubrimiento ceroso o graso sobre la superficie de células epidérmicas aéreas de muchas plantas terrestres; ayuda a la retención del agua.

danza de las abejas: forma simbólica de comunicación usada por las abejas melíferas forrajeras para comunicar la ubicación de una fuente de alimento a sus compañeras en el panal.

deforestación: tala excesiva de los bosques. En años recientes, la deforestación ha ocurrido sobre todo en bosques tropicales, para hacer espacio a la agricultura.

demografía: estudio de los cambios en las cifras de los seres humanos al paso del tiempo, agrupados por regiones mundiales, edad, sexo, escolaridad y otras variables.

dendrita: ramificación que se extiende desde el cuerpo celular de una neurona; se especializa en responder a las señales provenientes del entorno exterior o de otras neuronas.

densodependiente: con referencia a un factor, como la depredación, dícese de lo que limita el tamaño de una población en mayor grado a medida que la densidad poblacional aumenta.

densoindependiente: con referencia a un factor, como las inundaciones o incendios, dícese de lo que limita el tamaño de una población sin que importe su densidad.

deposición ácida: deposición de ácido nítrico o sulfúrico, ya sea en forma de lluvia (lluvia ácida) o de partículas secas, como resultado de la producción de óxidos de nitrógeno o dióxido de azufre debido a la quema, sobre todo, de combustibles fósiles.

depósito: fuente principal y sitio de almacenamiento de un nutrimento en un ecosistema, por lo general en la parte abiótica.

depredación: acto de comer a otro organismo viviente.

depredador: organismo que come otros organismos.

deriva genética: cambio en las frecuencias alélicas de una población pequeña exclusivamente por azar.

dermis: capa de piel situada debajo de la epidermis; está compuesta por tejido conectivo y contiene vasos sanguíneos, músculos, terminaciones nerviosas y glándulas.

desarrollo: proceso por el cual un organismo avanza desde el óvulo fecundado, a la etapa adulta y a la muerte.

- desarrollo directo:** ruta de desarrollo en la que los descendientes nacen como versiones en miniatura del adulto y no cambian radicalmente de forma corporal conforme crecen y maduran.
- desarrollo indirecto:** ruta de desarrollo en la que un descendiente sufre cambios radicales en su estructura corporal conforme madura.
- desarrollo sustentable:** actividades humanas que satisfacen las necesidades actuales para una calidad de vida razonable sin exceder los límites de la naturaleza y sin comprometer la capacidad de las futuras generaciones para satisfacer sus necesidades.
- descomponedor:** organismo, por lo general un hongo o bacteria, que digiere material orgánico mediante la secreción de enzimas digestivas en el ambiente, y en el proceso libera nutrientes al entorno.
- desertificación:** proceso mediante el cual regiones relativamente secas, proclives a la sequía, se convierten en desiertos como resultado de una sequía y la explotación del suelo, por ejemplo, por abuso de pastoreo o tala inmoderada.
- desierto:** bioma en el que cada año caen menos de 25 centímetros de lluvia; se caracteriza por cactus, suculentas, y arbustos resistentes a las sequías ampliamente espaciados.
- desmosoma:** fuerte unión celular que mantiene unidas células adyacentes.
- desnaturalizada:** dicese de la proteína que tiene alterada la estructura secundaria y/o terciaria, mientras conserva invariable su secuencia de aminoácidos. Las proteínas desnaturalizadas ya no pueden realizar sus funciones biológicas.
- desnaturalizar:** perturbar la estructura secundaria y/o terciaria de una proteína dejando intacta su secuencia de aminoácidos. Las proteínas desnaturalizadas ya no pueden realizar sus funciones biológicas.
- desove:** método de fecundación externa en el que los progenitores macho y hembra arrojan los gametos en el agua, y los espermatozoides deben nadar para llegar a los óvulos.
- detritívoro:** uno de un diverso grupo de organismos, que varían de los gusanos a los buitres, que se alimentan con los desechos y restos de otros organismos muertos.
- deuterostomo:** animal con un modo de desarrollo embrionario en el que el celoma se deriva de una evaginación del intestino; es característico de equinodermos y cordados.
- diabetes mellitus:** enfermedad caracterizada por defectos en la producción, liberación o recepción de insulina; se caracteriza por altos niveles de glucosa en sangre, que fluctúan con el consumo de azúcar.
- diafragma:** en el aparato respiratorio, músculo en forma de domo que constituye el piso de la cavidad torácica; cuando el diafragma se contrae, se aplanan y agranda la cavidad torácica, lo que hace que el aire entre en los pulmones.
- diagrama de estructura etaria:** gráfica que muestra la distribución de machos y hembras en una población de acuerdo con los grupos de edades.
- diatomea:** miembro de un grupo protista que incluye organismos fotosintéticos con recubrimiento externo vítreo en dos partes; importantes organismos fotosintéticos de agua dulce y salada. Las diatomeas son parte de un grupo más grande conocido como estramenópilos.
- dicot:** abreviatura de dicotiledónea; un tipo de planta con flores caracterizadas por embriones con dos cotiledones que usualmente están modificados para almacenar alimentos.
- diferenciación:** proceso mediante el cual una célula se especializa en estructura y función.
- difusión:** movimiento neto de partículas de soluto desde una región de mayor concentración de soluto hacia otra de menor concentración, impulsada por un gradiente de concentración; puede ocurrir dentro de un líquido o a través de una barrera, como una membrana.
- difusión facilitada:** la difusión de moléculas a través de una membrana, auxiliada por poros o transportadores de proteínas incrustados en la membrana.
- difusión simple:** difusión de agua, gases disueltos y moléculas solubles en lípidos a través de la bicapa de fosfolípidos de la membrana celular.
- digestión:** proceso mediante el cual los alimentos se descomponen, física y químicamente, en moléculas que pueden absorber las células.
- digestión extracelular:** descomposición física y química de los alimentos que ocurre fuera de la célula, por lo general en una cavidad digestiva.
- digestión intracelular:** descomposición química de los alimentos dentro de células individuales.
- digestión mecánica:** proceso mediante el cual el alimento en el aparato digestivo se descompone físicamente en piezas más pequeñas.
- digestión química:** proceso mediante el cual las partículas de alimento dentro del aparato digestivo quedan expuestas a enzimas y otros fluidos digestivos que descomponen las moléculas grandes en subunidades más pequeñas.
- dinoflagelado:** miembro de un grupo protista que incluye organismos fotosintéticos en los que dos flagelos se proyectan a través de placas a modo de armaduras; abundan en los mares; pueden reproducirse con rapidez, lo que produce las “mareas rojas”. Los dinoflagelados son parte de un grupo más grande conocido como los alveolados.
- diploide:** dicese de una célula con pares de cromosomas homólogos.
- diplomonado:** miembro de un grupo protista caracterizado por dos núcleos y numerosos flagelos. Los diplomonados, que incluyen parásitos patógenos como *Giardia*, son parte de un grupo más grande conocido como los excavados.
- disacárido:** carbohidrato formado por el enlace covalente de dos monosacáridos.
- disco embrionario:** en el desarrollo embrionario humano, grupo plano de dos capas de células que separan la cavidad amniótica del saco vitelino; las células del disco producen la mayor parte del embrión en desarrollo.
- disco intercalado:** articulaciones que conectan las células del músculo cardíaco y sirven tanto para unir células adyacentes como para permitir el paso de las señales eléctricas entre éstas.
- disco Z:** estructura proteínica fibrosa a la cual se unen los filamentos delgados del músculo esquelético; forma la frontera de un sarcómero. También llamado *línea Z*.
- disolver:** proceso mediante el cual moléculas solventes rodean por completo y dispersan los átomos individuales o moléculas de otra sustancia, el soluto.
- distribución aleatoria:** distribución característica de las poblaciones en las cuales la probabilidad de encontrar un individuo es igual en todas partes de un área.
- distribución por grupos:** distribución característica de poblaciones en las cuales los individuos se organizan en grupos; los grupos pueden ser sociales o con base en la necesidad de un recurso localizado.
- distribución uniforme:** distribución característica de una población con un espaciamiento relativamente regular de los individuos, por lo común como resultado de comportamientos territoriales.
- distrofia muscular:** trastorno heredado, que casi exclusivamente se encuentra en hombres, en la cual proteínas distrofina defectuosas producen la degeneración de los músculos esqueléticos.
- división celular:** división de una célula en dos; es el proceso de reproducción celular.
- división celular meiótica:** meiosis seguida por citocinesis.
- división celular mitótica:** mitosis seguida por citocinesis.
- división parasimpática:** división del sistema nervioso autónomo que produce respuestas principalmente involuntarias relacionadas con el mantenimiento del funcionamiento corporal normal, como la digestión; con frecuencia se le llama *sistema nervioso parasimpático*.
- división simpática:** división del sistema nervioso autónomo que produce respuestas básicamente involuntarias que preparan al organismo para situaciones de estrés o de mucha energía; con frecuencia se llama *sistema nervioso simpático*.
- doble hélice:** forma de la molécula de ADN de dos cadenas; se parece a una escalera de caracol.
- dominancia incompleta:** patrón de herencia en el que el fenotipo heterocigoto es intermedio entre los dos fenotipos homocigotos.
- dominante:** un alelo que puede determinar por completo el fenotipo de los heterocigotos, de forma tal que son indistinguibles de los homocigotos individuales para ese alelo; en los heterocigotos, la expresión del otro alelo (recesivo) queda completamente enmascarada.
- dominio:** la categoría más amplia para clasificar a los organismos; los organismos se clasifican en tres dominios: Bacteria, Archaea y Eukarya.
- dominio apical:** fenómeno por el cual un brote inhibe el crecimiento de vástagos laterales.
- duodeno:** primera sección del intestino delgado, donde ocurre la mayor parte de la digestión; recibe el quimo del estómago, tampones y enzimas digestivas del páncreas, y bilis del hígado y de la vesícula biliar.

duramen: xilema secundario envejecido que por lo general ya no conduce agua o minerales, pero que contribuye a la firmeza del tronco de un árbol.

ecdisona: hormona esteroide que induce la muda en insectos y otros artrópodos.

ecología: estudio de las interrelaciones de los organismos entre ellos y con su ambiente no vivo.

economía ecológica: rama de la economía que intenta determinar el valor monetario de los servicios de los ecosistemas y comparar el valor monetario de los ecosistemas naturales con el valor monetario de las actividades humanas que pueden reducir los servicios que proporcionan los ecosistemas naturales.

ecosistema: todos los organismos y sus ambientes no vivos dentro de un área definida.

ectodermo: capa externa del tejido embrionario que da origen a estructuras como el cabello, la epidermis de la piel y el sistema nervioso.

ectotermo: animal que obtiene la mayor parte de su calor corporal a partir de su entorno; las temperaturas corporales de los ectotermos varían con la temperatura de sus alrededores.

efecto fundador: resultado de un acontecimiento en el cual una población aislada se funda por medio de un número pequeño de individuos; puede resultar en deriva genética si la frecuencia de los alelos en la población fundadora es diferente de la frecuencia de la población originaria.

efecto invernadero: proceso en el cual ciertos gases, como el dióxido de carbono y el metano atrapan como calor la energía solar en la atmósfera de un planeta; los vidrios de un invernadero producen un efecto de calentamiento similar. El resultado, el calentamiento global, que causa cambio climático, y aumenta por la producción de este tipo de gases por los seres humanos.

efector: parte del cuerpo (por lo general músculo o glándula) que ejecuta las respuestas indicadas por el sistema nervioso.

electroforesis en gel: técnica en la que moléculas (como fragmentos de ADN) se colocan en pocillos de una lámina delgada de material gelatinoso y se exponen a un campo eléctrico; las moléculas migran a través del gel a una velocidad determinada por ciertas características, principalmente su tamaño.

electrón: partícula subatómica, que se encuentra en una capa de electrones afuera del núcleo de un átomo, que porta una unidad de carga negativa y muy poca masa.

elemento: sustancia que no puede descomponerse, o convertirse, en otra sustancia más simple mediante reacciones químicas ordinarias.

elemento de vaso: una de las células del vaso del xilema; alargado, muerto en la madurez, con paredes celulares laterales gruesas para soporte, pero con paredes finales que o están extremadamente perforadas o faltan.

elemento del conducto criboso: en el floema, una de las células del conducto criboso.

eliminación: expulsión, a través del ano, y fuera del cuerpo, de los materiales no digeridos por el aparato digestivo.

embrión: en los animales, etapas de desarrollo que comienzan con la fecundación del óvulo y terminan con la eclosión del cascarón o el nacimiento; en los mamíferos, etapas iniciales en las que el animal en desarrollo no se parece todavía al adulto de su especie.

emigración: migración de individuos que abandonan un área.

encéfalo: parte del sistema nervioso central de los vertebrados que se encuentra dentro del cráneo.

energética: que pertenece a una reacción química que requiere una entrada de energía para desarrollarse; una reacción "ascendente".

endocitosis: proceso mediante el cual la membrana plasmática engulle material extracelular, con lo que forma sacos envueltos por membrana que entran en el citoplasma y en consecuencia mueven material al interior de la célula.

endocitosis mediada por receptor: ingesta selectiva de moléculas del fluido intersticial al enlazar a un receptor ubicado en una depresión recubierta sobre la membrana plasmática y estrangular parte de la depresión recubierta para formar una vesícula que se mueve hacia el citosol.

endodermis: capa interna de pequeñas células muy unidas de la corteza de una raíz, que forma un anillo alrededor del cilindro vascular; véase también *franja de Casper*.

endodermo: capa interna de tejido embrionario que da lugar a estructuras como el recubrimiento de los aparatos digestivo y respiratorio.

endoesqueleto: esqueleto interno rígido con articulaciones flexibles que permiten el movimiento.

endometrio: recubrimiento interno nutritivo del útero.

endosperma: tejido triploide de reserva alimenticia en las semillas de las plantas con flores que nutre al embrión en desarrollo.

endospora: estructura protectora en reposo de algunas bacterias con forma de bastón que resiste condiciones ambientales desfavorables.

endotermo: animal que obtiene la mayor parte de su calor corporal a partir de actividades metabólicas; por lo general, la temperatura corporal de los endotermos se mantiene relativamente constante dentro de un rango bastante amplio de temperaturas ambientales.

energía: la capacidad para realizar trabajo.

energía cinética: energía del movimiento; incluye luz, calor, movimiento mecánico y electricidad.

energía de activación: en una reacción química, energía necesaria para forzar la unión de las capas electrónicas de los reactivos, antes de la formación de los productos.

energía potencial: energía "almacenada", incluida la energía química (almacenada en las moléculas), la energía elástica (como la almacenada en un resorte) o la energía gravitacional (almacenada en la posición elevada de un objeto).

energía química: forma de energía potencial que se almacena en las moléculas y puede liberarse durante las reacciones químicas.

enfermedad autoinmune: trastorno en el que el sistema inmunitario ataca a las células o moléculas del propio organismo.

enfermedad de Huntington: trastorno genético incurable, causado por un alelo dominante que produce deterioro cerebral progresivo, lo cual da por resultado pérdida de la coordinación motriz, sacudidas, alteraciones de la personalidad y eventualmente la muerte.

enfermedad de transmisión sexual (ETS): enfermedad que se transmite de persona a persona mediante contacto sexual; también conocida como *infección de transmisión sexual (ITS)*.

enfermedad infecciosa emergente: enfermedad infecciosa (causada por un microbio) previamente desconocida, o enfermedad infecciosa ya conocida pero cuya frecuencia o severidad aumentó de manera notable en las últimas dos décadas.

enlace covalente: enlace químico entre átomos en el que se comparten electrones.

enlace covalente no polar: enlace covalente con igual compartición de electrones.

enlace covalente polar: enlace covalente con compartición desigual de electrones, de modo que un átomo es relativamente negativo y el otro es relativamente positivo.

enlace de hidrógeno: atracción débil entre un átomo de hidrógeno que lleva una carga positiva parcial (debido al enlace covalente polar con otro átomo) y otro átomo (oxígeno, nitrógeno o flúor) que lleva una carga negativa parcial; los enlaces de hidrógeno pueden formarse entre átomos de una molécula sola o de diferentes moléculas.

enlace disulfuro: enlace covalente formado entre los átomos de azufre de dos cisteínas en una proteína; por lo general hace que la proteína se doble al unir partes que normalmente están separadas.

enlace iónico: enlace químico formado por la atracción eléctrica entre iones con cargas positiva y negativa.

enlace peptídico: enlace covalente entre el nitrógeno del grupo amino del aminoácido y el carbono del grupo carboxilo de un segundo aminoácido, y que une los dos aminoácidos en un péptido o proteína.

enlace químico: atracción entre dos átomos o moléculas que tiende a mantenerlos unidos. Los tipos de enlace incluyen covalente, iónico y de hidrógeno.

entropía: medida del grado de aleatoriedad y desorden de un sistema.

envejecimiento: acumulación gradual de daños de las moléculas biológicas esenciales, en particular el ADN, tanto en el núcleo como en la mitocondria, lo que resulta en defectos en el funcionamiento celular, disminución de la salud y, finalmente, la muerte.

envoltura nuclear: sistema de doble membrana que rodea al núcleo de las células eucariontes; la membrana exterior usualmente es continua con el retículo endoplásmico.

enzima: catalizador biológico, por lo general una proteína, que acelera la velocidad de reacciones biológicas específicas.

enzima de restricción: enzima, normalmente aislada de bacterias, que corta la doble cadena del ADN en una secuencia específica de nucleótidos; la secuencia de nucleótidos que se corta difiere para diferentes enzimas de restricción.

- epicotilo:** parte del brote embrionario localizado sobre el punto de unión de los cotiledones, pero debajo de la punta del brote.
- epidermis:** en los animales, tejido epitelial estratificado especializado que forma la capa externa de la piel; en las plantas, capa externa de las células de hojas, raíces jóvenes o tallos jóvenes.
- epidídimo:** serie de conductos que conectan y reciben a los espermatozoides de los túbulos seminíferos y los vacían en el vaso deferente.
- epigenética:** estudio de los mecanismos mediante los cuales las células y los organismos cambian la expresión y la función génicas sin cambiar la secuencia base de su ADN; por lo general, los controles epigenéticos sobre la expresión del ADN involucran modificación del ADN, modificación de las proteínas cromosómicas, o la alteración de la transcripción o la traducción a través de acciones de no codificación de moléculas de ARN.
- epiglotis:** estructura de cartílago en la parte inferior de la faringe que cubre la abertura hacia la laringe durante la deglución; dirige el alimento hacia el esófago.
- epinefrina:** hormona, producida por la médula adrenal, que se libera en respuesta al estrés y que estimula diversas respuestas, incluidos la liberación de glucosa desde el hígado y el aumento de la frecuencia cardíaca.
- epitelio estratificado:** tipo de tejido epitelial compuesto por varias capas celulares, por lo general fuerte e impermeable; se encuentra principalmente en la superficie de la piel.
- epitelio simple:** tipo de tejido epitelial, de una capa celular de espesor, que reviste muchos órganos huecos como los de los aparatos respiratorio, digestivo, urinario, reproductivo y circulatorio.
- eritrocito:** glóbulo rojo que contiene hemoglobina, proteína que se une con el oxígeno, y por tanto lo transporta en el sistema circulatorio.
- eritropoyetina:** hormona producida por los riñones en respuesta a la falta de oxígeno; estimula la producción de glóbulos rojos en la médula ósea.
- escala pH:** escala, con valores de 0 a 14, que se usa para medir la acidez relativa de una solución; a pH 7, una solución es neutra; un pH de 0 a 7 es ácido; y un pH de 7 a 14 es básico; cada unidad de la escala representa un aumento de diez veces en la concentración de H⁺.
- esclerénquima:** tejido formado a partir de esclerénquima, con paredes gruesas y endurecidas. Por lo general, la esclerénquima muere al llegar a la madurez y usualmente sostiene o protege el cuerpo de la planta.
- esclerótica:** capa dura de tejido conectivo blanco que cubre la parte exterior del globo ocular y forma la parte blanca del ojo.
- escroto:** en los machos de los mamíferos, bolsa de piel que contiene los testículos.
- esfínter:** anillo circular de músculo que rodea una estructura tubular, como el esófago, el estómago o el intestino; la contracción y relajación de un esfínter controla el movimiento de materiales a través del conducto.
- esfínter precapilar:** anillo de músculo liso entre una arteriola y un capilar que regula el flujo de sangre en el lecho capilar.
- esófago:** porción muscular tubular del aparato digestivo de los mamíferos, situada entre la faringe y el estómago; en el esófago no se produce ninguna digestión.
- espacio intermembranoso:** espacio lleno de fluido entre las membranas interna y externa de una mitocondria.
- especiación:** proceso de formación de especies, en el que una especie se divide en dos o más especies.
- especiación alopatrica:** proceso por el cual surgen especies nuevas después de la separación física de partes de una población (aislamiento geográfico).
- especiación simpátrica:** proceso mediante el cual surgen nuevas especies en poblaciones que no están físicamente divididas; el aislamiento genético requerido para la especiación simpátrica puede deberse a aislamiento ecológico o a aberraciones cromosómicas (como la poliploidía).
- especie:** unidad básica de la clasificación taxonómica, que consta de una población o grupo de poblaciones que evolucionan por separado a partir de otras poblaciones. En los organismos que se reproducen sexualmente, una especie puede definirse como una población o grupo de poblaciones cuyos miembros se cruzan de manera libre entre sí bajo condiciones naturales, mas no se cruzan con miembros de otras poblaciones.
- especie amenazada:** todas las especies clasificadas como en peligro crítico, en peligro o vulnerable.
- especie clave:** especie cuya influencia sobre la estructura de la comunidad es mayor que lo que sugeriría su abundancia.
- especie en peligro:** especie que enfrenta un alto riesgo de extinción en estado silvestre, en el futuro cercano.
- especie en peligro crítico:** especie que enfrenta un riesgo extremo de extinción en la vida silvestre, en el futuro inmediato.
- especie invasora:** organismos con un alto potencial biótico que se introducen (deliberada o accidentalmente) en ecosistemas donde no evolucionaron, donde encuentran poca resistencia ambiental y tienden a desplazar especies nativas.
- especie selección K:** especie que usualmente vive en un ambiente estable y con frecuencia desarrolla un tamaño poblacional cercano a la capacidad de carga de dicho ambiente. Las especies selección K maduran con lentitud, tienen una esperanza de vida elevada, producen menor número de descendientes bastante grandes y ofrecen significativo cuidado paterno o nutrimentos a los descendientes, de modo que un gran porcentaje de los descendientes viven hasta la madurez.
- especie selección r:** especie que casi siempre vive en ambientes rápidamente cambiantes e impredecibles, y que por lo general no tiene tamaños poblacionales que se aproximen a la capacidad de carga. Las especies selección r por lo general maduran con rapidez, tienen una vida corta, producen gran cantidad de descendientes pequeños y ofrecen poco cuidado paterno, de modo que la mayor parte de la descendencia muere antes de alcanzar la madurez.
- especie vulnerable:** especie que es probable se ponga en peligro a menos que mejoren las condiciones que amenazan su supervivencia.
- espectro electromagnético:** rango de todas las posibles longitudes de radiación electromagnética, desde las longitudes de onda mayores que las ondas de radio, a las microondas, infrarrojo, luz visible, ultravioleta, rayos X y rayos gamma.
- espermátide:** célula haploide derivada, mediante meiosis II, del espermatoocito secundario; se diferencia en el espermatozoide maduro.
- espermatoocito primario:** célula diploide, derivada del espermatogonio mediante crecimiento y diferenciación, que experimenta división celular meiótica, y produce cuatro espermatozoides.
- espermatoocito secundario:** gran célula haploide derivada por meiosis I del espermatoocito primario diploide.
- espermátforo:** paquete de espermatozoides formado por los machos de algunos invertebrados; el espermátforo se introduce en el aparato reproductivo de la hembra, donde libera sus espermatozoides.
- espermátogénesis:** proceso por el que se forman células espermáticas.
- espermatogonio:** célula diploide, que recubre las paredes de los túbulos seminíferos, que da lugar al espermatoocito primario.
- espermatozoide:** gameto masculino haploide, por lo general pequeño, móvil y con poco citoplasma.
- espiráculo:** abertura en la pared corporal de los insectos por la que entra aire a la tráquea.
- espora:** (1) en plantas y hongos, célula haploide capaz de desarrollarse para convertirse en adulto sin fundirse con otra célula (sin fecundación); (2) en bacterias y algunos otros organismos, etapa del ciclo de vida que es resistente a condiciones ambientales extremas.
- esporangio:** estructura en la cual se producen esporas.
- esporofito:** etapa diploide multicelular en el ciclo de vida de una planta; produce esporas asexuales haploides a través de meiosis.
- esqueleto:** estructura de soporte para el cuerpo, sobre la cual actúan los músculos para cambiar la configuración del cuerpo; puede ser externo o interno.
- esqueleto apendicular:** parte del esqueleto que consta de los huesos de las extremidades y sus uniones con el esqueleto axial; por tanto, el esqueleto apendicular consta de las fajas pectoral y pélvica y de los brazos, piernas, manos y pies.
- esqueleto axial:** esqueleto que forma el eje corporal e incluye el cráneo, la columna vertebral y la caja torácica.
- esqueleto hidrostático:** en los animales invertebrados, estructura corporal en la que compartimentos llenos de fluido proporcionan sostén para el cuerpo y cambian de forma por la acción de los músculos, que alteran la forma y posición del cuerpo del animal o hacen que el animal se mueva.
- estambre:** estructura reproductiva masculina de una flor, que consta de un filamento y una antera, donde se desarrollan granos de polen.
- esterilización:** método de anticoncepción, generalmente permanente, en el que se interrumpen las vías a través de las cuales deben pasar los espermatozoides (vaso deferente) o el óvulo (oviducto); forma más efectiva de anticoncepción.
- esteroide:** lípido que consta de cuatro anillos de carbono fusionados, que tiene unidos varios grupos funcionales.

estigma: punta del carpelo que atrapa el polen.

estilo: vaina que conecta el estigma de un carpelo con el ovario en su base.

estoma: abertura ajustable en la epidermis de una hoja o tallo joven, rodeada por un par de células guardianas, que regulan la difusión de dióxido de carbono y agua hacia y desde la hoja o tallo.

estómago: saco muscular entre el esófago y el intestino delgado donde se almacena alimento y se descompone mecánicamente, y en el cual comienza la digestión de proteínas.

estramenópilo: miembro de Stramenopila, un clado protista grande. Los estramenópilos se caracterizan por proyecciones a modo de vellosidades en sus flagelos; incluyen a los mohos mucilaginosos, las diatomeas y las algas marrón.

estribo: tercero de los huesecillos del oído medio que une la membrana timpánica con la ventana oval; está directamente conectado a la ventana oval.

estrógeno: hormona sexual femenina, producida por células foliculares del ovario, que estimula el desarrollo del folículo, la ovogénesis, el desarrollo de características sexuales secundarias y el crecimiento del revestimiento uterino.

estroma: material semifluido dentro de los cloroplastos donde se encuentran los tilacoides; sitio de reacciones del ciclo de Calvin.

estructura análoga: estructuras que tienen funciones similares y aspecto superficial parecido, pero anatomía muy diferente, como las alas de los insectos y de las aves. Las semejanzas son el resultado de presiones ambientales similares en vez de un ancestro común.

estructura cuaternaria: compleja estructura tridimensional de una proteína que consta de más de una cadena de péptidos.

estructura homóloga: estructura que puede diferir en función pero que tiene anatomía similar, presumiblemente porque los organismos que las poseen descendieron de ancestros comunes.

estructura primaria: secuencia de aminoácidos de una proteína.

estructura secundaria: estructura regular repetida que asume una cadena de proteínas y que se mantiene unida mediante enlaces de hidrógeno; por ejemplo, una hélice.

estructura terciaria: la compleja estructura tridimensional de una sola cadena peptídica; se mantiene en su lugar mediante enlaces disulfuro entre cisteínas.

estructura vestigial: estructura que es el remanente evolutivo de la estructura que realizó una función útil en un ancestro, pero que en la actualidad o es inútil o se utiliza en una forma diferente.

estuario: humedal formado donde un río se encuentra con el mar; la salinidad es muy variable, pero menor que en agua de mar y mayor que en agua dulce.

etileno: hormona vegetal que promueve la maduración de algunos frutos y la caída de hojas y frutos; promueve la senescencia de las hojas.

eucarionte: organismo con células eucariontes; son eucariontes las plantas, los animales, los hongos y las protistas. Dicese de las células de los organismos del dominio Eukarya que tienen el material genético encerrado dentro de un núcleo envuelto por una membrana y contiene otros organelos membranosos.

euglénido: miembro de un grupo protista caracterizado por tener uno o más flagelos a modo de látigos, que se usan para la locomoción, y por un fotoreceptor, que detecta la luz. Los euglénidos son fotosintéticos y son parte de un grupo más grande conocido como euglenozoos.

euglenozoo: miembro del clado protista Euglenozoa. Los euglenozoos se caracterizan por tener membranas mitocondriales que bajo el microscopio parecen tener forma de una pila de discos; incluyen a los euglénidos y los cinetoplastidos.

Eukarya: uno de los tres dominios de la vida; consta de todos los eucariontes (plantas, animales, hongos y protistas).

evolución: (1) la descendencia de los organismos modernos, con modificación, a partir de formas de vida previas; (2) teoría que afirma que todos los organismos están relacionados mediante antepasados comunes y que han cambiado al paso del tiempo; (3) cualquier cambio en la composición genética (las proporciones de diferentes genotipos) en una población, de una generación a la siguiente.

evolución convergente: evolución independiente de estructuras semejantes entre organismos no relacionados como resultado de presiones ambientales parecidas; véase también *estructuras análogas*.

excavado: miembro de los Excavata, un clado protista. Los excavados, que por lo general carecen de mitocondrias, incluyen a los diplomonados y los parabasalidos.

excreción: eliminación de sustancias de desecho del cuerpo; puede ocurrir desde el aparato digestivo, las glándulas cutáneas, el aparato urinario o los pulmones.

exergónica: perteneciente a una reacción química que libera energía (ya sea como calor o en forma de aumento de entropía); una reacción "descendente".

exhalación: el acto de liberar aire de los pulmones, lo cual resulta de una relajación de los músculos respiratorios.

exocitosis: proceso en el que material intracelular está encerrado dentro de un saco rodeado por una membrana que se desplaza hacia la membrana plasmática y se fusiona con ella para liberar el material fuera de la célula.

exoesqueleto: esqueleto externo rígido que sostiene el cuerpo, protege los órganos internos y tiene articulaciones flexibles que permiten el movimiento.

exón: segmento de ADN en un gen eucarionte que codifica los aminoácidos de una proteína; véase también *intrón*.

experimento: en el método científico, uso de observaciones o manipulaciones controladas cuidadosamente para poner a prueba las predicciones generadas en una hipótesis.

extensor: músculo que estira (aumenta el ángulo de) una articulación.

extinción: muerte de todos los miembros de una especie.

extinción en masa: extinción relativamente súbita de muchas especies, pertenecientes a múltiples grupos taxonómicos principales, como resultado de cambios ambientales. El registro fósil revela cinco extinciones masivas durante el tiempo geológico.

factor de crecimiento: moléculas pequeñas, por lo general proteínas o esteroides, que se enlazan a receptores sobre o en las células blanco y aumentan su tasa de división o diferenciación celular.

fagocito: tipo de célula del sistema inmunitario que destruye los microbios invasores usando fagocitosis para engullir y digerir los microbios. También se conoce como *célula fagocítica*.

fagocitosis: tipo de endocitosis en el que extensiones de una membrana plasmática engullen partículas extracelulares, las encierran en un saco con membrana, y las transportan hacia el interior de la célula.

familia: en la clasificación de Linneo, rango taxonómico compuesto por géneros relacionados. Las familias estrechamente relacionadas constituyen un orden.

faringe: en los vertebrados, cámara que está localizada en la parte posterior de la boca y que comparten el aparato digestivo y el respiratorio; en algunos invertebrados, porción del aparato digestivo justo detrás de la boca.

fecundación interna: unión del espermatozoide y el óvulo dentro del cuerpo de la hembra.

felógeno: meristema lateral de las raíces y tallos leñosos que produce células de corcho.

fenotipo: características físicas de un organismo; puede definirse como la apariencia externa (como la coloración de una flor), como comportamiento o en términos moleculares (como las glucoproteínas de los eritrocitos).

fermentación: reacciones anaerobias que convierten el ácido pirúvico producido por glucólisis en ácido láctico o alcohol y CO₂, con el uso de iones de hidrógeno y electrones del NADH; la principal función de la fermentación es regenerar el NAD⁺, de modo que la glucólisis pueda continuar bajo condiciones anaerobias.

fermentación alcohólica: tipo de fermentación en la que el piruvato se convierte en etanol (un tipo de alcohol) y dióxido de carbono, mediante iones hidrógeno y electrones del NADH; la principal función de la fermentación alcohólica es regenerar el NAD⁺, de modo que continúe la glucólisis en condiciones anaerobias.

fermentación láctica: reacciones anaerobias que convierten el ácido pirúvico producido por glucólisis en ácido láctico, con el uso de iones de hidrógeno y electrones provenientes del NADH; la principal función de la fermentación del ácido láctico es regenerar NAD⁺, de modo que la glucólisis pueda continuar bajo condiciones anaerobias.

feromona: químico producido por un organismo que altera el comportamiento o estado fisiológico de otro miembro de la misma especie.

fertilidad a nivel del reemplazo (FNR): número promedio de descendientes por hembra que se requiere para mantener una población estable.

fertilización: fusión de los gametos haploides masculino y femenino para formar un cigoto.

fertilización cruzada: unión del espermatozoide y el óvulo de dos individuos de la misma especie.

- fertilización doble:** en las plantas con flores, fusión de dos núcleos espermáticos con los núcleos de dos células del gametofito femenino. Un núcleo espermático se fusiona con el óvulo para formar el cigoto; el segundo núcleo espermático se fusiona con los dos núcleos haploides de la célula central para formar una célula endospermica triploide.
- fertilización externa:** unión del espermatozoide y el óvulo fuera del cuerpo de los progenitores.
- feto:** etapas tardías del desarrollo embrionario de los mamíferos (después del segundo mes en el caso de los seres humanos), cuando el animal en desarrollo comienza a parecerse al adulto de la especie.
- fibra muscular:** célula muscular individual.
- fibrilación:** contracción rápida, no coordinada e ineficaz de las células del músculo cardíaco.
- fibrina:** proteína de coagulación formada en la sangre en respuesta a una herida; se une con otras moléculas de fibrina y suministra una matriz alrededor de la cual se forma el coágulo.
- fibrinógeno:** forma inactiva de la proteína de coagulación fibrina. El fibrinógeno se convierte en fibrina por la acción de la enzima trombina, que se produce en respuesta a una herida.
- fiebre:** elevación de la temperatura corporal causada por químicos (pirógenos) producidos por los leucocitos en respuesta a una infección.
- fijación del carbono:** proceso por el cual el carbono derivado del dióxido de carbono es capturado en moléculas orgánicas durante la fotosíntesis.
- fijación del nitrógeno:** proceso que combina nitrógeno atmosférico con hidrógeno para formar amoníaco (NH_3).
- filamento:** en la flores, el pedúnculo del estambre, que lleva una antera en su punta.
- filamento delgado:** en el sarcómero, hebra de proteína que interactúa con los filamentos gruesos, lo que produce contracción muscular; compuesto principalmente de actina, más las proteínas accesorias troponina y tropomiosina.
- filamento grueso:** en el sarcómero, haz de miosina que interactúa con los filamentos delgados, lo que produce contracción muscular.
- filamento intermedio:** parte del citoesqueleto de las células eucariontes que está compuesto por varios tipos de proteínas y probablemente su función principal sea la de sostén.
- filo:** en la clasificación de Linneo, rango taxonómico compuesto por clases relacionadas. Los filos relacionados constituyen un reino.
- filogenia:** historia evolutiva de un grupo de especies.
- filtración:** en la cápsula de Bowman de las nefronas de los riñones, proceso por el que la sangre se bombea bajo presión a través de los capilares permeables del glomérulo, con lo que se expulsan agua y pequeños solutos, incluidos desechos y nutrientes.
- filtrado:** fluido producido por filtración; en los riñones, el fluido producido por la filtración de la sangre a través de los capilares glomerulares.
- fisión procarionte:** proceso mediante el cual una sola bacteria se divide a la mitad, lo que produce dos descendientes idénticos.
- fitocromo:** pigmento vegetal sensible a la luz que media muchas respuestas de la planta a la luz, incluidas la floración, el alargamiento de los tallos y la germinación de las semillas.
- fitoplancton:** protistas fotosintéticos que abundan en ambientes marinos y de agua dulce.
- flagelo:** extensión móvil, larga y con forma de cabello, de la membrana plasmática; en las células eucariontes, contiene microtúbulos dispuestos en un patrón de 9 + 2. El movimiento de los flagelos impulsa a algunas células a través de fluidos.
- flavina adenina dinucleótido (FAD o FADH):** molécula transportadora de electrones producida en la matriz mitocondrial durante el ciclo de Krebs; posteriormente dona electrones a la cadena de transporte de electrones.
- flexor:** músculo que flexiona (o disminuye el ángulo de) una articulación.
- floema:** tejido conductor de las plantas vasculares que transporta una solución concentrada de azúcares (principalmente sacarosa) y otras moléculas orgánicas a lo largo de la planta.
- flor:** estructura reproductiva de una planta angiosperma.
- flor completa:** flor que tiene las cuatro partes florales (sépalos, pétalos, estambre y carpelos).
- flor imperfecta:** flor a la que le faltan o el estambre o los carpelos.
- flor incompleta:** flor a la que le falta una de las cuatro partes florales (sépalos, pétalos, estambre o carpelo).
- florigeno:** una de un grupo de hormonas vegetales que pueden estimular o inhibir la floración en respuesta a la duración del día.
- fluido:** cualquier sustancia cuyas moléculas pueden fluir libremente una sobre otra; el "fluido" puede describir líquidos, membranas celulares y gases.
- fluido intersticial:** fluido que baña las células del cuerpo; en los mamíferos, sale de los capilares y es semejante en composición al plasma sanguíneo, pero carece de las proteínas grandes que se encuentran en el plasma.
- flujo génico:** movimiento de alelos de una población a otra debida al movimiento de los organismos individuales o de sus gametos.
- flujo masivo:** movimiento al unísono de muchas moléculas de un gas o líquido desde una zona de mayor presión hasta otra de menor presión.
- foliculo:** en el ovario de las hembras de los mamíferos, el oocito y las células accesorias que lo rodean.
- foliculo piloso:** grupo de células epiteliales especializadas ubicadas en la dermis de la piel de los mamíferos y que producen vello.
- foraminífero:** miembro de un grupo protista caracterizado por presentar pseudópodos e intrincadas conchas de carbonato de calcio. En general, los foraminíferos son acuáticos (principalmente marinos) y son parte de un grupo más grande conocido como rhizarios.
- formación reticular:** red difusa de neuronas que se extiende desde el rombencéfalo, a través del mesencéfalo y hasta la porción inferior del prosencéfalo; participa en el filtrado de la información sensorial y regula qué información se retransmite a los centros conscientes del cerebro para mayor atención.
- fosfolípido:** lípido que consta de un glicerol enlazado a dos ácidos grasos y un grupo fosfato, que porta otro grupo de átomos, usualmente con carga y nitrogenado. Una doble capa de fosfolípidos es un componente de todas las membranas celulares.
- fósil:** restos de un organismo muerto, usualmente conservados en roca. Los fósiles pueden ser huesos o madera petrificada, conchas, huevos, heces; impresiones de formas corporales, como plumas, piel u hojas; o marcas dejadas por los organismos, como huellas.
- fotón:** la unidad mínima de energía luminosa.
- fotopigmento:** sustancia química en una célula fotorreceptora que, cuando es tocada por la luz, cambia de forma y produce una respuesta en la célula.
- fotorreceptor:** célula receptora que responde a la luz; en los vertebrados, bastones y conos.
- fotorrespiración:** serie de reacciones en las plantas en las que el O_2 reemplaza al CO_2 durante el ciclo de Calvin, lo que impide la fijación de carbono; este proceso dispendioso domina cuando las plantas C_3 son forzadas a cerrar sus estomas para evitar la pérdida de agua.
- fotosíntesis:** serie completa de reacciones químicas en la que la energía de la luz se usa para sintetizar moléculas orgánicas de alta energía, por lo general carbohidratos, a partir de moléculas inorgánicas de baja energía, generalmente dióxido de carbono y agua.
- fotosistema:** en las membranas tilacoides, grupo de clorofila, moléculas de pigmento accesorio, proteínas y otras moléculas que en conjunto capturan energía luminosa, transfieren parte de la energía a los electrones y transfieren los electrones energéticos a una cadena adyacente de transporte de electrones.
- fototropismo:** crecimiento con respecto a la dirección de la luz.
- fóvea:** en la retina de los vertebrados, región central donde se enfocan las imágenes; contiene conos estrechamente unidos.
- fragmentación:** mecanismo de reproducción asexual en el que un animal divide su cuerpo y los trozos resultantes regeneran las partes faltantes de un cuerpo completo.
- fragmentación del hábitat:** proceso por el cual el desarrollo y las actividades humanas producen parches de hábitats silvestres que no son suficientemente grandes como para sostener mínimas poblaciones viables.
- fragmento de restricción:** pieza de ADN que se aísla mediante clivaje, con enzimas de restricción, de un trozo más grande de ADN.
- frecuencia alélica:** para cualquier gen dado, proporción relativa de cada alelo de dicho gen en una población.
- frecuencia cardíaca:** número de ciclos cardíacos (latidos) por minuto.
- fruto:** en las plantas con flores, el ovario maduro (más, en algunos casos, otras partes de la flor) que contiene las semillas.

fuelle: en las plantas, cualquier estructura que sintetiza azúcar de manera activa, y desde la cual se transportará el floema.

gameto: célula sexual haploide, por lo general espermatozoide u óvulo, que se forma en los organismos de reproducción sexual.

gametofito: etapa haploide multicelular en el ciclo vital de las plantas.

ganglio: agrupamiento de neuronas.

ganglio linfático: pequeña estructura ubicada sobre un vaso linfático, que contiene macrófagos y linfocitos (células B y T). Los macrófagos filtran la linfa mediante la remoción de microbios; los linfocitos son los principales componentes de la respuesta inmunitaria adaptativa a las infecciones.

ganglio radical dorsal: ganglio, ubicado sobre la rama dorsal (sensorial) de cada nervio espinal, que contiene los cuerpos celulares de las neuronas sensoriales.

ganglios basales: grupos de neuronas en el interior del cerebro, más la sustancia negra del mesencéfalo, que funcionan en el control del movimiento. El daño o degeneración de uno o más ganglios basales causa trastornos como la enfermedad de Parkinson y la enfermedad de Huntington.

gas de invernadero: gas, como el dióxido de carbono o el metano, que atrapa como calor la energía solar en la atmósfera de un planeta; gas que participa en el efecto invernadero.

gastrina: hormona producida por el estómago que estimula las secreciones ácidas en respuesta a la presencia de alimento.

gástrula: en el desarrollo animal, un embrión con tres capas celulares: ectodermo, mesodermo y endodermo. La capa del endodermo por lo general encierra el intestino primitivo.

gastrulación: proceso mediante el cual una blástula se desarrolla para convertirse en una gástrula, e incluye la formación de endodermo, ectodermo y mesodermo.

gemación: reproducción asexual mediante el crecimiento de copias en miniatura, o yemas, del animal adulto en el cuerpo del progenitor. El producto se separa para comenzar vida independiente.

gen: la unidad de la herencia; un segmento de ADN ubicado en un lugar particular sobre un cromosoma que por lo general codifica la información para la secuencia de aminoácidos de una proteína y, por tanto, un rasgo particular.

gen estructural: en el operón procarionte, gen que codifica enzimas u otras proteínas celulares.

gen homeobox: secuencia de ADN que codifica para una proteína de factor de transcripción que activa o inactiva muchos otros genes que controlan el desarrollo de grandes partes específicas del cuerpo.

gen regulador: en procariontes, gen que codifica una proteína que se enlaza al operador de uno o más operones, que controlan la capacidad del ARN polimerasa para transcribir los genes estructurales del operón.

generación espontánea: hipótesis de que los organismos vivientes pueden surgir a partir de materia no viviente.

género: en la clasificación de Linneo, rango taxonómico compuesto por especies relacionadas. Los géneros estrechamente relacionados constituyen una familia.

genotipo: composición genética de un organismo; los alelos reales de cada gen que porta el organismo.

germinación: crecimiento y desarrollo de una semilla, espora o grano de polen.

ghrelina: hormona peptídica secretada por el estómago, que actúa vía el hipotálamo para estimular el hambre.

giberelina: una de un grupo de hormonas vegetales que estimulan la germinación de las semillas, el desarrollo de los frutos, la floración, la división celular y la elongación de los tallos.

gimnosperma: planta de semillas sin flores, como las coníferas, gnetofitas, cicadas y el ginkgo.

giro: patrón aproximadamente circular de las corrientes marinas, que se forma porque los continentes interrumpen el flujo de las corrientes; en el hemisferio norte rotan en el sentido de las manecillas del reloj; en el hemisferio sur, en sentido contrario.

glándula: agrupamiento de células especializadas para secretar sustancias como sudor, moco, enzimas y hormonas.

glándula adrenal: glándula endocrina de los mamíferos adyacente al riñón; secreta hormonas que funcionan en la regulación del agua y las sales y en la respuesta ante el estrés.

glándula bulbouretral: en los mamíferos machos, glándula que secreta un fluido mucoso básico que forma parte del semen.

glándula endocrina: glándula sin conductos, productora de hormonas, que consta de células que liberan sus secreciones en el fluido intersticial, desde donde las secreciones se difunden hacia capilares cercanos; la mayoría de las glándulas endocrinas están compuestas por células epiteliales.

glándula exocrina: glándula que libera sus secreciones en conductos que llevan al exterior del cuerpo o a una cavidad corporal, como el aparato digestivo o el reproductivo; la mayoría de las glándulas exocrinas están compuestas por células epiteliales.

glándula gástrica: una de numerosas glándulas pequeñas en el recubrimiento estomacal; contiene células que secretan moco, ácido clorhídrico o pepsinógeno (la forma inactiva de la proteasa pepsina).

glándula mamaria: glándula productora de leche que usan las hembras mamíferos para nutrir a sus crías.

glándula paratiroides: una de cuatro pequeñas glándulas endocrinas, situadas en la superficie de la tiroides, que producen la hormona paratiroidea, que (con la calcitonina del tiroides) regulan la concentración del ión calcio en la sangre.

glándula pineal: pequeña glándula dentro del cerebro que secreta melatonina; controla los ciclos reproductivos estacionales de algunos mamíferos.

glía: células del sistema nervioso que suministran nutrientes a las neuronas, regulan la composición del fluido intersticial en el cerebro y la médula espinal, modulan la comunicación entre neuronas y aíslan los axones, con lo que aceleran la conducción de potenciales de acción. También se les conoce como *células gliales*.

glicerol: alcohol de tres carbonos al que, mediante enlaces covalentes, se unen ácidos grasos para formar grasas y aceites.

glomeromiceto: miembro del clado de hongos Glomeromycota, que incluye especies que forman asociaciones de micorriza con las raíces de las plantas y que forma estructuras ramificadas como arbustos dentro de las células vegetales.

glomérulo: densa red de capilares con paredes delgadas, situado dentro de la cápsula de Bowman de cada nefrona del riñón, donde la presión de la sangre fuerza al agua y pequeños solutos, incluidos desechos y nutrientes, a pasar a través de las paredes capilares hacia la nefrona.

glucagón: hormona, secretada por el páncreas, que aumenta el azúcar en la sangre al estimular la degradación del glucógeno (en glucosa) en el hígado.

glucocorticoide: clase de hormonas, liberadas por la corteza adrenal en respuesta a la presencia de ACTH, que pone a disposición del cuerpo energía adicional al estimular la síntesis de la glucosa.

glucógeno: polímero de glucosa enormemente ramificado que los animales almacenan en músculos e hígado, y metabolizan como fuente de energía.

glucólisis: reacciones, realizadas en el citoplasma, que descomponen la glucosa en dos moléculas de ácido pirúvico, lo que produce dos moléculas de ATP; no requiere oxígeno, pero puede producirse cuando hay oxígeno presente.

glucoproteína: proteína que lleva unido un carbohidrato.

glucosa: el monosacárido más común, con la fórmula molecular $C_6H_{12}O_6$; la mayoría de los polisacáridos, incluidos celulosa, almidón y glucógeno, están hechos de subunidades de glucosa unidos mediante enlaces covalentes.

gónada: órgano donde se forman las células reproductoras; en los machos, los testículos; y en las hembras, los ovarios.

gonadotropina coriónica: hormona secretada por el corion (una de las membranas fetales) que mantiene la integridad del cuerpo lúteo al comienzo del embarazo.

gonorrea: enfermedad bacteriana de transmisión sexual de los órganos reproductivos; si no se trata, produce esterilidad.

gradiente: diferencia de concentración, presión o carga eléctrica entre dos regiones.

gradiente de concentración: diferencia en la concentración de un soluto entre diferentes regiones dentro de un fluido o a través de una barrera, como una membrana.

granas: pilas de membranas tilacoides que forman discos que rodean el espacio tilacoide dentro del cloroplasto.

grano de polen: gametofito masculino de una planta con semillas.

grasa (molecular): lípido compuesto de tres ácidos grasos saturados unidos al glicerol mediante enlaces covalentes; las grasas son sólidas a temperatura ambiente.

grasa trans: tipo de grasa, producida durante el proceso de hidrogenización de aceites, que puede aumentar el riesgo de una enfermedad cardíaca. Los ácidos grasos de grasas trans incluyen una inusual configuración de enlaces dobles que usualmente no se encuentran en las grasas de origen biológico.

gravitropismo: crecimiento con respecto a la dirección de la gravedad.

- grupo funcional:** uno de varios grupos de átomos que usualmente se encuentran en una molécula orgánica, incluidos hidrógeno y los grupos hidroxilo, amino, carboxilo y fosfato, que determinan las características y reactividad química de la molécula.
- guanina (G):** base nitrogenada que se encuentra tanto en el ADN como en el ARN; se abrevia G.
- habituación:** tipo de aprendizaje simple caracterizado por un declive en la respuesta a un estímulo repetido.
- haploide:** dicese de una célula que tiene sólo un miembro de cada par de cromosomas homólogos.
- haz vascular:** conjunto de xilema y floema en las hojas y tallos; en las hojas, usualmente se denomina *vena*.
- heces:** material de desecho semisólido que permanece en el intestino al terminar la absorción y que se evacua por el ano. Las heces contienen sobre todo desechos no digeribles y bacterias.
- hélice:** estructura secundaria de una proteína, parecida a un resorte.
- hemisferio cerebral:** una de las dos mitades casi simétricas del cerebro, conectado mediante una gruesa banda de axones, el cuerpo caloso.
- hemocoele:** cavidad en el cuerpo de ciertos invertebrados donde un fluido, llamado hemolinfa, baña directamente los tejidos; parte de un sistema circulatorio abierto.
- hemodiálisis:** procedimiento que simula la función renal en individuos con riñones dañados o ineficaces; la sangre se saca del cuerpo, se filtra de manera artificial y se regresa al cuerpo.
- hemofilia:** enfermedad recesiva ligada a los cromosomas sexuales en la que la sangre no coagula normalmente.
- hemoglobina:** proteína con hierro que da a los glóbulos rojos su color; se une al oxígeno en los pulmones y lo libera en los tejidos.
- hemolinfa:** en animales con sistema circulatorio abierto, fluido que se encuentra dentro del hemocoele y que baña a todas las células del cuerpo, con lo que cumple funciones tanto de sangre como de fluido intersticial.
- hendidura branquial:** una de una serie de aberturas ubicadas justo atrás de la boca, que conectan la garganta con el ambiente exterior; presente (en alguna etapa de la vida) en todos los cordados.
- hendidura sináptica:** en una sinapsis, pequeña brecha entre las neuronas presináptica y postsináptica.
- herbívoro:** literalmente, “que come plantas”; organismo que se alimenta directa y exclusivamente de productores; consumidor primario.
- herencia:** transmisión genética de características de los progenitores a sus descendientes.
- herencia poligénica:** patrón de herencia en el que las interacciones de dos o más genes funcionalmente similares determinan el fenotipo.
- hermafrodita:** organismo que posee a la vez órganos sexuales masculinos y femeninos. Algunos animales hermafroditas pueden fecundarse a sí mismos; otros deben intercambiar células sexuales con una pareja.
- herpes genital:** enfermedad de transmisión sexual, causada por un virus, que puede producir ampollas dolorosas en los genitales y la región circundante.
- heterocigoto:** que tiene dos alelos diferentes de un gen dado; también se llama *híbrido*.
- heterótrofo:** literalmente, “que come a otro”; organismo que come otros organismos; consumidor.
- híbrido:** organismo que desciende de progenitores que difieren en por lo menos una característica genéticamente determinada; también se usa para referirse a los descendientes de progenitores de distintas especies.
- hidrofílica:** dicese de las moléculas que se disuelven fácilmente en agua, o de las moléculas que forman enlaces de hidrógeno con agua; polar.
- hidrofóbica:** dicese de las moléculas que no se disuelven en agua ni forman enlaces de hidrógeno con agua; no polar.
- hidrólisis:** reacción química que rompe un enlace covalente mediante la adición de hidrógeno al átomo en un lado del enlace original y un grupo hidroxilo al átomo en el otro lado; es lo contrario de la síntesis por deshidratación.
- hifa:** en los hongos, estructura filamentosa que consta de células alargadas, usualmente con muchos núcleos haploides; muchas hifas conforman el cuerpo de un hongo.
- hígado:** órgano con varias funciones, incluidas: producción de bilis, almacenamiento de glucógeno y desintoxicación de venenos.
- hipermetropía:** incapacidad de enfocar los objetos cercanos, causada porque el globo ocular es ligeramente más corto o la córnea es muy plana.
- hipertensión:** presión arterial crónicamente elevada sobre el nivel normal.
- hipertónica:** dicese de una solución que tiene una mayor concentración de soluto (y por tanto una concentración menor de agua libre) que la del citosol de una célula.
- hipocampo:** parte del prosencéfalo de los vertebrados que cumple una función importante en las emociones y especialmente en el aprendizaje.
- hipocótilo:** parte del brote embrionario ubicada debajo del punto de unión de los cotiledones pero arriba de la raíz.
- hipófisis:** glándula endocrina, ubicada en la base del cerebro, que produce varias hormonas, muchas de las cuales influyen la actividad de otras glándulas.
- hipófisis anterior:** lóbulo de la glándula hipófisis que produce prolactina, hormona del crecimiento, hormona foliculoestimulante, hormona luteinizante, hormona adrenocorticotrópica y hormona estimulante de tiroides.
- hipófisis posterior:** lóbulo de la glándula hipófisis que es una excrecencia del hipotálamo y libera hormona antidiurética y oxitocina.
- hipotálamo:** región del cerebro anterior que controla la actividad secretora de la hipófisis; sintetiza, almacena y libera ciertas hormonas peptídicas; dirige las respuestas del sistema nervioso autónomo.
- hipótesis:** explicación propuesta para un fenómeno con base en la evidencia disponible que conduce a una predicción que puede ponerse a prueba.
- hipótesis endosimbiótica:** hipótesis que afirma que ciertos organelos, en especial cloroplastos y mitocondrias, surgieron como asociaciones mutuamente beneficios entre los antepasados de las células eucariontes y capturaron bacterias que vivieron en el citoplasma de las células preeucariontes.
- hipotónica:** dicese de la solución que tiene menor concentración de soluto (y por tanto mayor concentración de agua libre) que la del citosol de una célula.
- histamina:** sustancia liberada por ciertas células en respuesta a daños de tejidos e invasión del cuerpo por sustancias extrañas; promueve la dilatación de las arteriolas y la filtración de los capilares y dispara algunos de los eventos de la respuesta inflamatoria.
- historia de vida:** cualidades de supervivencia y reproductivas características de una especie, en particular cuándo y con cuánta frecuencia ocurre la reproducción, cuántos descendientes se producen, cuántos recursos se proporcionan a cada descendiente y qué proporción de la descendencia sobrevive hasta la madurez.
- hoja:** excrecencia de un tallo, por lo general aplanado y fotosintético.
- hoja primordial:** grupo de células en división que rodean un brote lateral que se convierte en una hoja.
- homeostasis:** mantenimiento del ambiente interno relativamente constante que se requiere para el funcionamiento óptimo de las células.
- hominino:** ser humano o pariente prehistórico de los seres humanos; el homínino más antiguo que se conoce es el *Sahelanthropus*, cuyos fósiles tienen más de seis millones de años de edad.
- homocigoto:** que lleva dos copias del mismo alelo de un gen dado.
- homólogo:** cromosoma con aspecto e información genética similares a otro cromosoma con el que se aparea durante la meiosis; también llamado *cromosoma homólogo*.
- hongo rumen:** miembro del clado de hongos Neocallimastigomycota, cuyos miembros tienen esporas natatorias con flagelos múltiples. Los hongos rumen (o de panza) son anaerobios y la mayoría viven en los aparatos digestivos de los herbívoros.
- hormona:** químico que secreta un grupo de células y es transportado hacia otras células, cuya actividad es influida por la recepción de la hormona.
- hormona adrenocorticotrópica (ACTH):** hormona secretada por la hipófisis anterior que estimula la liberación de hormonas en la corteza adrenal, sobre todo en respuesta al estrés.
- hormona antidiurética:** hormona producida por el hipotálamo y liberada en el torrente sanguíneo por la hipófisis posterior cuando el volumen de sangre es bajo; aumenta la permeabilidad del túbulo distal y el conducto colector de agua, lo que permite la reabsorción de más agua en el torrente sanguíneo.
- hormona del crecimiento:** hormona, liberada por la hipófisis anterior, que estimula el crecimiento, en especial del esqueleto.
- hormona derivada de aminoácido:** hormona compuesta por uno o dos aminoácidos modificados. Entre los ejemplos se encuentran la epinefrina y la tiroxina.
- hormona endocrina:** molécula producida por células de las glándulas endocrinas y liberada en el sistema circulatorio. Una hormona endocrina causa cambios en las células blanco que tienen receptores específicos para esa hormona.

hormona esteroide: clase de hormonas cuya estructura química (cuatro anillos de carbono fusionados con varios grupos funcionales) se parece al colesterol; los esteroides, que son lípidos, se secretan de los ovarios y la placenta, así como de los testículos y de la corteza adrenal.

hormona estimulante de la tiroides (TSH): hormona, liberada por la hipófisis anterior, que estimula a la tiroides para que libere hormonas.

hormona foliculoestimulante (FSH): hormona producida por la hipófisis anterior que estimula la espermatogénesis en los machos y el desarrollo del folículo en las hembras.

hormona inhibidora: hormona, secretada por células neurosecretoras del hipotálamo, que inhibe la liberación de hormonas específicas de la hipófisis anterior.

hormona liberadora: hormona, secretada por el hipotálamo, que causa la liberación de hormonas específicas por parte de la hipófisis anterior.

hormona liberadora de la gonadotropina (GnRH): hormona producida por células neurosecretoras del hipotálamo, que estimulan células de la hipófisis anterior para liberar la hormona foliculostimulante (FSH) y la hormona luteinizante (LH). La GnRH participa en el ciclo menstrual y en la espermatogénesis.

hormona local: término general para las moléculas mensajeras producidas por la mayoría de las células y liberadas en la vecindad inmediata de la célula. Las hormonas locales, que incluyen prostaglandinas y citosinas, influyen a las células cercanas que portan receptores adecuados.

hormona luteinizante: hormona producida por la hipófisis anterior que estimula la producción de testosterona en los machos y el desarrollo del folículo, la ovulación y la producción del cuerpo lúteo en las hembras.

hormona paratiroidea: hormona liberada por la glándula paratiroides que estimula la liberación de calcio de los huesos.

hormona peptídica: hormona que consta de una cadena de aminoácidos; incluye pequeñas proteínas que funcionan como hormonas.

hormona vegetal: químico producido por células vegetales específicas que influyen en el crecimiento, desarrollo y actividad metabólica de otras células, por lo general a cierta distancia en el cuerpo de la planta.

huella ecológica: área de la tierra productiva necesaria para producir los recursos utilizados y absorber los desechos (incluido el dióxido de carbono) generados por una persona, o por una persona promedio de una parte específica del mundo (por ejemplo, en un país particular), o en todo el mundo, usando tecnologías contemporáneas.

hueso: tejido conectivo, duro y mineralizado, que es un componente mayoritario del endoesqueleto de los vertebrados; proporciona soporte y sitios para la unión de los músculos.

hueso compacto: hueso externo, duro y fuerte; está compuesto por osteonas. Comparar con *hueso esponjoso*.

hueso esponjoso: tejido óseo ligero y poroso en el interior de los huesos; la ubicación de la médula ósea. Comparar con *hueso compacto*.

huésped: organismo presa en el que vive un parásito; el huésped resulta dañado en la relación.

huevo amniótico: huevo de los reptiles, incluidas las aves; contiene una membrana, el amnios, que rodea al embrión en un entorno acuoso, y permite que el huevo se deposite en tierra seca.

humedal: región (en ocasiones llamada marisma, pantano o lodazal) donde el suelo está cubierto por, o saturado con, agua durante una parte significativa del año.

humor acuoso: fluido acuoso y claro entre la córnea y el cristalino del ojo que nutre a estos dos elementos.

humor vítreo: sustancia clara y gelatinosa que llena la gran cámara del ojo entre el cristalino y la retina; ayuda a mantener la forma del globo ocular.

huso: patrón de microtúbulos que mueven los cromosomas hacia polos opuestos de una célula durante las divisiones celulares mitótica y meiótica.

ictus, accidente cerebrovascular: interrupción del flujo sanguíneo a parte del encéfalo causado por la ruptura de una arteria o el bloque de una arteria mediante un coágulo sanguíneo. La pérdida de suministro de sangre conduce a rápida muerte del área del cerebro afectada.

imitación agresiva: evolución de un organismo depredador para asemejarse a un animal inofensivo o a parte del entorno, y de esta forma poder acercarse a su presa.

implantación: proceso mediante el cual el embrión temprano se inserta a sí mismo dentro del recubrimiento del útero.

impronta: tipo de aprendizaje en el que un animal adquiere un tipo particular de información durante una fase sensible del desarrollo.

impronta genómica: forma de control epigenético mediante el cual un gen dado se expresa en un descendiente sólo si el gen se hereda de un progenitor específico; la copia del gen que se hereda del otro progenitor por lo general no se expresa.

incompatibilidad gamética: mecanismo de aislamiento reproductivo posterior al apareamiento que surge cuando los espermatozoides de una especie no pueden fertilizar los óvulos de otra especie.

incompatibilidad mecánica: mecanismo de aislamiento reproductivo que surge cuando las diferencias en las estructuras reproductivas de dos especies hacen que las estructuras sean incompatibles y evitan el cruzamiento.

índice de masa corporal (IMC): número derivado a partir del peso y la estatura de un individuo que se usa para calcular la grasa corporal. La fórmula es peso (en kg)/altura² (en metros²).

índice de mortalidad: número de muertes por individuo en una unidad de tiempo específica, como un año.

índice de natalidad: número de nacimientos por individuo en una unidad de tiempo específico, como un año.

índice metabólico: rapidez a la cual ocurren las reacciones celulares que liberan energía.

inducción: proceso mediante el cual un grupo de células hace que otras células se diferencien en un tipo de tejido específico.

infertilidad híbrida: mecanismo de aislamiento reproductivo posterior al apareamiento que surge cuando los descendientes híbridos (descendientes de progenitores de dos especies diferentes) son estériles o tienen baja fertilidad.

ingeniería genética: modificación del material genético de un organismo, por lo general con el uso de técnicas de ADN recombinante.

ingestión: movimiento de comida por el aparato digestivo, por lo general a través de la boca.

inhalación: acto de llevar aire hacia los pulmones agrandando la caja torácica.

inhibición competitiva: proceso mediante el cual dos o más moléculas, que de alguna manera tienen estructura similar, compiten por el sitio activo de una enzima.

inhibición no competitiva: proceso mediante el cual una molécula inhibidora se enlaza a un sitio sobre una enzima que es distinto al sitio activo. Como resultado, el sitio activo de la enzima se distorsiona, lo que la vuelve menos capaz para catalizar la reacción que involucra su sustrato normal.

inhibición por realimentación: en las reacciones químicas reguladas por enzimas, condición en la que el producto de una reacción inhibe una o más de las enzimas involucradas en la síntesis del producto.

inmigración: migración de individuos hacia un área.

inmunidad humoral: respuesta inmunológica en la que sustancias extrañas son desactivadas o destruidas por los anticuerpos que circulan en la sangre.

inmunidad mediada por células: respuesta inmunológica adquirida en la que células o sustancias extrañas se destruyen por el contacto con células T.

inmunodeficiencia combinada grave (ICG): trastorno en el cual no se forman, o se forman muy pocas, células inmunitarias; el sistema inmunitario es incapaz de responder de manera adecuada a los organismos patógenos invasores, y el individuo es muy vulnerable a infecciones comunes.

innato: de nacimiento; instintivo; un comportamiento innato se ejecuta correctamente desde la primera vez que se intenta.

inorgánica: dicese de una molécula que no contiene carbono ni hidrógeno.

insaturado: dicese de un ácido graso con menos del número máximo de átomos de hidrógeno enlazados a su columna de carbono (por tanto, un ácido graso insaturado tiene uno o más enlaces dobles en su columna de carbono).

inserción: sitio de unión de un músculo con el hueso relativamente móvil en un lado de una articulación.

insulina: hormona, secretada por el páncreas, que reduce el azúcar en la sangre al estimular numerosas células a absorber la glucosa y al estimular al hígado para que convierta la glucosa en glucógeno.

integración: proceso de sumar todas las señales eléctricas en una neurona, incluidos informaciones sensoriales y potenciales postsinápticos, para determinar la salida de la neurona (potenciales de acción y/o transmisión sináptica).

integumento: en las plantas, capas exteriores de células del óvulo que rodean el gametofito femenino; se desarrolla en el tegumento.

intensidad: fuerza de un estímulo o respuesta.

interacción consumidor-presa: interacción entre especies donde una de ellas (el consumidor) usa a otra (la presa) como fuente de alimento.

intercambio a contracorriente: mecanismo para la transferencia de alguna propiedad, como calor o una sustancia disuelta, desde un fluido hacia otro, usualmente sin que los dos fluidos se mezclen; en el intercambio a contracorriente, los dos fluidos pasan uno junto al otro en direcciones opuestas y transfieren el calor o el soluto del fluido con mayor temperatura o mayor concentración del soluto hacia el líquido con menor temperatura o menor concentración de soluto.

interfase: etapa del ciclo celular entre divisiones celulares, en la que los cromosomas se duplican y ocurren otras funciones celulares, como crecimiento, movimiento y adquisición de nutrimentos.

interneurona: en una red neuronal, célula nerviosa que es postsináptica de una neurona sensorial y presináptica de una motoneurona. En los circuitos reales, puede haber muchas interneuronas entre neuronas sensoriales y motoneuronas individuales.

internodo: parte de un tallo entre dos nodos.

intestino delgado: porción del aparato digestivo, situada entre el estómago y el intestino grueso, donde ocurre la mayor parte de la digestión y absorción de los nutrimentos.

intestino grueso: sección final del aparato digestivo; consta del colon y el recto, donde se forman y almacenan las heces.

intolerancia a la lactosa: incapacidad para digerir lactosa (azúcar de la leche) porque la lactasa, la enzima que digiere la lactosa, no se produce en cantidades suficientes; los síntomas incluyen inflamación, cólicos abdominales y diarrea.

intrón: segmento de ADN en un gen eucarionte que no codifica los aminoácidos de una proteína; véase también *exón*.

inversión: mutación que ocurre cuando se corta una parte del ADN de un cromosoma, se da la vuelta y se reinserta en la brecha.

invertebrado: animal que carece de columna vertebral.

inviabilidad híbrida: mecanismo de aislamiento reproductivo posterior al apareamiento que surge cuando los descendientes híbridos (descendientes de dos especies diferentes) no logran sobrevivir.

ión: átomo o molécula con carga; átomo o molécula que o tiene exceso de electrones (y por tanto tiene carga negativa) o ha perdido electrones (y tiene carga positiva).

iris: tejido muscular pigmentado del ojo de los vertebrados que rodea y controla el tamaño de la pupila, a través del cual entra luz en el ojo.

isotónica: dicese de la solución que tiene la misma concentración de soluto (y por tanto la misma concentración de agua libre) que el citosol de una célula.

isótopo: una de varias formas de un elemento, cuyo núcleo contiene el mismo número de protones pero diferente número de neutrones.

jerarquía de dominio: estructura social que surge cuando los animales de un grupo social establecen rangos individuales que determinan el acceso a los recursos; por lo general, los rangos se establecen a través de interacciones agresivas.

juego: comportamiento que parece no tener función inmediata alguna y que usualmente incluye versiones modificadas de comportamientos utilizados en otros contextos.

jugo pancreático: mezcla de agua, bicarbonato de sodio y enzimas liberadas por el páncreas en el intestino delgado.

labio: uno de un par de pliegues de piel de las estructuras externas del aparato reproductor femenino de los mamíferos.

lactación: secreción de leche de las glándulas mamarias.

lácteo: capilar linfático; se encuentra en cada vello del intestino delgado.

lactosa: disacárido compuesto por glucosa y galactosa; se encuentra en la leche de los mamíferos.

ladilla: parásito artrópodo que puede infestar a los seres humanos; puede transmitirse por contacto sexual.

lago eutrófico: lago que recibe cantidades suficientemente grandes de sedimentos, materia orgánica y nutrimentos inorgánicos de su entorno para sostener comunidades densas, especialmente de plantas y fitoplancton; contiene agua turbia con poca penetración de la luz.

lago oligotrófico: lago muy bajo en nutrimentos y por ello sostiene poco fitoplancton, plantas y algas; contiene agua clara donde penetra profundamente la luz.

lámina beta: forma de estructura secundaria que presentan ciertas proteínas, como la seda, en la que muchas cadenas proteínicas yacen lado a lado, con enlaces hidrógeno manteniendo unidas cadenas adyacentes.

laringe: porción del paso de aire entre la faringe y la tráquea; contiene las cuerdas vocales.

larva: forma inmadura de un animal que posteriormente experimenta metamorfosis hacia su forma adulta; incluye a las orugas de polillas y mariposas, los gusanos de las moscas, y los renacuajos de ranas y sapos.

latente: estado en el que un organismo no crece ni se desarrolla; por lo general, está marcado por actividad metabólica reducida y resistencia ante condiciones ambientales adversas.

legumbre: miembro de una familia de plantas caracterizada por raíces turgentes en las cuales se alojan bacterias fijadoras de nitrógeno; incluyen chícharos, soya, altramuza, alfalfa y trébol.

lente: objeto transparente que desvía los rayos de luz; en los ojos, estructura flexible o móvil que sirve para enfocar la luz sobre los fotorreceptores de la retina.

leptina: hormona peptídica liberada por las células grasas, que ayuda al cuerpo a monitorizar sus almacenes de grasa y regular el peso.

leucocito: cualquiera de los glóbulos blancos que circulan en la sangre.

ley de conservación de la energía: principio de la física que afirma que, dentro de cualquier sistema aislado, la energía no se crea ni se destruye, pero puede convertirse de una forma a otra; también se le conoce como primera ley de la termodinámica.

ley de distribución independiente: herencia interdependiente de dos o más rasgos, suponiendo que cada rasgo está controlado por un solo gen sin influencia de genes que controlen al otro rasgo; afirma que los alelos de cada gen se distribuyen hacia los gametos de manera independiente de los alelos de otros genes; esta ley es cierta sólo para genes ubicados en diferentes cromosomas o muy alejados en un solo cromosoma.

ley de la segregación: principio que afirma que cada gameto recibe sólo uno del par de alelos de cada gen de cada progenitor.

leyes de la termodinámica: leyes físicas que definen las propiedades básicas y comportamiento de la energía.

leyes naturales: principios básicos derivados del estudio de la naturaleza que nunca se han refutado mediante investigación científica. Las leyes naturales incluyen las leyes de la gravedad, el comportamiento de la luz y la forma en que los átomos interactúan entre sí.

ligado al sexo: dicese de un patrón de herencia característico de los genes ubicados en un tipo de cromosoma sexual (por ejemplo, X) y que no se encuentran en el otro tipo (por ejemplo, Y); en los mamíferos, casi en todos los casos, el gen que controla el rasgo está en el cromosoma X, de modo que este patrón con frecuencia se llama ligado a X. En la herencia ligada a X, las hembras muestran el rasgo dominante a menos que sean homocigotas recesivas, mientras que los machos expresan cualquier alelo, dominante o recesivo, que se encuentre en su cromosoma X.

ligamento: dura banda de tejido conectivo que conecta dos huesos.

ligamiento: herencia de ciertos genes como grupo dado que son partes del mismo cromosoma. Los genes ligados no muestran distribución independiente.

ligamiento genético: tendencia de los genes ubicados en el mismo cromosoma a heredarse juntos.

lignina: material duro que está incrustada en las paredes celulares de las plantas vasculares y que proporciona soporte a las especies terrestres; una temprana e importante adaptación a la vida terrestre.

limbo: parte plana de una hoja.

línea pura: dicese de un individuo cuyos descendientes producidos mediante autofecundación son idénticos al tipo parental. Los individuos de línea pura son homocigotos para un rasgo dado.

linfa: fluido pálido que se encuentra dentro del sistema linfático; está compuesta principalmente por fluido intersticial y leucocitos.

linfocito: tipo de leucocito (célula asesina natural, célula B o célula T) que es importante en las respuestas inmunitarias innata y adaptativa.

lipasa: enzima que cataliza la descomposición de lípidos como las grasas en sus componentes: ácidos grasos y glicerol.

lípidos: una de algunas moléculas orgánicas que contienen grandes regiones no polares compuestas exclusivamente de carbono e hidrógeno, lo que hace a los lípidos hidrofóbicos e insolubles en agua; incluye aceites, grasas, ceras, fosfolípidos y esteroides.

liquen: asociación simbiótica entre un alga o cianobacteria y un hongo, lo que resulta en un organismo compuesto.

lisosoma: organelo envuelto en membrana que contiene enzimas digestivas intracelulares.

locus (pl. loci): ubicación física de un gen en un cromosoma.

macrófago: tipo de leucocito que engulle microbios y los destruye mediante fagocitosis; también presenta antígenos microbianos a las células T, que ayudan a estimular la respuesta inmunitaria.

macronutrimiento: nutrimento requerido por un organismo en cantidades relativamente grandes.

magnificación biológica: acumulación creciente de una sustancia tóxica en niveles tróficos progresivamente mayores.

maltosa: disacárido compuesto de dos moléculas de glucosa.

mamífero: miembro del clado cordado Mammalia, que incluye vertebrados con pelo y glándulas mamarias.

maniobra de Heimlich: método para desalojar comida u otra obstrucción que penetró en las vías respiratorias.

mar abierto: parte del océano en el que el agua es tan profunda que la acción de las olas no afecta el fondo, incluso durante tormentas intensas.

marcapasos: agrupamiento de células musculares especializadas, en la aurícula superior derecha del corazón, que produce señales eléctricas espontáneas a un ritmo regular; el nódulo sinoauricular.

marsupial: miembro del clado Marsupialia, que incluye mamíferos cuyas crías nacen en una etapa extremadamente inmadura y experimentan mayor desarrollo en una bolsa, donde permanecen unidos a una glándula mamaria; canguros, zarigüeyas y koalas son marsupiales.

martillo: el primero de los huesecillos del oído medio que unen la membrana timpánica con la ventana oval de la cóclea; también llamado *malleus del oído*.

masa atómica: masa total de todos los protones, neutrones y electrones de un átomo.

masa celular interna: en el desarrollo embrionario humano, grupo de células, dentro del blastocito, que se desarrollarán para formar el embrión.

mastocito: célula del sistema inmunitario que libera histamina y otras moléculas usadas en la respuesta del cuerpo a los traumatismos y que son un factor en las reacciones alérgicas.

materia blanca: porción del cerebro y la médula espinal que consta principalmente de axones cubiertos con mielina y que da a esta área una apariencia blanquecina.

materia gris: parte exterior del encéfalo y la región interior de la médula espinal; compuesto sobre todo por cuerpos de neuronas, que dan a esta área un color gris en el tejido preservado.

matriz: fluido contenido dentro de la membrana interior de las mitocondrias.

matriz extracelular (MEC): material secretado por las células y que llena los espacios entre ellas. Las células animales secretan proteínas de sostén y adhesivas incrustadas en un gel de polisacáridos ligados mediante proteínas; las células vegetales secretan una matriz de celulosa que forma las paredes celulares.

mecanismo cohesión-tensión: mecanismo para el transporte de agua en el xilema; el agua sube por los tubos de xilema, impulsada por la fuerza de evaporación del agua proveniente de las hojas (lo que produce tensión) y se mantiene unida mediante enlaces de hidrógeno entre moléculas de agua cercanas (cohesión).

mecanismo de aislamiento: diferencia morfológica, fisiológica, comportamental o ecológica que impide la cruce de los miembros de dos especies.

mecanismo de aislamiento posterior al apareamiento: cualquier estructura, función fisiológica o anomalía del desarrollo, que evita que los organismos de dos especies diferentes, una vez ocurrido el apareamiento, produzcan descendencia vigorosa y fértil.

mecanismo de flujo por presión: proceso mediante el cual los azúcares se transportan en el floema; el movimiento de los azúcares al interior de un tubo criboso del floema hace que el agua entre al tubo por ósmosis, mientras que la salida de los azúcares por otra parte del mismo tubo criboso hace salir el agua por ósmosis. El gradiente de presión resultante hace que el movimiento general del agua y los azúcares disueltos sea desde el extremo del tubo criboso hacia el cual se transportan los azúcares (una fuente) hasta el extremo del tubo criboso del cual se sacan los azúcares (un sumidero).

mecanismos de aislamiento anterior al apareamiento: cualquier estructura, función fisiológica o comportamiento que impide que organismos de dos especies intercambien gametos.

mecanorreceptor: receptor sensorial que responde a estímulos mecánicos como estiramiento, plegamiento o presión de una parte del cuerpo.

medicamento antiviral: medicamento que interfiere con una o más etapas del ciclo vital viral, incluidas la unión a una célula huésped, la replicación de las partes virales, el ensamblado de los virus dentro de una célula huésped y la liberación de virus desde una célula huésped.

médula: (1) células que forman el centro de una raíz o tallo. (2) Parte del rombencéfalo de los vertebrados que controla las actividades automáticas como respiración, sudoración, ritmo cardíaco y presión arterial.

médula adrenal: parte interna de la glándula adrenal que secreta epinefrina (adrenalina) y norepinefrina (noradrenalina) en la respuesta ante el estrés.

médula espinal: parte del sistema nervioso central de los vertebrados que se extiende desde la base del encéfalo hasta las caderas y está protegido por los huesos de la columna vertebral; contiene los cuerpos celulares de las neuronas motoras que forman sinapsis con los músculos esqueléticos, el circuito para algunos comportamientos reflejos simples, y axones que se comunican con el cerebro.

médula renal: capa del riñón justo adentro de la corteza renal, donde las asas de Henle producen un fluido intersticial altamente concentrado, lo que permite la producción de orina concentrada.

megacariocito: tipo de célula grande en la médula ósea, que estrangula fragmentos de sí misma que entran a la circulación como plaquetas.

megaspora: célula haploide formada por división celular meiótica a partir de una célula madre megaspora diploide; se desarrolla mediante división celular mitótica y diferenciación para convertirse en gametofito femenino.

meiosis: en organismos eucariontes, tipo de división nuclear en la cual un núcleo diploide se divide dos veces para formar cuatro núcleos haploides.

meiosis I: la primera división de la meiosis, que separa los pares de cromosomas homólogos y envía un homólogo de cada par hacia cada uno de los dos núcleos hijas, que entonces son haploides.

meiosis II: la segunda división de la meiosis, que separa las cromátidas en cromosomas independientes y distribuye un cromosoma en cada uno de los dos núcleos hija.

melatonina: hormona, secretada por la glándula pineal, que participa en la regulación de los ciclos circadianos.

membrana basilar: membrana de la cóclea que tiene células pilosas que responden a las vibraciones producidas por el sonido.

membrana extraembrionaria: en el desarrollo embrionario de los reptiles (incluidas aves) y mamíferos, una de las siguientes membranas: el corion (realiza el intercambio gaseoso), el amnios (suministra el entorno acuoso necesario para el desarrollo), el alantoides (almacenamiento de desechos) o el saco vitelino (almacenamiento de la yema).

membrana plasmática: membrana exterior de una célula, compuesta por un bicapa de fosfolípidos en la que se incrustan proteínas.

membrana respiratoria: dentro de los pulmones, la fusión de las células epiteliales de los alveolos y las células endoteliales que forman las paredes de los capilares circundantes.

membrana tectoria: una de las membranas de la cóclea en la que se insertan las vellosidades de las células pilosas. Al percibir un sonido, el movimiento de la membrana basilar en relación con la tectoria dobla las vellosidades.

membrana timpánica: tímpano; membrana que se extiende por la abertura del oído medio y transmite las vibraciones hacia sus huesecillos.

memoria a corto plazo: memoria que dura un tiempo breve, por lo general mientras está activo un circuito neuronal específico o un cambio en actividad bioquímica refuerza temporalmente sinapsis específicas.

memoria de largo plazo: segunda fase del aprendizaje; memoria más o menos permanente formada por un cambio estructural en el encéfalo, producido por repetición.

memoria de trabajo: primera fase del aprendizaje; memoria a corto plazo que es de naturaleza eléctrica o bioquímica.

menstruación: en las hembras humanas, descarga mensual de tejido y sangre desde el útero.

meristemo apical: agrupamiento de células meristemos en la punta de un brote o raíz (o en una de sus ramificaciones).

meristemo lateral: tejido de meristema que forma cilindros paralelos al eje largo de raíces y tallos; por lo general se ubica entre el xilema primario y el floema primario (cámbium vascular) y justo afuera del floema; también se llama *cámbium*.

mesodermo: capa media de tejido embrionario, que se encuentra entre el endodermo y el ectodermo, y por lo general el último en desarrollarse; da lugar a estructuras como los músculos, el esqueleto, el sistema circulatorio y los riñones.

mesófilo: células, por lo general fotosintéticas, holgadamente empacadas, que se ubican bajo la epidermis de una hoja.

metabolismo: suma de todas las reacciones químicas que ocurren dentro de una sola célula o dentro de todas las células de un organismo multicelular.

metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM): ruta bioquímica usada por algunas plantas en climas calurosos y secos que aumenta la eficiencia de la fijación de carbono durante la fotosíntesis. Células mesófilas capturan dióxido de carbono durante la noche y lo usan para producir azúcar durante el día.

metafase: en la mitosis, etapa en la cual los cromosomas, unidos a fibras del huso en los cinetócoros, se alinean a lo largo del ecuador de la célula; también se refiere a etapas aproximadamente comparables en meiosis I y meiosis II.

metamorfosis: en los animales con desarrollo indirecto, cambio radical en la forma corporal de larva a adulto sexualmente maduro, como se ve en los anfibios (por ejemplo, de renacuajo a rana) y en los insectos (por ejemplo, de oruga a mariposa).

método científico: procedimiento riguroso para hacer observaciones de fenómenos específicos y buscar el orden subyacente a dichos fenómenos.

método del cuadrado de Punnett: método para predecir los genotipos y fenotipos de los descendientes en las cruza genéticas.

micelio: cuerpo de un hongo, que consta de una masa de hifas.

micorriza: asociación simbiótica entre un hongo y las raíces de una planta terrestre que facilita la extracción y absorción de minerales.

microARN: pequeñas moléculas de ARN que interfieren con la traducción de genes específicos.

microbio: microorganismo.

microbioma: población de microorganismos (particularmente bacterias) que residen en y sobre los cuerpos de animales. El microbioma humano más grande reside en el intestino grueso.

microfilamento: parte del citoesqueleto de las células eucariontes que está compuesto por las proteínas actina y (en algunos casos) miosina; funciona en el movimiento de los organelos celulares, la locomoción mediante extensión de la membrana plasmática y en ocasiones la contracción de células completas.

micronutrimiento: nutrimento requerido por un organismo en cantidades relativamente pequeñas.

microspora: célula haploide formada mediante división celular meiótica a partir de una célula madre de la microspora; mediante división celular mitótica y diferenciación, se convierte en el gametofito masculino.

microtúbulo: extensión hueca y cilíndrica, que se encuentra en las células eucariontes, compuesta por la proteína tubulina; parte del citoesqueleto que se usa en el movimiento de organelos, crecimiento celular y la construcción de cilios y flagelos.

microtúbulo del huso: uno de los microtúbulos organizados en forma de huso que separa los cromosomas durante las divisiones celulares mitótica y meiótica.

microvello: proyección microscópica de la membrana plasmática, que aumenta el área superficial de una célula.

mielina: envoltura de membranas aislantes de células gliales especializadas alrededor del axón de las neuronas de los vertebrados; aumenta la rapidez de conducción de los potenciales de acción.

mimetismo: situación en la cual una especie evoluciona para parecerse a algo más, por lo general a otro tipo de organismo.

mineral: sustancia inorgánica, especialmente de rocas o suelo, o disuelta en agua. En nutrición, minerales como el sodio, el calcio y el potasio son nutrimentos esenciales que deben obtenerse de la dieta.

mineralocorticoide: tipo de hormona esteroide producida por la corteza adrenal que regula la retención de sales en el riñón, lo que en consecuencia regula la concentración de sales en la sangre y el fluido intersticial.

miofibrilla: subunidad cilíndrica de una célula muscular, que consta de una serie de sarcómeros, rodeados por retículo sarcoplásmico.

miotriometría: capa muscular exterior del útero.

miopía: incapacidad para enfocar objetos distantes, causada por un globo ocular ligeramente más largo o una córnea que es demasiado curva.

miosina: una de las principales proteínas de los músculos, cuya interacción con la proteína actina produce contracciones musculares; se encuentra en los filamentos gruesos de la fibra muscular; véase también *actina*.

mitocondria: organelo, envuelto por dos membranas, que es el sitio de las reacciones del metabolismo aerobio.

mitosis: tipo de división nuclear, utilizada por las células eucariontes, en la cual una copia de cada cromosoma (ya duplicado durante la interfase antes de la mitosis) se mueve hacia cada uno de los dos núcleos hija; en consecuencia, los núcleos hija son genéticamente idénticos entre sí.

modelo del mosaico fluido: modelo de la estructura de la membrana celular; de acuerdo con este modelo, las membranas están compuestas por una doble capa de fosfolípidos en la que se insertan varias proteínas. La doble capa de fosfolípidos es una matriz relativamente fluida que permite el movimiento de proteínas dentro de ella.

moho mucilaginoso acelular: tipo de organismo que forma una estructura multinucleada que se arrastra como las amebas e ingiere materia orgánica en descomposición; también se le conoce como *moho mucilaginoso plasmodeo*. El moho mucilaginoso acelular pertenece al clado Amoebozoa de las protistas.

moho mucilaginoso celular: tipo de organismo que consta de células ameboides individuales que pueden unirse para formar una masa babosa que a su vez forma un cuerpo fructífero. Los mohos mucilaginosos celulares son miembros del clado protista Amoebozoa.

molécula: partícula compuesta de uno o más átomos unidos mediante enlaces químicos; la partícula más pequeña de un compuesto que muestra todas las propiedades de dicho compuesto.

molécula de pigmento: molécula de color que absorbe luz, como las moléculas de clorofila, carotenoide o melanina.

molécula orgánica: molécula que contiene carbono e hidrógeno.

molécula portadora de energía: moléculas de alta energía que se sintetizan en el sitio de una reacción exergónica, donde capturan uno o dos electrones energizados e iones de hidrógeno. Incluyen nicotinamida adenina dinucleótido (NADH) y flavín adenín dinucleótido (FADH₂).

moléculas biológicas: todas las moléculas producidas por las cosas vivientes.

monocotiledónea: tipo de planta con flores caracterizado por embriones con un cotiledón.

monómero: pequeña molécula orgánica, muchas de las cuales pueden estar enlazadas para formar una cadena llamada polímero.

monosacárido: unidad molecular básica de todos los carbohidratos, por lo general compuesto por una cadena de átomos de carbono enlazados a hidrógeno y grupos hidroxilo.

monotrema: miembro del clado Monotremata, que incluye mamíferos que ponen huevos; los ornitorrincos y las equidnas son monotremas.

mórula: en los animales, etapa embrionaria durante el clivaje, cuando el embrión consta de una sólida bola de células.

motoneurona: neurona que recibe instrucciones de las neuronas sensoriales o interneuronas y activa órganos efectores, como músculos o glándulas.

muda: desprendimiento de una cubierta corporal externa, como un exoesqueleto, piel, plumas o pelaje.

muestreo de vellosidad coriónica: procedimiento para tomar muestras de los vellos coriónicos producidos por un feto: se inserta un tubo en el útero de una embarazada y se succiona una pequeña muestra para realizar análisis genéticos y bioquímicos.

multicelular: de muchas células; la mayoría de los miembros de los reinos Fungi, Plantae y Animalia son multicelulares, con íntima cooperación entre células.

músculo: tejido animal compuesto por células que son capaces de contraerse y, por tanto, mover partes específicas del cuerpo.

músculo cardíaco: músculo especializado del corazón; capaz de iniciar su propia concentración de manera independiente del sistema nervioso.

músculo esquelético: tipo de músculo que está unido al esqueleto y lo mueve; está bajo el control directo, usualmente voluntario, del sistema nervioso; también llamado *músculo estriado*.

músculo liso: tipo de músculo que rodea a los órganos huecos, como el aparato digestivo, la vejiga y los vasos sanguíneos; no tiene aspecto estriado (de ahí el nombre de "liso") y por lo general no está bajo control voluntario.

músculos antagonistas: par de músculos, uno de los cuales se contrae y, al hacerlo, extiende al otro, el músculo relajado; este arreglo permite el movimiento del esqueleto en las articulaciones.

mutación: cambio en la secuencia de bases del ADN en un gen; con frecuencia se usa para referirse al cambio genético que es suficientemente significativo como para alterar la apariencia o el funcionamiento del organismo.

mutación neutra: mutación que no cambia de manera apreciable el funcionamiento de la proteína codificada.

mutación por delección: mutación en la que se remueven uno o más pares de nucleótidos de un gen.

mutación por inserción: mutación en la que uno o más pares de nucleótidos se insertan en un gen.

mutación por sustitución de nucleótidos: mutación en la que cambia un solo par de bases en el ADN.

mutualismo: relación simbiótica en la cual se benefician ambas especies participantes.

nefridio: órgano excretor que se encuentra en las lombrices de tierra, moluscos y otros invertebrados; se parece un poco a la nefrona de los vertebrados.

nefrona: unidad funcional del riñón, donde se filtra la sangre y se forma la orina.

nervio: haz de axones de células nerviosas reunidas en una vaina.

nervio auditivo: en los mamíferos, nervio que corre desde la cóclea al cerebro; transporta información acerca del sonido.

nervio óptico: nervio que va desde el ojo hacia el cerebro; transporta información visual.

neurona: célula nerviosa.

neurona postsináptica: en una sinapsis, célula nerviosa que cambia su actividad metabólica o su potencial eléctrico en respuesta a un químico (neurotransmisor) liberado por otra célula (presináptica).

neurona presináptica: célula nerviosa que libera un químico (el neurotransmisor) en una sinapsis, lo que produce cambios en la actividad eléctrica o el metabolismo de otra célula (postsináptica).

neurona sensorial: célula nerviosa que responde a estímulos de los entornos interno o externo.

neurotransmisor: químico que libera una célula nerviosa cerca de otra célula nerviosa, muscular o glandular para influir en la actividad de la segunda célula.

neutrófilo: tipo de leucocito que engulle microbios invasores y contribuye a las defensas no específicas del cuerpo contra las enfermedades.

neutrón: partícula subatómica que se encuentra en el núcleo del átomo, no tiene carga y tiene una masa aproximadamente igual a la de un protón.

nicho ecológico: el papel de una especie particular dentro de un ecosistema, incluidos todos los aspectos de su interacción con los entornos vivos y no vivos.

nicotinamida-adenina-dinucleótido (NAD⁺ o NADH): molécula portadora de electrones que se produce en el fluido citoplasmático mediante glucólisis y en la matriz mitocondrial durante el ciclo de Krebs; posteriormente dona electrones a la cadena de transporte de electrones.

nicotinamida-adenina-dinucleótido fosfato (NADP⁺ o HADPH): molécula portadora de electrones usada en la fotosíntesis para transferir electrones de alta energía provenientes de las reacciones luminosas hacia el ciclo de Calvin.

nivel trófico: literalmente, “nivel de alimentación”; las categorías de los organismos en una comunidad, y la posición de un organismo en una cadena alimenticia, definida por la fuente de energía del organismo; incluye productores, consumidores primarios, consumidores secundarios, etcétera.

no disyunción: error en la meiosis en el que los cromosomas fallan para segregarse adecuadamente en las células hijas.

nodo sinoauricular: masa pequeña de músculo especializado en la pared de la aurícula derecha; genera señales eléctricas de manera rítmica y espontánea, y sirve como marcapasos del corazón.

nodo: en las plantas, región de un tallo donde se une el peciolo de una hoja; por lo general, en un nodo también se encuentra un brote lateral.

nódulo: inflamación sobre la raíz de una legumbre u otra planta que consta de células corticales donde habitan bacterias fijadoras de nitrógeno.

nódulo auriculoventricular (NAV): masa muscular especializada en la base de la aurícula derecha a través del cual se transmite hacia los ventrículos la actividad eléctrica iniciada en el nódulo sinoauricular.

nombre científico: nombre en dos partes, en latín, de una especie; consta del nombre del género seguido por el nombre de la especie.

norepinefrina: neurotransmisor, que liberan las neuronas del sistema nervioso simpático, que prepara al cuerpo para responder a las situaciones estresantes; también se conoce como *noradrenalina*.

notocordio: bastón de sostén rígido, pero algo flexible, que se extiende sobre el eje cefálico-caudal y se encuentra en todos los miembros del filo Chordata en alguna etapa de su desarrollo.

núcleo atómico: región central de un átomo, que consta de protones y neutrones.

núcleo celular: organelo encerrado por membrana de las células eucariontes, que contiene el material genético de la célula.

nucleoide: sitio de ubicación del material genético en las células procariontes; no está rodeado por membrana.

nucleolo: región del núcleo eucarionte involucrado en la síntesis de ribosomas; consta de los genes que codifican ARN ribosómico, ARN ribosómico recientemente sintetizado y proteínas ribosómicas.

nucleótido: subunidad de la que están compuestos los ácidos nucleicos; un grupo fosfato enlazado a un azúcar (desoxirribosa en ADN), que a su vez está enlazado a una base nitrogenada (adenina, guanina, citosina o timina en el ADN). Los nucleótidos están vinculados y forman una cadena de ácido nucleico, mediante enlaces entre el fosfato de un nucleótido y el azúcar del siguiente nucleótido.

nucleótidos libres: nucleótidos que no se han unido con otros nucleótidos para formar una cadena de ADN o ARN.

número atómico: número de protones en el núcleo de todos los átomos de un elemento particular.

número de masa: número total de protones y neutrones en el núcleo de un átomo.

nutrimento: sustancia adquirida del ambiente y necesaria para la supervivencia, el crecimiento y el desarrollo de un organismo.

nutrimento esencial: cualquier nutrimento que no puede sintetizar el cuerpo, incluidos ciertos ácidos grasos y aminoácidos, vitaminas, minerales y agua.

observación: en el método científico, el reconocimiento, y un enunciado acerca, de un fenómeno específico, que por lo general conduce a la formulación de una pregunta acerca del fenómeno.

oído externo: parte exterior del oído de los mamíferos, incluida la oreja y el canal auditivo que conduce hacia el tímpano.

oído interno: parte más profunda del oído de los mamíferos; compuesto por los conductos óseos llenos de fluido de la cóclea y el aparato vestibular.

oído medio: parte del oído de los mamíferos compuesta por el tímpano, las trompas de Eustaquio y tres huesos (martillo, yunque y estribo) que transmiten las vibraciones desde el canal auditivo hacia la ventana oval.

ojo compuesto: tipo de ojo, que tienen muchos artrópodos, compuesto por numerosas subunidades independientes llamadas *omátidos*. Cada omátido aporta una parte de la imagen con forma de mosaico que percibe el animal.

omátido: en un ojo compuesto, subunidad individual sensible a la luz; consta de un cristalino y varias células receptoras.

omnívoro: organismo que consume tanto plantas como animales.

oocito primario: célula diploide, derivada del oogonio mediante crecimiento y diferenciación, que experimenta división celular meiótica, y produce un óvulo.

oocito secundario: gran célula haploide derivada por meiosis I del oocito primario diploide.

oogénesis (ovogénesis): proceso mediante el cual se forman óvulos.

oogonia (ovogonia): en las hembras, célula diploide que da lugar a un oocito primario.

oomiceto: miembro de un grupo protista que incluye especies con formas filamentosas que les proporcionan una apariencia superficial parecida a hongo. Los oomicetos, que incluyen especies que provocan enfermedades vegetales con importancia económica, son parte de un grupo más grande conocido como los eustramenópilos.

operador: secuencia de nucleótidos de ADN en un operón procarionte que enlaza proteínas reguladoras que controlan la capacidad del ARN polimerasa para transcribir los genes estructurales del operón.

operón: en los procariontes, un conjunto de genes que con frecuencia codifican las proteínas necesarias para una ruta metabólica completa, e incluyen tanto los genes estructurales como un promotor común y el operador que controla la transcripción de los genes estructurales.

operón lactosa: en los procariontes, conjunto de genes que codifican las proteínas necesarias para el metabolismo de la lactosa, incluidos tanto los genes estructurales como un promotor y un operador comunes que controlan la transcripción de los genes estructurales.

orden: en la clasificación de Linneo, rango taxonómico compuesto por familias relacionadas. Los órdenes relacionados constituyen una clase.

organelo: estructura encerrada en membrana que se encuentra dentro de una célula eucarionte y realiza una función específica.

orgánica: dicese de la molécula que contiene carbono e hidrógeno.

organismo: ser vivo individual.

organismo genéticamente modificado (OGM): planta o animal que contiene ADN que se modificó o que se obtuvo de otra especie.

órgano: estructura (como el hígado, los riñones o la piel) compuesto de dos o más tipos de tejido que funcionan en conjunto.

órgano sensorial: estructura multicelular que incluye tanto células receptoras sensoriales como estructuras accesorias que auxilian en la detección de un estímulo específico; los ejemplos incluyen el ojo y el oído.

organogénesis: proceso mediante el cual las capas de la gástrula (endodermo, ectodermo, mesodermo) se reorganizan para formar órganos.

origen: sitio de unión de un músculo con el hueso relativamente fijo de un lado de una articulación.

orina: líquido producido y excretado por el aparato urinario, que contiene agua y desechos disueltos, como la urea.

osmolaridad: medida del número total de partículas de soluto disueltas en una solución.

osmorregulación: mantenimiento homeostático del agua y el contenido de sales del cuerpo dentro de un rango limitado.

ósmosis: difusión del agua a través de una membrana diferencialmente permeable, por lo general bajo un gradiente de concentración de moléculas de agua libre. El agua se mueve hacia la solución que tiene menor concentración de agua libre, desde una solución que tiene mayor concentración de agua libre.

osteoblasto: tipo de célula que produce hueso.

osteocito: célula ósea madura.

osteoclasto: tipo de célula que disuelve el hueso.

osteoporosis: condición en la que los huesos se vuelven porosos, débiles y se fracturan con facilidad; es más común en las mujeres ancianas.

ovario: (1) en los animales, gónada de las hembras; (2) en las plantas con flores, estructura en la base del carpelo que contiene uno o más óvulos y que se convierte en el fruto.

ovulación: liberación, desde el ovario, de un oocito secundario listo para ser fecundado.

óvulo: (1) estructura dentro del ovario de una flor, dentro del cual se desarrolla el gametofito femenino; después de la fecundación, se convierte en una semilla. (2) gameto femenino haploide, por lo general grande e inmóvil; contiene reservas alimenticias para el embrión en desarrollo.

oxitocina: hormona, liberada por la hipófisis posterior, que estimula la contracción del útero y los músculos de las glándulas mamarias.

pabellón de la oreja: colgajo de piel cubierto con cartilago en la superficie de la cabeza, que concentra las ondas sonoras y las dirige hacia el canal auditivo.

país más desarrollado: país que completó la transición demográfica; por lo general tiene ingreso y nivel educativo relativamente altos para la mayoría de su población, con bajos índices de natalidad y mortalidad que resultan en crecimiento poblacional bajo o incluso negativo.

país menos desarrollado: país que no ha completado la transición demográfica; por lo general tiene ingreso y nivel educativo relativamente bajos para la mayoría de sus habitantes, con altos índices de natalidad y en ocasiones índices de mortalidad bastante elevados, lo que resulta en crecimiento poblacional de moderado a rápido.

páncreas: glándula exocrina y endocrina combinada, ubicada en la cavidad abdominal junto al estómago. La porción endocrina secreta las hormonas insulina y glucagón, que regulan la concentración de glucosa en la sangre. La porción exocrina secreta jugo pancreático (una mezcla de agua, enzimas y bicarbonato de sodio) en el intestino delgado; las enzimas digieren grasas, carbohidratos y proteínas; el bicarbonato neutraliza el quimo ácido que entra al intestino desde el estómago.

papila gustativa: grupo de células receptoras del gusto y células de apoyo que se ubican en una pequeña cavidad bajo la superficie de la lengua y que se comunican con la boca a través de un pequeño poro.

par de bases complementarias: en los ácidos nucleicos, bases que se aparean mediante enlaces de hidrógeno. En el ADN, la adenina es complementaria a la timina, y la guanina es complementaria a la citosina; en el ARN, la adenina es complementaria al uracilo y la guanina a la citosina.

parabásido: miembro de un grupo protista caracterizado por relaciones mutualistas o parasitarias con la especie animal dentro de la cual vive. Los parabásidos son parte de un grupo más grande conocido como excavados.

parásito: organismo que vive en o sobre un organismo más grande (su huésped), al que daña pero no mata de inmediato.

pared celular: capa no viviente, protectora y de soporte secretada afuera de la membrana plasmática de hongos, plantas y la mayoría de bacterias y protistas.

parte conductora: parte del aparato respiratorio de los vertebrados con pulmones que lleva aire a los alveolos.

partenogénesis: especialización asexual de la reproducción sexual en la que un óvulo haploide se desarrolla sin ser fecundado.

pastizal: bioma situado en el centro de los continentes, que sostiene principalmente césped; también se llama *pradera*.

patogénico: capaz de producir enfermedad; dicese de un organismo con tal capacidad (un patógeno).

patógeno: organismo (o toxina) capaz de producir enfermedad.

peciolo: pedúnculo que une la vaina de una hoja con el tallo.

pedigrí: diagrama que muestra las relaciones genéticas entre un conjunto de individuos, por lo general con respecto a un rasgo genético específico.

pelágico: que nada o flota libremente.

pelo radicular: proyección fina desde una célula epidérmica de una raíz joven que aumenta el área de superficie de absorción de la raíz.

pelvis renal: cámara interna del riñón, donde se acumula la orina proveniente de los conductos colectores antes de pasar a la uretra.

pene: estructura externa de los aparatos reproductor y urinario masculinos; sirve para depositar esperma en el aparato reproductor femenino y sacar la orina del cuerpo.

peptido: cadena compuesta por dos o más aminoácidos unidos mediante enlaces peptídicos.

peptido natriurético auricular (ANP): hormona, secretada por las células del corazón de los mamíferos, que reduce el volumen sanguíneo al inhibir la liberación de ADH y aldosterona.

perfil de ADN: patrón de una secuencia breve que repite segmentos específicos de ADN; con un conjunto estandarizado de 13 secuencias breves de repeticiones, los perfiles de ADN identifican personas individuales con gran exactitud.

periciclo: capa externa de células del cilindro vascular de una raíz.

peridermo: capas celulares externas de raíces y tallos que experimentaron crecimiento secundario; consta principalmente de felógeno y células de corcho.

peristalsis: contracciones coordinadas rítmicas de los músculos lisos del aparato digestivo para mover las sustancias a través del mismo.

permafrost: capa de suelo permanentemente congelada que por lo general se encuentra en la tundra del ártico o en montañas elevadas.

permeable selectivamente: cualidad de una membrana que permite a ciertos iones o moléculas moverse a través de ella con más facilidad que otras.

perturbación: cualquier evento que trastorna un ecosistema al alterar su comunidad, su estructura biótica o ambas; la perturbación precede a la sucesión.

pétalo: parte de una flor, por lo general de colores brillantes y perfumado, que atrae a los potenciales polinizadores.

pez de aletas lobuladas: pez con aletas carnosas que tiene huesos y músculos bien desarrollados. Los peces con aletas lobuladas incluyen dos clados vivos: celacantos y peces pulmonados.

pigmento accesorio: molécula de color, distinta a la clorofila *a*, que absorbe energía luminosa y la pasa a la clorofila *a*.

pilorrisa: agrupamiento de células en la punta de una raíz en crecimiento, derivada del meristemo apical; protege de daños la punta creciente conforme escarba a través del suelo.

pilus (pl. pili): estructura proteica parecida a pelo que se proyecta desde la pared celular de muchas bacterias. Los pili de unión ayudan a la bacteria a adherirse a las estructuras. Los pili sexuales auxilian en la transferencia de plásmidos.

pinocitosis: movimiento no selectivo de fluidos extracelulares y sus sustancias disueltas, encerradas dentro de una vesícula formada a partir de la membrana plasmática, hacia el interior de una célula.

pionero: organismo que está entre los primeros en colonizar un hábitat desocupado en las primeras etapas de sucesión.

pirámide de energía: representación gráfica de la energía contenida en niveles tróficos sucesivos, con la máxima energía en la base (productores primarios) y cantidades progresivamente menores en los niveles superiores.

placa: depósito de colesterol y otras sustancias grasas dentro de las paredes de una arteria.

placa celular: en la división celular en las plantas, conjunto de vesículas que se funden para formar las nuevas membranas plasmáticas y la pared celular que separa a las células hijas.

placa cribosa: en las plantas, estructura entre dos elementos del conducto criboso del floema, donde orificios formados en las paredes celulares interconectan el citoplasma de dichos elementos.

placenta: en los mamíferos, estructura formada por un complejo entreverado del recubrimiento uterino y las membranas embrionarias, en especial el corion; funciona en el intercambio de gases, nutrimentos y desechos entre los sistemas circulatorio embrionario y materno, y también secreta las hormonas estrógeno y progesterona, que son esenciales para mantener el embarazo.

placentario: dicese del mamífero que posee una placenta compleja (es decir, las especies que no son marsupiales ni monotremas).

placton: organismos microscópicos que viven en ambientes marinos o de agua dulce; incluyen fitoplancton y el zooplancton.

planta C₃: planta que depende de la ruta C₃ para fijar el carbono.

planta C₄: planta que depende de la ruta C₄ para fijar el carbono.

planta de día corto: planta que florecerá sólo si la duración de la oscuridad ininterrumpida supera un periodo crítico específico de la especie; también se le llama *planta de noche larga*.

planta de día largo: planta que florecerá sólo si la duración de la oscuridad ininterrumpida es más corta que un periodo crítico específico de la especie; también se les llama *planta de noche corta*.

planta de día neutro: planta que florece tan pronto como experimenta suficiente crecimiento y desarrollo, sin importar la duración del día.

planta no vascular: planta que carece de recubrimiento y vasos conductores bien desarrollados. Las plantas no vasculares incluyen musgos, antoceros y hepáticas.

planta vascular: planta que tiene vasos conductores para transportar líquidos; también llamada *traqueofita*.

plaqueta: fragmento celular que se forma a partir de megacariocitos en la médula ósea; las plaquetas carecen de núcleo; circulan en la sangre y tienen un papel en la coagulación sanguínea.

plasma: la parte fluida, no celular, de la sangre.

plásmido: pequeño trozo circular de ADN ubicado en el citoplasma de muchas bacterias; por lo general no transporta genes requeridos para el funcionamiento normal de la bacteria, pero puede portar genes, como los de la resistencia a los antibióticos, que ayudan a la supervivencia bacteriana en ciertos ambientes.

plasmodesmo: en las plantas, unión celular que conecta el citosol de células contiguas.

plasmodio: masa gelatinosa de citoplasma que contiene miles de núcleos no confinados dentro de las células individuales.

plástido: en las células vegetales, organelo delimitado por dos membranas que puede estar involucrado en la fotosíntesis (cloroplastos), almacenar pigmento o alimento.

pleiotropía: situación en la que un solo gen influye más que una característica fenotípica.

población: todos los miembros de una especie particular dentro de un área definida, que se encuentran en el mismo momento y lugar, y que real o potencialmente se cruzan.

población de pérdida constante: población caracterizada por un índice de mortalidad relativamente constante; este tipo de población tiene una curva de supervivencia aproximadamente lineal.

población de pérdida inicial: población caracterizada por alto índice de natalidad, alto índice de mortalidad entre los juveniles e índice de mortalidad más bajo entre los adultos; las poblaciones de pérdida inicial tienen una curva de supervivencia cóncava.

población de pérdida tardía: población en la que la mayoría de los individuos sobrevive hasta la adultez; las poblaciones de pérdida tardía tienen una curva de supervivencia convexa.

población en equilibrio: población en la que las frecuencias alélicas y la distribución de los genotipos no cambia de una generación a la siguiente.

población viable mínima (PVM): la población aislada más pequeña que puede persistir indefinidamente y sobrevivir a posibles eventos naturales, como incendios e inundaciones.

polen: gametofito masculino de una planta con semillas; también se llama *grano de polen*.

polímero: molécula compuesta de tres o más (acaso miles) subunidades más pequeñas llamadas monómeros, que pueden ser idénticos (por ejemplo, los monómeros de glucosa del almidón) o diferentes (por ejemplo, los aminoácidos de una proteína).

polimorfismo de la longitud del fragmento de restricción (PLFR): diferencia en la longitud de los fragmentos de ADN que se produjeron al cortar muestras de ADN de diferentes individuos de la misma especie con el mismo conjunto de enzimas de restricción; las diferencias en la longitud de los fragmentos ocurre por la diferencia en las secuencias de nucleótidos, y en consecuencia en la capacidad de las enzimas de restricción para cortar el ADN, entre individuos de la misma especie.

polinización: en las plantas con flores, cuando los granos de polen caen sobre el estigma de una flor de la misma especie; en las coníferas, cuando los granos de polen caen dentro de la cámara polinizadora de un cono femenino de la misma especie.

polipéptido: larga cadena de aminoácidos ligados mediante enlaces peptídicos. Proteína que consta de uno o más polipéptidos.

poliploide: que tiene más de dos copias de cada cromosoma homólogo.

polisacárido: larga molécula de carbohidrato compuesta de cadenas ramificadas o no ramificadas de subunidades monosacáridas repetitivas, por lo general moléculas de glucosa o glucosa modificada; incluye almidones, celulosa y glucógeno.

pool (poza) genética: el total de alelos de todos los genes de una población; para un solo gen, el total de todos los alelos de ese gen que ocurren en una población.

porción de intercambio de gases: porción del aparato respiratorio en los vertebrados que respiran con pulmones, donde el gas se intercambia en los alveolos.

portador: individuo que es heterocigoto para una condición recesiva; un portador exhibe el fenotipo dominante pero puede transmitir el alelo recesivo a sus descendientes.

portador de electrones: molécula que gana o pierde electrones en forma reversible. En general, los portadores de electrones aceptan electrones de alta energía producidos durante una reacción exergónica y donan los electrones a moléculasceptoras que usan la energía para impulsar reacciones endergónicas.

potencial biótico: tasa máxima a la que puede aumentar una población, suponiendo condiciones ideales que permiten un índice de natalidad máximo y un índice de mortalidad mínimo.

potencial de acción: cambio rápido desde un potencial eléctrico negativo hacia uno positivo en una célula nerviosa. Un potencial de acción viaja a lo largo de un axón sin cambiar su amplitud.

potencial de reposo: potencial eléctrico, o voltaje, en las células nerviosas no estimuladas; el interior de la célula siempre es negativo con respecto al exterior.

potencial del receptor: cambio en el potencial eléctrico de una célula receptora, producido en respuesta a la recepción de un estímulo ambiental (químicos, sonido, luz, pH, etcétera). La magnitud del potencial del receptor es proporcional a la intensidad del estímulo.

potencial postsináptico (PSP): señal eléctrica producida en una célula postsináptica por transmisión a través de la sinapsis; puede ser excitatorio (PPE) y hacer más probable que una célula produzca un potencial de acción, o inhibitorio (PPI) y tender a inhibir la producción de un potencial de acción.

potencial postsináptico de inhibición (PPSI): señal eléctrica producida en una célula postsináptica que hace más negativo al potencial de reposo y, por tanto, hace que la neurona tenga menos probabilidades de disparar un potencial de acción.

potencial postsináptico excitatorio (PPSE): señal eléctrica producida en una célula postsináptica que vuelve menos negativo el potencial de reposo de la neurona postsináptica y, en consecuencia, hace que la neurona tenga más probabilidad de producir un potencial de acción.

pozo: región en las paredes celulares, entre dos células vegetales, donde las dos células están separadas sólo por una delgada pared celular porosa.

pradera: bioma, ubicado en el centro de los continentes, que principalmente sostiene pastos; también se le llama *pastizal*.

predicción: en el método científico, enunciado que describe una observación esperada o un resultado esperado de un experimento, suponiendo que una hipótesis específica es verdadera.

- pregunta:** en el método científico, enunciado que identifica un aspecto particular de una observación que un científico quiere explicar.
- presa:** organismos que son comidos, y con frecuencia muertos, por otro organismo (un depredador).
- presión de turgencia:** presión que se genera dentro de una célula (especialmente en la vacuola central de las células vegetales) como resultado de la entrada de agua por ósmosis.
- presión diastólica:** presión arterial medida durante la relajación de los ventrículos; la más baja de las dos cifras de la presión arterial.
- presión radicular:** presión dentro de la raíz causada por el transporte de minerales hacia el cilindro vascular, acompañada por la entrada de agua por ósmosis.
- presión sistólica:** presión arterial medida en el pico de contracción de los ventrículos; la más alta de las dos lecturas de la presión arterial.
- primate:** miembro del clado mamífero de los Primates, caracterizado por la presencia de un pulgar oponible, ojos al frente y corteza cerebral bien desarrollada; incluye lémures, monos, simios y seres humanos.
- primera ley de la termodinámica:** principio de la física que afirma que, dentro de cualquier sistema aislado, la energía no se crea ni se destruye, sino que se convierte de una forma en otra; también se conoce como ley de conservación de la energía.
- principio de exclusión competitiva:** concepto de que dos especies no pueden ocupar de manera simultánea y continua el mismo nicho ecológico.
- principio de Hardy-Weinberg:** modelo matemático que postula que, bajo ciertas condiciones, las frecuencias alélicas y genotípicas en una población de reproducción sexual permanecerán constantes al paso de las generaciones.
- prión:** proteína que, en forma mutada, actúa como agente infeccioso que causa ciertas enfermedades neurodegenerativas, como el kuru y la tembladera.
- procarionte:** organismo cuyas células son procariontes (su material genético no está encerrado en un núcleo limitado por membrana y carecen de otros organelos con membrana); bacterias y arqueas son procariontes; dicese de las células de los dominios Bacteria o Archaea.
- productividad primaria neta:** energía almacenada en los autótrofos de un ecosistema durante un tiempo dado.
- producto:** átomo o molécula que se forma de los reactivos de una reacción química.
- productor:** organismo fotosintético; autótrofo.
- profase:** primera etapa de la mitosis, en la cual los cromosomas primero se vuelven visibles a la luz del microscopio como hebras condensadas engrosadas y el huso comienza a formarse; conforme el huso se completa, la envoltura nuclear se separa y los microtúbulos del huso invaden la región nuclear y se unen a los cinetócoros de los cromosomas. También es la primera etapa de la meiosis: en la meiosis I, los cromosomas homólogos se aparean, intercambian partes y se unen a los microtúbulos del huso; en la meiosis II, vuelve a formarse el huso y los cromosomas se unen a los microtúbulos.
- progesterona:** hormona, producida por el cuerpo lúteo del ovario, que promueve el desarrollo del recubrimiento uterino en las hembras.
- prolactina:** hormona, liberada por la hipófisis anterior, que estimula la producción de leche en las mujeres.
- promotor:** secuencia específica de ADN al comienzo de un gen, al cual se une ARN polimerasa y comienza la transcripción del gen.
- prosencefalo (cerebro anterior):** durante el desarrollo, porción anterior del encéfalo. En los mamíferos, el prosencefalo se diferencia en el tálamo, el sistema límbico y el cerebro. En los seres humanos, el cerebro contiene alrededor de la mitad de todas las neuronas del encéfalo.
- prostaglandina:** familia de hormonas de ácidos grasos producidas y secretada por muchas células del cuerpo.
- próstata:** glándula que produce parte del componente fluido del semen; el fluido prostático es básico y contiene un químico que activa el movimiento de los espermatozoides.
- proteasa:** enzima que digiere las proteínas.
- proteína:** polímero compuesto de aminoácidos unidos mediante enlaces peptídicos.
- proteína de canal:** proteína de membrana que forma un canal o poro que atraviesa por completo la membrana y que por lo general es permeable a una o algunas moléculas solubles en agua, especialmente iones.
- proteína de conexión:** proteína en la membrana plasmática de una célula que se une al citoesqueleto dentro de la célula, a otras células o a la matriz extracelular.
- proteína de reconocimiento:** proteína o glucoproteína que se proyecta desde la superficie externa de una membrana plasmática que identifica una célula como perteneciente a una especie particular, a un individuo específico de dicha especie y, en muchos casos, a un órgano específico de ese individuo.
- proteína de transporte:** proteína que regula el movimiento de las moléculas solubles en agua a través de la membrana plasmática.
- proteína portadora:** proteína de membrana que facilita la difusión de sustancias específicas a través de la membrana. La molécula a transportar se enlaza con la superficie externa de la proteína portadora; entonces, ésta cambia de forma para que la molécula pase por la membrana.
- proteína receptora:** proteína, situada en la membrana o el citosol de una célula, que se enlaza a moléculas específicas (por ejemplo, hormona o neurotransmisor), y activa una respuesta en la célula, como la endocitosis, cambios en la tasa metabólica, división celular o cambios eléctricos.
- proteína represora:** en procariontes, proteína codificada por un gen regulador, que se enlaza al operador de un operón y evita que el ARN polimerasa transcriba los genes estructurales.
- proteínas intrínsecamente desordenadas:** proteínas o segmentos de proteínas sin estructura secundaria o terciaria estable.
- protista:** organismo eucarionte que no es planta, animal ni hongo. El término abarca una gama diversa de organismos y no representa un grupo monofilético.
- protocélula:** hipotético precursor evolutivo de las células vivientes, que consta de una mezcla de moléculas orgánicas dentro de una membrana.
- protón:** partícula subatómica que se encuentra en el núcleo de los átomos; porta una unidad de carga positiva y tiene una masa relativamente grande, aproximadamente igual a la del neutrón.
- protonefridio:** unidad funcional del aparato excretor de algunos invertebrados, como los platelmintos; consta de un túbulo que tiene una abertura externa hacia el exterior del cuerpo, pero carece de abertura interna dentro del cuerpo. Los fluidos se filtran desde la cavidad corporal hacia el túbulo mediante una célula hueca al final del túbulo, como una célula flámigera de los platelmintos, y se libera afuera del cuerpo.
- protostomado:** animal con un modo de desarrollo embrionario en el que el celoma se deriva a partir de divisiones en el mesodermo; característico de los artrópodos, anélidos y moluscos.
- protozoario:** protista unicelular no fotosintético.
- pseudoceloma:** en los animales, “falso celoma”, es decir, un espacio o cavidad parcialmente recubierto con tejido derivado del mesodermo, que separa las paredes del cuerpo de los órganos internos; se encuentra en los gusanos redondos (nematodos).
- pseudoplasmodio:** agregado de células ameboides individuales que forman una masa gelatinosa.
- pseudópodo:** extensión de la membrana plasmática por la cual ciertas células, como las amebas, se mueven y engullen a su presa.
- pubertad:** etapa del desarrollo caracterizada por la maduración sexual, crecimiento rápido y aparición de las características sexuales secundarias.
- punto de Varolio:** porción del rombencéfalo, justo arriba de la médula, que contiene neuronas que influyen en el sueño y en la tasa y el patrón de respiración.
- pulmón:** en los vertebrados terrestres, uno de un par de órganos respiratorios en los cuales ocurre el intercambio de gases; consta de cámaras inflables dentro de la caja torácica.
- punto ciego:** área de la retina donde los axones de las células ganglionares se funden para formar el nervio óptico; dado que en el punto ciego no hay fotorreceptores, los objetos que ahí se enfocan no pueden verse.
- pupa:** etapa del desarrollo de algunas especies de insectos en la que el organismo deja de moverse y alimentarse y puede encerrarse en un capullo; ocurre entre las fases de larva y adulto.
- pupila:** abertura ajustable en el centro del iris, a través de la cual entra luz en el ojo.
- queratina:** proteína fibrosa del pelo, uñas y epidermis de la piel.
- quiasma:** punto donde una cromátida de un cromosoma se cruza con una cromátida del cromosoma homólogo durante la profase I de la meiosis; el sitio del intercambio de material genético entre cromosomas.
- quilomicron:** partícula producida por las células del intestino delgado; consta de proteínas, triglicéridos y colesterol, y transporta los productos de la digestión lipídica hacia el sistema linfático y finalmente hasta el sistema circulatorio.
- quimiorreceptor:** receptor sensorial que responde a los químicos en los ambientes interno o externo.

quimiosíntesis: proceso de oxidación de moléculas inorgánicas, como el sulfuro de hidrógeno, para obtener energía. Los productores de las comunidades de las chimeneas hidrotermicas, en las que no hay luz, usan quimiosíntesis en lugar de fotosíntesis.

quimiosintético: capaz de oxidar moléculas inorgánicas para obtener energía.

quimiósmosis: proceso de producción de ATP en cloroplastos y mitocondrias. El movimiento de electrones por el sistema de transporte se usa para bombear iones de hidrógeno a través de una membrana, lo que acumula un gradiente de concentración de iones de hidrógeno; los iones de hidrógeno se difunden de vuelta a través de la membrana, por los poros de enzimas sintetizadoras de ATP; la energía de su movimiento por el gradiente de concentración impulsa la síntesis de ATP.

quimo: mezcla ácida, parecida a una sopa, de comida parcialmente digerida, agua y secreciones digestivas que se libera del estómago hacia el intestino delgado.

quitidrio: miembro del clado de hongos Chytridomycota, que incluye especies con esporas natatorias flageladas.

quitina: compuesto que se encuentra en las paredes celulares de los hongos y en el exoesqueleto de los insectos y algunos otros artrópodos; está compuesta por cadenas modificadas de moléculas de glucosa nitrogenadas.

radiación adaptativa: surgimiento de muchas especies nuevas en un tiempo relativamente corto; puede ocurrir cuando una especie única invade distintos hábitats y evoluciona como respuesta a las diferentes condiciones ambientales de los mismos.

radiactivo: perteneciente a un átomo con un núcleo inestable que de manera espontánea se rompe o decae, con la emisión de radiación.

radical libre: molécula que contiene un átomo con un electrón no apareado, por lo que es muy inestable y reactivo con las moléculas cercanas. Al remover un electrón de la molécula con la que reacciona, crea un nuevo radical libre y comienza una reacción en cadena que puede llevar a la destrucción de moléculas biológicas cruciales para la vida.

radiolario: miembro de un grupo protista que se caracteriza por pseudópodos y formar conchas de sílice. Los radiolarios son principalmente acuáticos (casi todos marinos) y son parte de un grupo más grande conocido como rizarios.

raíz: parte del cuerpo de la planta, por lo general subterránea, que ofrece anclaje, absorbe agua y nutrientes disueltos, y los transporta hacia el tallo, produce algunas hormonas y en ciertas plantas sirve como sitio de almacenamiento de carbohidratos.

raíz secundaria: raíz que surge como ramificación de una raíz preexistente; ocurre por divisiones de células pericíclicas y la posterior diferenciación de las células hijas.

razonamiento deductivo: proceso de generación de hipótesis acerca de los resultados de un experimento específico o sobre la naturaleza de una observación en particular.

razonamiento inductivo: proceso de creación de una generalización con base en muchas observaciones específicas que apoyan la generalización, junto con ausencia de observaciones que la contradicen.

reabsorción: proceso mediante el cual las células del túbulo renal de la nefrona remueven agua y nutrientes del filtrado dentro del túbulo y regresan dichas sustancias a la sangre.

reacción acoplada: par de reacciones, una exérgica y otra endérgica, que están vinculadas de tal forma que la energía producida por la reacción exérgica proporciona la energía necesaria para impulsar la reacción endérgica.

reacción en cadena de la polimerasa (RCP): método para producir copias prácticamente ilimitadas de un fragmento específico de ADN a partir de una sola copia del ADN deseado.

reacción química: proceso que forma y rompe los enlaces químicos que mantienen unidos a los átomos en las moléculas.

reacciones luminosas: primera etapa de la fotosíntesis, en la que la energía de la luz es capturada en ATP y NADPH; ocurre en los tilacoides de los cloroplastos.

reactante: átomo o molécula que se consume en una reacción química para formar un producto.

realimentación negativa: proceso fisiológico en el cual un cambio produce respuestas que tienden a contrarrestar el cambio y restaurar el estado original. La realimentación negativa en los sistemas fisiológicos mantiene la homeostasis.

realimentación positiva: mecanismo fisiológico por el cual un cambio produce respuestas que tienden a amplificar el cambio original.

receptor: (1) proteína, situada en la membrana o el citoplasma de una célula, que se enlaza a moléculas específicas (por ejemplo, una hormona o neurotransmisor) y activa una respuesta en la célula, como endocitosis, cambios en la tasa metabólica, división celular o cambios eléctricos; (2) una célula que responde a un estímulo ambiental (químicos, sonido, luz, pH, etcétera) cambiando su potencial eléctrico.

receptor de célula T: receptor de proteína, ubicado en la superficie de una célula T, que se enlaza a un antígeno específico y dispara la respuesta inmunitaria de la célula T.

receptor del dolor: célula receptora que estimula la actividad en el cerebro percibida como la sensación de dolor; responde a temperaturas o muy altas o muy bajas, daño mecánico (como estiramiento extremo de tejido) y/o ciertos químicos, como iones de potasio o bradiquinina, que se producen como resultado de daño tisular; también llamado *nociceptor*.

receptor sensitivo: célula (por lo regular una neurona) especializada para responder a estímulos particulares del ambiente interno o externo mediante la producción de un potencial eléctrico.

recesivo: alelo que se expresa sólo en homocigotos y está enmascarado por completo en los heterocigotos.

recombinación: formación de nuevas combinaciones de los diferentes alelos de cada gen en un cromosoma; resultado del entrecruzamiento.

recombinación genética: la generación de nuevas combinaciones de alelos en cromosomas homólogos debido al intercambio de ADN durante el entrecruzamiento.

recto: porción terminal del aparato digestivo de los vertebrados donde se almacenan las heces hasta ser eliminadas.

red nerviosa: forma simple de sistema nervioso, que consta de una red de neuronas que se extiende a lo largo de los tejidos de un organismo, como una cnidaria.

red trófica: representación de las complejas relaciones alimenticias dentro de una comunidad, incluidos muchos organismos en diversos niveles tróficos, con muchos consumidores que ocupan más de un nivel de manera simultánea.

reflejo: movimiento simple y estereotipado de parte del cuerpo que ocurre automáticamente en respuesta a un estímulo.

regeneración: nuevo crecimiento de una parte del cuerpo después de perderla o dañarla; también, reproducción asexual por medio del crecimiento de un cuerpo completo a partir de un fragmento.

región constante: parte de la molécula de un anticuerpo que es semejante a todos los anticuerpos de una clase dada.

región variable: parte de una molécula de anticuerpo que difiere entre anticuerpos; los extremos de las regiones variables de las cadenas ligeras y pesadas forman el sitio de enlace específico para los antígenos.

regulación alostérica: proceso por el cual la acción de las enzimas es reforzada o inhibida por pequeñas moléculas orgánicas que actúan como reguladoras al unirse a la enzima en un sitio de regulación distinto al sitio activo y alterar la forma y/o la función de este último.

reino: segunda categoría taxonómica más amplia, formada por filos relacionados. Reinos relacionados constituyen un dominio.

reloj biológico: mecanismo temporizador metabólico que se encuentra en la mayoría de los organismos, mediante el cual el organismo mide la duración aproximada del día (24 horas), incluso sin claves ambientales externas, como luz y oscuridad.

renina: en los mamíferos, enzima que liberan los riñones cuando baja la presión arterial. Cataliza la formación de angiotensina, que constriñe las arteriolas y con ello eleva la presión arterial.

repartición de recursos: coexistencia de dos especies con requisitos semejantes que ocupan nichos más pequeños de lo que ocuparían si se encontraran solas; medio de minimizar las interacciones competitivas de dos especies.

repetición corta en tándem (STR): secuencia de ADN que consta de una secuencia corta de nucleótidos (por lo general, de dos a cinco nucleótidos de longitud) que se repiten varias veces, y donde todas las repeticiones son lado a lado en un cromosoma; las variaciones en el número de repeticiones de un conjunto estandarizado de 13 RCT produce perfiles de ADN usados para identificar personas por su ADN.

replicación del ADN: copia de las cadenas de la molécula de ADN, con lo que se producen dos dobles hélices de ADN idénticas.

- replicación semiconservativa:** proceso de replicación de la doble hélice de ADN; las dos cadenas de ADN se separan y cada una se usa como plantilla para la síntesis de una cadena complementaria de ADN. En consecuencia, cada doble hélice hija consta de una cadena paterna y una nueva cadena.
- reproducción asexual:** reproducción que no involucra la fusión de gametos haploides.
- reproducción sexual:** forma de reproducción en la cual el material genético proveniente de los dos organismos progenitores se combina en el descendiente; por lo general, dos gametos haploides se fusionan para formar un cigoto diploide.
- reptil:** miembro del grupo cordado que incluye serpientes, lagartos, tortugas, caimanes, aves y cocodrilos.
- reserva básica:** área natural protegida de la mayoría de los usos humanos que abarca suficiente espacio para conservar la mayor parte de la biodiversidad de los ecosistemas en dicha área.
- resistencia ambiental:** cualquier factor que tiende a contrarrestar el potencial biótico, lo que limita el crecimiento poblacional y el tamaño resultante de la población.
- respiración:** en los vertebrados terrestres, acto de llevar aire hacia los pulmones (inhalación) y de sacarlo (exhalación); durante la respiración, el oxígeno se difunde desde el aire en los pulmones hacia el sistema circulatorio, y el dióxido de carbono se difunde desde el sistema circulatorio hacia el aire en los pulmones.
- respiración celular:** reacciones que requieren oxígeno, que ocurren en la mitocondria, que descomponen los productos finales de la glucólisis en dióxido de carbono y agua, al tiempo que capturan grandes cantidades de energía en forma de ATP.
- respuesta inflamatoria:** respuesta local inespecífica a una lesión del cuerpo, caracterizada por la fagocitosis de sustancias extrañas y restos de tejidos por parte de los leucocitos y por el aislamiento del lugar de la lesión mediante la coagulación de fluidos que escapan de los vasos sanguíneos cercanos.
- respuesta inmunitaria adaptativa:** respuesta a la invasión de toxinas o microbios en la que invasores específicos activan una célula inmunitaria, la cual destruye de manera selectiva a dicho invasor y en adelante lo “recuerda”, lo que permite una respuesta más rápida si dicho tipo de invasor reaparece en el futuro; véase también *respuesta inmunitaria innata*.
- respuesta inmunitaria innata:** defensas inespecíficas contra muchos microbios invasores; la respuesta innata involucra leucocitos fagocíticos, células asesinas naturales, la respuesta inflamatoria y fiebre.
- retículo endoplasmático:** sistema de conductos membranosos y canales presentes en las células eucariontes; sitio de la mayor parte de la síntesis de proteínas y lípidos.
- retículo sarcoplásmico:** retículo endoplasmático especializado en las células musculares; forma tubos huecos interconectados. El retículo sarcoplásmico almacena iones de calcio y los libera en el interior de la célula muscular, lo que inicia la contracción.
- retina:** lámina de tejido nervioso de múltiples capas en la parte posterior del ojo, compuesta por células fotorreceptoras más células nerviosas asociadas que refinan la información del fotorreceptor y la transmiten hacia el nervio óptico.
- rhizario:** miembro del clado protista Rhizaria. Los rhizarios, que usan delgados pseudópodos para moverse y capturar a su presa, y que muchas veces tienen una concha dura, incluyen a los foraminíferos y a los radiolarios.
- ribosoma:** complejo que consta de dos subunidades, cada una compuesta de ARN ribosómico y proteína; se encuentra en el citoplasma de las células o unido al retículo endoplásmico, que es el sitio de la síntesis de proteínas, durante la cual la secuencia de bases del ARN mensajero se traslada hacia la secuencia de aminoácidos en una proteína.
- ribozima:** molécula de ARN que puede catalizar ciertas reacciones químicas, en especial las involucradas en la síntesis y procesamiento del mismo ARN.
- riñón:** uno de un par de órganos del aparato excretor que se sitúan a cada lado de la columna vertebral; el riñón filtra la sangre, remueve desechos y regula la composición y el contenido de agua de la sangre.
- rombencéfalo:** porción posterior del encéfalo que contiene la médula, el puente de Varolio y el cerebelo.
- rubisco:** en la etapa de fijación del carbono del ciclo de Calvin, la enzima que cataliza la reacción entre la ribulosa bifosfato (RuBP) y el dióxido de carbono, con lo que fija el carbono del dióxido de carbono en una molécula orgánica; es la abreviatura de ribosa bifosfato carboxilasa.
- rumiante:** animal herbívoro con un aparato digestivo que incluye múltiples cámaras estomacales, una de las cuales contiene bacterias que digieren celulosa, y que regurgita los contenidos (“bolo”) de la primera cámara para masticación adicional (“rumiar”).
- ruta C₃:** en la fotosíntesis, serie cíclica de reacciones mediante las cuales el carbono del dióxido de carbono se fija como ácido fosfoglicérico, se produce el azúcar simple gliceraldehído-3-fosfato y se regenera la RuBP, molécula que capta el carbono. También se le llama *ciclo de Calvin*.
- ruta C₄:** serie de reacciones en ciertas plantas que fija el dióxido de carbono en una molécula de cuatro carbonos, que más adelante se descompone para usarse en el ciclo de Calvin de la fotosíntesis. Esto reduce la fotorrespiración dispendiosa en ambientes cálidos y secos.
- ruta metabólica:** secuencia de reacciones químicas dentro de una célula en la que los productos de una reacción son los reactantes para la siguiente reacción.
- sabana:** bioma dominado por céspedes y que sostiene árboles dispersos; usualmente tiene una época de lluvias durante la cual cae la mayor parte de la precipitación anual, seguida por una época seca durante la cual casi no llueve.
- sacarosa:** disacárido compuesto de glucosa y fructosa.
- saco vitelino:** una de las membranas embrionarias de los reptiles (incluidas las aves) y los mamíferos. En los reptiles, el saco vitelino es una membrana que rodea la yema en el huevo; en los mamíferos, forma parte del cordón umbilical y el aparato digestivo, pero no contiene yema.
- sáculo:** parche de células pilosas en el vestíbulo del oído interno; al doblarse las vellosidades de las células pilosas se detecta la dirección de la gravedad y el grado de inclinación de la cabeza.
- sangre:** tejido conectivo especializado, que consta de un fluido (plasma) en el que están suspendidas células sanguíneas; se transporta en el sistema circulatorio.
- sarcómera:** unidad de contracción de una fibra muscular; subunidad de la miofibrilla, que consta de filamentos gruesos y delgados, enlazados mediante líneas Z.
- saturado:** dicese de un ácido graso con tantos átomos de hidrógeno como pueda enlazar a la columna de carbono (por tanto, un ácido graso saturado no tiene enlaces dobles en la columna de carbono).
- secreción:** proceso mediante el cual las células del túbulo de la nefrona remueven desechos de la sangre, y secretan activamente dichos desechos en el túbulo.
- secretina:** hormona producida por el intestino delgado que estimula la producción y liberación de secreciones digestivas del páncreas y el hígado.
- secuenciación del ADN:** proceso para determinar el orden de los nucleótidos en una molécula de ADN.
- segmentación:** plan corporal animal en el que el cuerpo se divide en unidades repetidas, por lo general similares.
- segunda ley de la termodinámica:** principio de la física que afirma que cualquier cambio en un sistema aislado hace que disminuya la cantidad de energía útil concentrada, y aumente la cantidad de aleatoriedad y desorden (entropía).
- segundo mensajero:** químico intracelular, como el AMP cíclico, que se sintetiza o libera dentro de una célula en respuesta al enlace de una hormona o neurotransmisor (el primer mensajero) a receptores en la superficie celular; produce cambios específicos en el metabolismo de la célula.
- selección artificial:** procedimiento de cría selectiva en el que sólo se escogen como pies de cría a aquellos individuos con rasgos particulares; se usa sobre todo para mejorar las características deseables de plantas y animales domesticados; también se puede usar en experimentos de biología evolutiva.
- selección clónica:** mecanismo por el cual la respuesta inmunitaria adaptativa obtiene especificidad; un antígeno invasor suscita una respuesta de algunos linfocitos, que proliferan para formar un clon de células que ataca sólo al antígeno específico que estimuló su producción.
- selección de linaje:** tipo de selección natural que favorece los rasgos que aumentan la supervivencia o el éxito reproductivo de los parientes de un individuo, aun si esos rasgos reducen la aptitud de los individuos que los portan.
- selección direccional:** tipo de selección natural que favorece un extremo de un conjunto de fenotipos.
- selección disruptiva:** tipo de selección natural que favorece los extremos de un conjunto de fenotipos.
- selección estabilizadora:** tipo de selección natural que favorece el fenotipo promedio en una población.
- selección natural:** supervivencia y reproducción diferenciales de los organismos debidas a diferencias hereditarias en sus fenotipos, con el resultado de que los fenotipos mejor adaptados se vuelven más comunes en la población.
- selección sexual:** tipo de selección natural que actúa sobre los rasgos involucrados en la búsqueda y adquisición de parejas sexuales.

semen: fluido con espermatozoides producido por el aparato reproductor masculino.

semilla: estructura reproductiva de una planta con semillas, protegida por un tegumento; contiene una planta embrionaria y un suministro de alimentos para ella.

senescencia: en las plantas, proceso de envejecimiento específico, que por lo general incluye el deterioro y la caída de hojas y flores.

sépalo: uno del grupo de hojas modificadas que rodean y protegen un botón floral; en las dicotiledóneas, por lo general se desarrolla en una estructura verde parecida a hoja cuando florece; en las monocotiledóneas, usualmente es parecido a un pétalo.

septo: partición que separa la hifa fúngica en células individuales; los poros en el septo permiten la transferencia de materiales entre las células.

servicios de los ecosistemas: proceso por el cual los ecosistemas naturales y sus comunidades vivas sostienen y satisfacen la vida humana. Los servicios de los ecosistemas incluyen purificación del aire y el agua, reabastecimiento del oxígeno, polinización de plantas, reducción de las inundaciones, aprovisionamiento de un hábitat para la fauna, y muchos otros.

sífilis: infección bacteriana de los órganos reproductivos transmitida sexualmente; si no se atiende, puede dañar los sistemas nervioso y circulatorio.

simbiosis: relación entre especies en la que dos o más especies comparten una asociación física cercana a largo plazo.

simetría bilateral: plan corporal en el que un solo plano a través del eje central divide al cuerpo en mitades especulares.

simetría radial: plan corporal en el que cualquier plano a lo largo del eje central dividirá al cuerpo en mitades aproximadamente especulares. Las cnidarias y muchos equinodermos adultos muestran simetría radial.

sin labrar: método de cultivo que deja en su lugar los restos de las cosechas previas, donde se plantan directamente los cultivos del año siguiente, sin perturbación significativa del suelo.

sinapsis: sitio de comunicación entre las neuronas. En una sinapsis, una célula (presináptica) libera un químico (el neurotransmisor) que cambia el potencial eléctrico o el metabolismo de la segunda célula (postsináptica).

síndrome de alcoholismo fetal (SAF): conjunto de síntomas, incluidos retraso mental y anomalías físicas, que ocurre en infantes nacidos de madres que consumieron grandes cantidades de bebidas alcohólicas durante el embarazo.

síndrome de Down: trastorno genético causado por la presencia de tres copias del cromosoma 21; las características comunes incluyen discapacidades de aprendizaje, párpados de forma distintiva, boca pequeña, defectos cardíacos y baja resistencia a las enfermedades infecciosas; también se le llama *trisomía 21*.

síndrome de inmunodeficiencia adquirida (sida): enfermedad infecciosa causada por el virus de la inmunodeficiencia humana (VIH); ataca y destruye las células T, con lo que debilita el sistema inmunitario.

síndrome de Jacob: conjunto de características típicas de los hombres humanos que poseen un cromosoma X y dos cromosomas Y (XYY); la mayoría de los hombres XYY son fenotípicamente normales, pero tienden a ser más altos que el promedio y a tener un riesgo ligeramente mayor de problemas de aprendizaje.

síndrome de Klinefelter: conjunto de características que en general se encuentran en los individuos que tienen dos cromosomas X y un cromosoma Y; estos individuos son fenotípicamente hombres, pero por lo común son incapaces de engendrar hijos sin el uso de tecnologías reproductivas artificiales, como la fertilización *in vitro*. Los hombres con síndrome de Klinefelter pueden tener varios rasgos femeninos, incluyendo caderas anchas y desarrollo parcial de mamas.

síndrome de Turner: conjunto de características típicas de una mujer con un solo cromosoma X; las mujeres con síndrome de Turner son estériles, y tienen tendencia a ser muy bajas de estatura y a carecer de las características sexuales secundarias típicas de las mujeres.

síntesis por deshidratación: reacción química en la que dos moléculas se unen mediante un enlace covalente con la eliminación simultánea de un hidrógeno de una molécula y un grupo hidroxilo de la otra, con lo que se forma agua; lo contrario es la hidrólisis.

sistema aislado: en termodinámica, espacio hipotético donde no puede entrar o salir ni energía ni materia.

sistema binominal: método de nombrar a los organismos por género y especie, con frecuencia conocido como *nombre científico*, que usualmente utiliza palabras latinas o griegas o derivadas de estos idiomas.

sistema circulatorio abierto: tipo de sistema circulatorio que se encuentra en algunos invertebrados, como los artrópodos y la mayoría de los mo-

luscos, que incluye un espacio abierto (el hemocele) donde la sangre baña directamente los tejidos corporales.

sistema circulatorio cerrado: tipo de sistema circulatorio, que se encuentra en ciertos gusanos y vertebrados, en el que la sangre siempre está confinada en el corazón y los vasos.

sistema de brotes: todas las partes de una planta vascular, sin incluir la raíz; por lo general sobre tierra. Consta de tallo, hojas, retoños y (en temporadas) flores y frutos; sus funciones incluyen fotosíntesis, transporte de materiales, reproducción y síntesis de hormonas.

sistema de raíces: todas las raíces de una planta.

sistema de raíz fibrosa: sistema radical, que usualmente se encuentra en las monocotiledóneas, que se caracteriza por muchas raíces de aproximadamente el mismo tamaño que surgen en la base del tallo.

sistema de raíz primaria: sistema radical que usualmente se encuentra en dicotiledóneas; consta de una larga raíz principal gruesa y muchas raíces laterales más pequeñas que crecen a partir de la raíz principal.

sistema de tejido básico: sistema tisular vegetal que consta de células de parénquima, colénquima y esclerénquima, las cuales conforman la mayor parte de una hoja o tallo joven, a excepción de los tejidos vascular o cutáneo. La mayoría de las células de tejidos básicos cumplen funciones en la fotosíntesis, soporte o almacenamiento de carbohidratos.

sistema de tejido dérmico: sistema de tejido vegetal que constituye la cubierta exterior del cuerpo de la planta.

sistema de tejido vascular: sistema de tejido vegetal que consta de xilema (que transporta agua y minerales desde la raíz a los brotes) y floema (que transporta agua y azúcares a través de la planta).

sistema de tejidos: grupo de dos o más tejidos que en conjunto realizan una función específica.

sistema endocrino: sistema orgánico de un animal para la comunicación entre células; está compuesto por hormonas y las células que las secretan.

sistema endomembranoso: membranas internas que crean compartimientos holgadamente conectados dentro de la célula eucarionte. Incluye la envoltura nuclear, el retículo endoplasmático, vesículas, el aparato de Golgi y lisosomas.

sistema inmunitario: sistema de células, incluidos macrófagos, células B, células T, y moléculas, como anticuerpos y citosinas, que funcionan en conjunto para combatir las invasiones microbianas del cuerpo.

sistema inmunitario adaptativo: sistema ampliamente distribuido de órganos (incluidos timo, médula ósea y ganglios linfáticos), células (incluidas macrófagos, células dendríticas, células B y células T) y moléculas (incluidas citosinas y anticuerpos) que colaboran para combatir invasiones microbianas del organismo; el sistema inmunitario adaptativo responde y destruye toxinas o microbios invasores específicos; véase también *respuesta inmunitaria innata*.

sistema límbico: grupo diverso de estructuras cerebrales, principalmente en el prosencéfalo inferior, que incluye tálamo, hipotálamo, amígdala, hipocampo y partes del cerebro, y está involucrado en emociones, impulsos, comportamientos y aprendizaje básicos.

sistema linfático: sistema que consta de vasos linfáticos, capilares linfáticos, ganglios linfáticos, y timo, bazo, amígdalas y médula ósea. El sistema linfático ayuda a proteger al cuerpo contra infecciones, transportar grasas desde el intestino delgado hacia los vasos sanguíneos, y regresar el fluido excesivo y proteínas pequeñas al sistema circulatorio.

sistema nervioso autónomo: parte del sistema nervioso periférico de los vertebrados que hace sinapsis con glándulas, órganos internos y músculos lisos y que produce principalmente respuestas involuntarias.

sistema nervioso central (SNC): en los vertebrados, el encéfalo y la médula espinal.

sistema nervioso periférico (SNP): en los vertebrados, parte del sistema nervioso que conecta el sistema nervioso central con el resto del cuerpo.

sistema nervioso somático: parte del sistema nervioso periférico que controla el movimiento voluntario mediante la activación de los músculos esqueléticos.

sistema orgánico: dos o más órganos que colaboran para realizar una función concreta; por ejemplo, el aparato digestivo.

sistema respiratorio: grupo de órganos que funcionan en conjunto para facilitar el intercambio de gases —la ingesta de oxígeno y la eliminación de dióxido de carbono— entre un animal y su entorno.

sistemática: rama de la biología que se ocupa de la reconstrucción de filogenias y de nombrar los clados.

sitio activo: región de una molécula enzimática que se enlaza al sustrato y realiza la función catalítica de la enzima.

sobreexplotación: caza o recolección de poblaciones naturales a una tasa que excede la capacidad de las poblaciones para recuperar su número.

solución: solvente que contiene una o más sustancias disueltas (solutos).

soluto: sustancia disuelta en un solvente.

solvente: líquido capaz de disolver (dispersar uniformemente) otras sustancias.

sombra pluvial: área seca local, por lo general ubicada en el lado descendente de una cordillera montañosa que bloquea los vientos prevalecientes que llevan humedad.

sonda de ADN: secuencia de nucleótidos que es complementaria a la secuencia de nucleótidos de un gen u otro segmento de ADN en estudio; se usa para localizar el gen o segmento de ADN durante la electroforesis en gel u otros métodos de análisis del ADN.

subclímax: comunidad en la que la sucesión se detiene antes de llegar a la comunidad clímax; se mantiene a través de perturbación regular, por ejemplo, una pradera de césped alto mantenida por incendios periódicos.

sucesión: cambio estructural en una comunidad y su ambiente no vivo a lo largo del tiempo. Durante la sucesión, las especies se sustituyen unas a otras en una forma un tanto predecible, hasta que se alcanza una comunidad clímax estable autosustentable.

sucesión primaria: sucesión que ocurre en un ambiente, como la roca desnuda, en la que no hay rastros de una comunidad previa.

sucesión secundaria: sucesión que ocurre después de que se perturba una comunidad existente, por ejemplo, después de un incendio forestal; la sucesión secundaria es mucho más rápida que la sucesión primaria.

sumidero: en las plantas, cualquier estructura que usa azúcares o convierte azúcares en almidón y a la que fluyen los fluidos del floema.

sustrato: átomos o moléculas que son los reactivos para una reacción química catalizada mediante enzimas.

tabla periódica: gráfico, desarrollado por el químico ruso Dmitri Mendeleev, que incluye todos los elementos conocidos y los organiza en hileras de acuerdo con sus números atómicos y sus propiedades químicas en columnas (véase el Apéndice II).

tablas de supervivencia: tabla de datos que agrupa a los organismos nacidos al mismo tiempo y los rastrea a lo largo de su ciclo de vida, registrando cuántos siguen vivos en cada año sucesivo (u otra unidad de tiempo). En los agrupamientos pueden usarse varios parámetros, como el género. Las tablas de vida humanas pueden incluir muchos otros parámetros que usan los demógrafos (como el nivel socioeconómico).

tablas de vida: cuadro de datos que agrupa a los organismos nacidos al mismo tiempo y los rastrea a lo largo de su ciclo de vida, registrando cuántos sobreviven en cada año sucesivo (u otra unidad de tiempo). En los agrupamientos pueden usarse varios parámetros, como el sexo. Las tablas de vida humanas pueden incluir muchos otros parámetros (como nivel socioeconómico) que utilizan los demógrafos.

taiga: bioma con inviernos largos y fríos y pocos meses de clima cálido; está dominado por coníferas perennes; también se le conoce como *bosque septentrional de coníferas*.

tálamo: parte del prosencéfalo que retransmite información sensorial hacia muchas partes del cerebro.

tallo: parte del cuerpo de una planta, por lo general ubicado sobre tierra, que sostiene las hojas y las estructuras reproductivas, como flores y frutos.

tampón: compuesto que minimiza los cambios en el pH al retirar o liberar en forma reversible iones de H⁺.

tasa de crecimiento: medida del cambio del tamaño de una población por individuo por unidad de tiempo.

taxonomía: rama de la biología dedicada a nombrar y clasificar a los organismos.

tectónica de placas: teoría de que la corteza de la Tierra está dividida en placas irregulares que convergen, divergen o se deslizan una sobre otra, estos movimientos producen la deriva continental, el movimiento de los continentes sobre la superficie de la Tierra.

tegumento: cubierta exterior de una semilla; delgado, fuerte e impermeable, formado a partir de los integumentos del óvulo.

tejido: grupo de células (por lo general similares) que en conjunto realizan una función específica; un tejido también puede incluir el material extracelular producido por sus células.

tejido adiposo: tejido compuesto por células grasas.

tejido conectivo: tipo de tejido que consta de tejidos diversos, incluidos hueso, cartilago, grasa y sangre, que usualmente contiene grandes cantidades de material extracelular.

tejido de colénquima: tejido formado a partir de células de colénquima, que con frecuencia son alargadas, con paredes celulares gruesas y flexibles. Este tipo de células está vivo en la madurez y ayuda a sostener el cuerpo de la planta.

tejido de parénquima: tejido formado a partir de células de parénquima que están vivas en la madurez, por lo general tienen paredes celulares delgadas y realizan la mayor parte del metabolismo de una planta. La mayor parte de las células meristemáticas en división en una planta son parénquima.

tejido epidérmico: tejido vegetal que forma la epidermis, la capa celular externa que cubre hojas, tallos jóvenes y raíces jóvenes.

tejido epitelial: tipo de tejido que forma membranas que cubren la superficie del cuerpo y recubre las cavidades corporales; también da origen a las glándulas.

tejido muscular: tejido compuesto por uno de tres tipos de células contráctiles (lisa, esquelética o cardíaca).

tejido nervioso: tejido que constituye el encéfalo, la médula espinal y los nervios; consta de neuronas y células gliales.

telofase: en la mitosis, y en las dos divisiones de la meiosis, etapa final en la que usualmente desaparecen las fibras del huso, se vuelve a formar la envoltura nuclear y por lo general ocurre la citocinesis. En la mitosis y la meiosis II, los cromosomas también relajan su forma condensada.

telómero: nucleótidos al final del cromosoma que lo protegen de daños durante la condensación y evitan que los extremos se unan con los de otro cromosoma.

tendón: banda dura de tejido conectivo que conecta un músculo a un hueso.

tensión superficial: propiedad de un líquido para resistir la penetración de los objetos en su interfaz con el aire, debido a la cohesión entre las moléculas del líquido.

teoría celular: teoría científica que afirma que todo organismo viviente está formado por una o más células; las células son las unidades funcionales de todos los organismos; y todas las células surgen a partir de células preexistentes.

teoría científica: explicación de los fenómenos naturales desarrollada a través de observaciones extensas y reproducibles; más general y confiable que una hipótesis.

teoría científica de la evolución: teoría que afirma que los organismos modernos descienden, con modificaciones, de formas de vida anteriores.

terapia génica: intento de curar una enfermedad al insertar, borrar o alterar los genes de un paciente.

terminal sináptica: abombamiento en la terminación ramificada de un axón, donde éste forma una sinapsis.

termorreceptor: receptor sensorial que responde al calor o al frío.

territorialidad: defensa de una zona en la que se encuentran recursos importantes.

testículo: gónada de los machos.

testosterona: en los vertebrados, hormona producida por las células intersticiales de los testículos; estimula la espermatogénesis y el desarrollo de características sexuales masculinas secundarias.

tetrápodo: organismo que descendió del primer vertebrado de cuatro extremidades. Los tetrápodos incluyen a todos los anfibios, reptiles (incluidas aves) y mamíferos extintos y vivos.

tiempo atmosférico: fluctuaciones a corto plazo en temperatura, humedad, cubierta nubosa, viento y precipitación en una región durante periodos de horas a días.

tigmotropismo: crecimiento en respuesta al tacto.

tilacoide: saco membranoso en forma de disco que se encuentra en los cloroplastos, cuyas membranas contienen los fotosistemas, cadenas de transporte de electrones y enzimas sintetizadoras de ATP que se usan en las reacciones luminosas de la fotosíntesis.

timina (T): base nitrogenada que se encuentra únicamente en el ADN; se abrevia T.

timo: órgano del sistema linfático que se ubica en la parte alta del tórax, frente al corazón, y que secreta timosina, la cual estimula la maduración de linfocitos T del sistema inmunitario.

timosina: hormona, secretada por el timo, que estimula la maduración de linfocitos T en el sistema inmunitario.

tiroides: glándula endocrina, situada en el cuello frente a la laringe, que secreta las hormonas tiroxina (que influye en el ritmo metabólico) y calcitonina (que regula la concentración de iones de calcio en la sangre).

tiroxina: hormona, secretada por la tiroides, que estimula y regula el metabolismo.

trabajo: energía transferida a un objeto, que usualmente hace que el objeto se mueva.

trabajo de parto: serie de contracciones del útero que resultan en el nacimiento.

traducción: proceso mediante el cual la secuencia de bases del ADN mensajero se convierte en la secuencia de aminoácidos de una proteína.

transcripción: síntesis de una molécula de ARN a partir de una plantilla de ADN.

transfección: introducir ADN extraño en una célula huésped; por lo general incluye mecanismos para regular la expresión del ADN en la célula huésped.

transformación: método de adquisición de nuevos genes, mediante el cual el ADN de una bacteria (usualmente liberada después de la muerte de la bacteria) se incorpora en el ADN de otra bacteria viviente.

transgénico: dicese de un animal o planta que contiene ADN derivado de otra especie, que por lo general se inserta en el organismo a través de ingeniería genética.

transición demográfica: cambio en la dinámica poblacional en el que una población bastante estable, con índices de natalidad y mortalidad elevados, experimenta un crecimiento acelerado conforme los índices de mortalidad declinan y luego vuelve a ser una población estable (aunque más numerosa) conforme baja el índice de natalidad.

translocación: mutación que ocurre cuando una pieza de ADN se remueve de un cromosoma y se une a otro.

transpiración: evaporación de agua a través de los estomas, principalmente en las hojas.

transporte activo: movimiento de materiales a través de una membrana mediante el uso de energía celular, por lo general contra un gradiente de concentración.

transporte pasivo: movimiento de materiales a través de una membrana a lo largo de un gradiente de concentración, presión o carga eléctrica, sin usar energía celular.

transporte que requiere energía: transporte de sustancias a través de la membrana celular usando energía de la célula; incluye transporte activo, endocitosis y exocitosis.

tráquea: (1) en los vertebrados terrestres, conducto flexible, sostenido por anillos de cartilago, que lleva aire entre la laringe y los bronquios. (2) Órgano respiratorio de los insectos, que consta de un conjunto de tubos llenos de aire que parten de aberturas llamadas espiráculos y se ramifican de manera extensa a lo largo del cuerpo.

traqueida: tipo de célula alargada del xilema, con extremos ahusados que se superponen al extremo ahusado de otra traqueida para formar conductos que transportan agua y minerales. Unas hendiduras en las paredes celulares de las traqueidas permiten el fácil movimiento de agua y minerales hacia y desde las células, incluidas desde una traqueida a la siguiente.

trastornador endocrino: contaminante ambiental que interfiere con la función endocrina, en muchos casos al alterar la acción de las hormonas sexuales.

tricomas: proyecciones desde las células epidérmicas de algunas plantas. Las tricomas pueden absorber agua, formar un recubrimiento piloso sobre las hojas o auxiliar en la dispersión de semillas.

tricomoniasis: enfermedad de transmisión sexual, causada por la protista *Trichomonas*, que causa inflamación de las membranas mucosas que recubren el aparato urinario y los genitales.

triglicérido: lípido compuesto por tres moléculas de ácido graso enlazadas a una sola molécula de glicerol.

trisomía 21: véase *síndrome de Down*.

trisomía X: condición de las mujeres que tienen tres cromosomas X en lugar de los dos normales; la mayor parte de tales mujeres son fenotípicamente normales y son fértiles.

trombina: enzima producida en la sangre como resultado de una lesión en un vaso sanguíneo; cataliza la producción de fibrina, una proteína que contribuye a la formación de coágulos sanguíneos.

tropismo: crecimiento direccional en respuesta a un estímulo ambiental.

túbulo de Malpighi: unidad funcional del sistema excretor de los insectos, que consta de un pequeño tubo que sobresale del intestino; desechos y nutrientes se mueven desde la sangre circundante hacia el túbulo, que drena en el intestino, donde los nutrientes se reabsorben de vuelta hacia la sangre, mientras los desechos se excretan junto con las heces.

túbulo distal: última sección de las nefronas de los mamíferos, después del asa de Henle, que lleva la orina al conducto colector; la mayor parte de

las secreciones tubulares y una pequeña cantidad de absorción tubular ocurren en el túbulo distal.

túbulo proximal: parte inicial del túbulo renal; en los mamíferos, aquí ocurre la mayor parte de la reabsorción.

túbulo renal: porción tubular de una nefrona compuesta por el túbulo proximal, el asa de Henle y el túbulo distal. La orina se forma a partir de la sangre filtrada conforme pasa a través del túbulo.

túbulo seminífero: en los testículos de los vertebrados, serie de conductos donde se producen los espermatozoides.

túbulo T: plegamiento profundo de la membrana plasmática de una célula muscular; conduce el potencial de acción dentro de la célula.

tundra: bioma con condiciones climáticas severas (frío y viento extremos, y poca lluvia) que no pueden sostener árboles.

umbral: potencial eléctrico al que se dispara un potencial de acción; por lo general, el umbral es de alrededor de 10 a 20 mV menos negativo que el potencial de reposo.

unicelular: que tiene una sola célula; la mayoría de los miembros de los dominios Bacteria y Archaea y el reino Protista son unicelulares.

unidad motriz: una sola motoneurona y todas las fibras musculares con las que forma sinapsis.

unión comunicante (en hendidura): tipo de unión entre células animales en la que canales conectan el citoplasma de células contiguas.

unión estrecha: tipo de unión entre células de animales que evita el movimiento de materiales a través del espacio entre ellas.

uniones adhesivas: estructuras de unión que ligan las células entre sí dentro de los tejidos.

urea: desecho soluble en agua, nitrogenado, producto de la descomposición de aminoácidos; uno de los principales componentes de la orina en los mamíferos.

uréter: conducto que lleva la orina desde un riñón hasta la vejiga urinaria.

uretra: conducto que va desde la vejiga urinaria hasta el exterior del cuerpo; en los machos, la uretra también recibe espermatozoides provenientes de los vasos deferentes, y conduce tanto el esperma como la orina (en momentos distintos) hacia la punta del pene.

útero: en las hembras de los mamíferos, parte del aparato reproductor que aloja al embrión durante el embarazo.

utrículo: cúmulo de células pilosas en el vestíbulo del oído interno; el doblamiento de las vellosidades de las células pilosas permite la detección de la dirección de la gravedad y el grado de inclinación de la cabeza.

vacuna: inyección en el cuerpo que contiene antígenos característicos de un organismo patógeno particular y que estimula una respuesta inmunológica adecuada a dicho organismo patógeno.

vacuola central: gran vacuola llena de fluido que ocupa la mayor parte del volumen de muchas células vegetales; realiza varias funciones, incluido el mantenimiento de la presión de turgencia.

vacuola contráctil: vacuola llena de fluido en ciertas protistas que ingiere agua del citoplasma, se contrae y expulsa el agua fuera de la célula a través de un poro en la membrana plasmática.

vacuola digestiva: saco membranoso, dentro de una célula, donde está encerrado el alimento. En la vacuola se vierten enzimas digestivas, para que ocurra la digestión intracelular.

vagina: conducto que va desde el exterior del cuerpo de las hembras mamíferos hasta el cuello del útero; sirve como receptáculo para el semen y como canal de parto.

válvula auriculoventricular: válvula del corazón que separa cada aurícula de cada ventrículo y evita el reflujo de la sangre hacia las aurículas durante la contracción de los ventrículos.

válvula semilunar: válvula ubicada entre el ventrículo derecho del corazón y la arteria pulmonar, o entre el ventrículo izquierdo y la aorta; evita el reflujo de sangre a los ventrículos cuando se relajan.

variable: en un experimento científico, factor que se manipula de modo deliberado con la finalidad de poner a prueba una hipótesis.

vaso: en las plantas, un conducto de xilema compuesto por elementos de vaso apilados de manera vertical, con paredes extremadamente perforadas o faltantes, que dejan un cilindro hueco continuo ininterrumpido.

vaso deferente: conducto que conecta el epidídimo de los testículos con la uretra.

vaso sanguíneo: uno de diversos tipos de conductos que llevan la sangre por el cuerpo.

vejiga: órgano muscular hueco que almacena la orina.

vello coriónico: en los embriones de mamíferos, proyección del corion parecida a un dedo que penetra en el revestimiento uterino y forma la parte embrionaria de la placenta.

vellosidad: proyección a modo de dedo en la pared del intestino delgado que aumenta la superficie del área para la absorción.

vena: en los vertebrados, vaso de pared delgada y diámetro grande que lleva sangre desde las vénulas hacia el corazón; en las plantas, haz vascular en una hoja.

vena renal: vena que lleva sangre de los riñones.

ventana oval: entrada de la cóclea, cubierta por una membrana.

ventana redonda: membrana flexible al final de la cóclea y opuesta a la ventana oval, que permite al fluido en la cóclea moverse en respuesta a los movimientos de la ventana oval.

ventrículo: cámara muscular inferior a cada lado del corazón, que bombea sangre a través de las arterias. El ventrículo derecho envía sangre hacia los pulmones; el ventrículo izquierdo bombea sangre hacia el resto del cuerpo.

vénula: vaso estrecho con paredes delgadas que lleva sangre desde los capilares hacia las venas.

verificación: mecanismo del ciclo celular eucarionte por el cual los complejos proteínicos en la célula determinan si la célula completó con éxito un proceso específico que es esencial para la división celular exitosa, como la replicación correcta de cromosomas.

vertebrado: animal que tiene columna vertebral.

vesícula: (1) pequeño saco situado junto al hígado que almacena y concentra la bilis secretada por este último. La bilis pasa de la vesícula al intestino delgado a través del conducto biliar. (2) Saco pequeño, temporal, encerrado por una membrana, dentro del citoplasma.

vesícula seminal: en los machos de los mamíferos, glándula que produce un fluido alcalino que contiene fructosa y forma parte del semen.

viroide: partícula de ARN capaz de infectar una célula y de dirigir la producción de más viroides; responsable de ciertas enfermedades en las plantas.

virus: partícula parásita no celular que consta de un recubrimiento proteínico que rodea material genético; se multiplica sólo dentro de una célula de un organismo vivo (el huésped).

virus de inmunodeficiencia humana (VIH): virus patógeno que causa el síndrome de inmunodeficiencia adquirida (sida) al atacar y destruir las células T colaboradoras del sistema inmunitario.

virus del papiloma humano (VPH): virus que infecta los órganos reproductivos, con frecuencia causa verrugas genitales; es la causa de la mayoría, si no de todos, los casos de cáncer cervical.

visión binocular: capacidad de ver objetos simultáneamente con ambos ojos, lo que proporciona una mayor percepción de la profundidad y una estimación más precisa del tamaño y la distancia de un objeto de la que puede alcanzarse con la visión de un solo ojo.

vitamina: uno de un grupo de diversos químicos que deben estar presentes en cantidades traza en la dieta para mantener la salud; el cuerpo los usa en conjunción con enzimas en varias reacciones metabólicas.

xilema: tejido conductor de las plantas vasculares que transporta agua y minerales desde la raíz hasta el brote.

yema: (1) sustancia rica en proteína o lípido contenida en los huevos, que proporcionan alimento para el embrión en desarrollo. (2) En las plantas, un brote embrionario, con frecuencia latente hasta que es estimulado por combinaciones específicas de hormonas. En los animales que se reproducen de manera asexual, copia miniatura de un animal que se desarrolla en alguna parte del cuerpo del animal adulto; por lo general, con el tiempo se separa del adulto y asume existencia independiente.

yunque: el segundo de los huesecillos del oído medio que unen la membrana timpánica con la ventana oval de la cóclea; también se le llama *incus*.

zigosporangio: estructura reproductiva fuerte y resistente producida por algunos hongos, como los mohos del pan; encierran núcleos diploides que experimentan meiosis y dan lugar a esporas haploides.

zona afótica: región del océano por abajo de los 200 metros donde no penetra la luz solar.

zona costera: región del agua costera que es relativamente poco profunda pero constantemente está sumergida y puede sostener plantas grandes o algas; incluye bahías y humedales costeros.

zona fótica: región de un océano donde la luz es suficientemente intensa como para sostener la fotosíntesis.

zona intermareal: área de la costa marina que alternadamente se cubre con agua en la marea alta y queda expuesta al aire durante la marea baja.

zona limnética: parte de un lago donde penetra suficiente luz para sostener la fotosíntesis.

zona litoral: parte de un lago, por lo general cerca de la orilla, en la que el agua es poco profunda y las plantas encuentran luz abundante, anclaje y nutrientes adecuados.

zona pelúcida: capa transparente, no celular, entre la corona radiada y el óvulo.

zona profunda: parte de un lago donde la luz es insuficiente para sostener la fotosíntesis.

zooplancton: protistas no fotosintéticos que abundan en ambientes marinos y de agua dulce.

RESPUESTAS A LAS PREGUNTAS DE PENSAMIENTO CRÍTICO, EVALÚA LO SIGUIENTE, OPCIÓN MÚLTIPLE Y LLENA LOS ESPACIOS

Capítulo 1

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 1-3 El bollo está hecho de trigo, un organismo fotosintético que puede capturar luz solar de manera directa. La carne proviene de una vaca, que se alimenta con organismos fotosintéticos e impulsa su cuerpo con energía almacenada de la fotosíntesis.

Figura 1-9 De todos los animales, los herbívoros tienen acceso a la mayor cantidad de energía porque se alimentan con plantas, que capturan la energía directamente de la luz solar. El enorme tamaño de los herbívoros también es una adaptación para alcanzar las hojas de los árboles altos.

Figura 1-10 Cambio climático global.

¿Cómo sabes eso? Los experimentos controlados ofrecen datos confiables

Cualquier cosa que hubiera pasado a través de la gasa posiblemente habría producido las larvas, o pudieron provenir de huevecillos que estaban en la carne antes de ponerla en los frascos. Un experimento para apoyar la hipótesis de que las moscas producen larvas sería usar el montaje experimental de Redi con carne en cada uno de los dos frascos cubiertos con gasa, pero colocar moscas en un frasco y en el otro no.

Opción múltiple

1. b; 2. c; 3. a; 4. d; 5. a

Llena los espacios

1. estímulos; energía, materiales; complejo, organizado; evolucionada
2. átomo; célula; tejidos; población; comunidad; ecosistema
3. teoría científica; hipótesis; método científico
4. evolución; selección natural
5. ácido desoxirribonucleico, ADN; genes

Capítulo 2

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 2-1 El número de masa de h es 1; el número de masa de He es 4.

Figura 2-2 Los átomos con capas exteriores que no están llenas se vuelven estables al llenar (o vaciar) sus capas exteriores.

Figura 2-3 El calor proveniente del fuego impulsa los electrones hacia niveles de energía superiores. Cuando los electrones espontáneamente regresan a su nivel estable original, ceden luz así como calor.

Figura 2-9 No. El aceite hidrofóbico no ejerce atracción para los iones en la sal, de modo que la sal permanecerá en cristales sólidos.

Figura 2-10 La gota de agua se dispersaría sobre el vidrio limpio debido a la adhesión al vidrio y la cohesión entre las moléculas de agua. Sobre un vidrio cubierto con aceite, la gota sería redonda debido a interacciones hidrofóbicas.

Figura 2-11 Hay más espacio vacío entre las moléculas en el hielo que entre las moléculas de agua líquida, de modo que el hielo es menos denso y flota.

¿Cómo sabes eso? Revelaciones radiactivas

El espacio lleno con fluido ocupa una porción mucho más grande del cerebro del paciente con Alzheimer, lo que indica una pérdida significativa de neuronas.

Evalúa lo siguiente

Guardián de la salud: Radicales libres: ¿Amigos o enemigos?

Comer chocolate oscuro por sí mismo es improbable que revierta la presión arterial alta. Si Thomas agrega una barra de chocolate de 170 g (aproximadamente 1000 Calorías) a su dieta diaria regular, podría subir casi 25 kg durante 6 meses, lo que quizás empeoraría su presión arterial alta. Thomas debería mantener un peso saludable, aumentar gradualmente su ejercicio, y comer

muchos frutos y vegetales. Además, estaría bien que agregara una cantidad mucho más pequeña de chocolate oscuro a diario.

Opción múltiple

1. d; 2. a; 3. d; 4. b; 5. d

Llena los espacios

1. protones, neutrones; electrones, capas de electrones
2. ión; positivo; iónico
3. isótopos; elementos; radiactivo
4. inerte; reactivo; comparten
5. polar; hidrógeno; cohesión

Capítulo 3

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 3-1 El cianuro de hidrógeno es una molécula polar, porque el átomo de nitrógeno ejerce un tirón mucho más fuerte que el átomo de hidrógeno sobre los electrones del carbono.

Figura 3-8 Durante la hidrólisis de sacarosa, el agua se divide; un hidrógeno del agua se agrega al oxígeno de la glucosa (que antes unía las dos subunidades) y el OH restante del agua se agrega al carbono (que anteriormente enlazaba a oxígeno) de la subunidad fructosa.

Figura 3-14 Otros aminoácidos con grupos funcionales hidrofóbicos son glicina, alanina, valina, isoleucina, metionina, triptofano y prolina.

Figura 3-16 La energía térmica puede romper los enlaces de hidrógeno y perturbar la estructura tridimensional de una proteína. Esto evita que la proteína realice sus funciones usuales.

Figura 3-22 Los triglicéridos se rompen mediante reacciones de hidrólisis.

Figura 3-27 Como lípidos, los esteroides son solubles en las membranas celulares con base fosfolípida y pueden cruzarlas para actuar dentro de la célula.

Evalúa lo siguiente

Guardián de la salud: Alimentos falsos

El médico debe hacer lo siguiente:

- Enfatizar la importancia de perder peso y verificar las calorías de los alimentos. Los pasteles y donas libres de azúcar probablemente tendrán al menos tantas calorías como las del tipo regular.
- Explicar que el gusto por los dulces puede (y debe) controlarse al cortar los dulces en forma gradual.
- Sugerir al paciente hacer más ejercicio.
- Ofrecer consejo estándar para pacientes prediabéticos (esta información está más allá del ámbito de este capítulo, pero está disponible en línea en muchos sitios Web prestigiosos).

Guardián de la salud: Colesterol, grasas trans y tu corazón

El médico debe hacer lo siguiente:

- Realizar una prueba sanguínea en busca de colesterol LDL alto; esto podría provocar bloqueo arterial parcial que privaría al corazón de oxígeno adecuado durante el ejercicio y produciría dolor en el pecho.
- Recomendar que la paciente pierda peso.
- Preguntar acerca del régimen de ejercicios de la paciente (si tiene alguno) y recomendar que la paciente intente varias clases de ejercicios para encontrar uno que disfrute.
- Preguntar si su dieta incluye mucha grasa saturada; si es así, recomendar con insistencia que cambie a aceite.
- Preguntar si fuma, lo cual contribuye a falla cardíaca; si es así, alentar que abandone el hábito.
- Sugerir pruebas adicionales que se usen para evaluar la salud arterial y explicar cómo la obesidad daña al corazón (usar sitios Web prestigiosos para buscar esta información).

Opción múltiple

1. c; 2. c; 3. a; 4. d; 5. a

Llena los espacios

- monómero, polímeros; polisacáridos; hidrólisis (cualesquiera tres); celulosa, almidón, glucógeno, quitina
- enlace hidrógeno, enlaces hidrógeno y disulfuro, enlace hidrógeno, enlace peptídico
- deshidratación, agua; aminoácidos; primaria; lámina beta; desnaturada
- azúcar ribosa, base, fosfato; trifosfato de adenosina (ATP); adenina, guanina, citosina, timina; ácido desoxirribonucleico (ADN), ácido ribonucleico (ARN); fosfato
- aceite, cera, esteroides, colesterol, fosfolípido

Capítulo 4

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 4-8 El fluido no se movería hacia arriba porque el batimiento de los flagelos dirigiría el fluido recto afuera de las membranas celulares. Moco y partículas atrapadas se acumularía en la tráquea.

Figura 4-10 La condensación permite que los cromosomas se organicen y separen entre sí de modo que una copia completa de información genética puede distribuirse a cada una de las células hijas que resulta de la división celular.

Figura 4-14 La composición fundamentalmente similar de las membranas les permite fundirse entre sí. Esto permite que moléculas en las vesículas se transfieran de una estructura encerrada por membrana (como el retículo endoplasmático) hacia otra (como el aparato de Golgi). El material puede exportarse desde la célula cuando la vesícula se fusiona con la membrana plasmática.

Figura 4-15 Si enzimas lisosómicas se activan a un pH que se encuentra en el citoplasma, las enzimas descompondrían las membranas del retículo endoplasmático, el aparato de Golgi y las vesículas expuestas a las enzimas.

¿Cómo sabes eso? La búsqueda de la célula

La micrografía óptica ofrece vistas panorámicas de las estructuras en relación mutua, y también te permite ver la célula viva, sin distorsiones de las técnicas de preservación. Puedes observar cómo baten los cilios y cómo mueven la célula. En la MEB de la célula intacta, puedes observar su forma tridimensional global y el hecho de que está por completo cubierta con cilios. La MET proporciona una vista más diagramática de las mitocondrias, con una imagen más clara de la organización interna y las crestas plegadas (véase la Fig. 4-17). La MEB de las mitocondrias muestra que las membranas internas crean espacios confinados separados del fluido dentro de este organelo.

Guardián de la Tierra: ¿Gustarías papas fritas con tu cultivo de células vacunas?

Las proyecciones de tu gráfica diferirán un poco con base en diferentes líneas de estimación de tendencia. Sin embargo, el consumo de carne por persona en China, si la tendencia actual continúa, todavía no superará la de Estados Unidos en 2050, pero será similar a la del Reino Unido. Estados Unidos y el Reino Unido aumentarán ligeramente; India permanecerá estable. China en la actualidad consume más carne en total; en 1980, Estados Unidos superó a China en consumo total de carne.

Opción múltiple

1. a; 2. b; 3. b; 4. d; 5. b

Llena los espacios

- fosfolípidos, proteínas; fosfolípido, proteína
- microfilamentos, filamentos intermedios, microtúbulos; microtúbulos; microfilamentos; filamentos intermedios
- ribosomas, retículo endoplasmático, nucléolo, aparato de Golgi, pared celular, ARN mensajero
- retículo endoplasmático rugoso; vesículas, aparato de Golgi; carbohidrato; membrana plasmática
- mitocondrias, cloroplastos, matriz extracelular, nucleóide, cilios, citoplasma

- mitocondrias, cloroplastos; doble, ATP; tamaño
- paredes celulares; nucleóide; plásmidos; pili sexuales

Capítulo 5

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 5-6 El agua destilada hace la solución hipotónica para las células sanguíneas, lo que hace que fluya suficiente agua al interior para explotar sus frágiles membranas celulares.

Figura 5-7 La rígida pared celular de las células vegetales contrarresta la presión ejercida por el agua que entra por ósmosis, de modo que aunque la célula se endurecería por la presión interna del agua, no explotaría.

Figura 5-8 No. El transporte activo de agua a través de una membrana contra su gradiente de concentración desperdiciaría energía porque el agua simplemente se difundiría (por ósmosis) de vuelta a través de la membrana.

Figura 5-12 La exocitosis usa energía celular, mientras que la difusión ocurre de manera pasiva. Durante la exocitosis, los materiales se expulsan sin pasar directamente a través de la membrana plasmática, lo que permite a la célula eliminar materiales que son muy grandes para pasar a través de las membranas.

¿Cómo sabes eso? El descubrimiento de las acuaporinas

Los óvulos de control se habrían hundido muy ligeramente. Puesto que se hinchan ligeramente en agua destilada, es claro que son un tanto permeables al agua, y habrían perdido parte de agua por ósmosis en la solución hipertónica. Los óvulos con acuaporinas insertados en sus membranas plasmáticas se habrían hundido en forma considerable y habrían sido mucho más pequeños que los óvulos de control porque el agua puede fluir por cualquier vía a través de acuaporinas, y habría fluido fuera hacia el ambiente hipertónico por ósmosis.

Guardián de la salud: Fluidez de membrana, fosfolípidos y dedos temblorosos

Es adaptativo sentir aumento de dolor cuando las partes del cuerpo están en peligro de ser dañadas por el frío, porque esto estimulará comportamiento urgente para calentar la región corporal afectada.

Estudio de caso Otro vistazo: Venenos despiadados

Las fosfolipasas de veneno se inyectan para lesionar y ayudar a inmovilizar a la presa, mientras que las fosfolipasas en el tracto digestivo descomponen los fosfolípidos de membrana en nutrientes que pueden absorberse.

Opción múltiple

1. c; 2. b; 3. b; 4. c; 5. a

Llena los espacios

- fosfolípidos; receptor, reconocimiento, enzimas, unión, transporte
- permeable selectivamente; difusión; ósmosis; acuaporinas; transporte activo
- de canal, portadoras; simple, lípidos
- uniones adhesivas, uniones estrechas, uniones comunicantes; plasmodesmos
- difusión simple, difusión simple, difusión facilitada, difusión facilitada
- exocitosis; sí; vesículas

Capítulo 6

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 6-1 Sí, pero éste sería un viaje aburrido porque cada "colina" sucesiva tendría que ser mucho más baja que la anterior.

Figura 6-4 La descomposición de glucosa es exergónica; la fotosíntesis es endergónica.

Figura 6-7 Ambas partes de la reacción acoplada ocurren con pérdida de energía útil en la forma de calor.

Figura 6-8 No, sólo las reacciones exergónicas pueden ocurrir espontáneamente después de superar la energía de activación.

Estudio de caso Otro vistazo: Energía desencadenada

El exceso de calor en el cuerpo del corredor estimula respuestas que reducen el calor, un ejemplo de inhibición de la realimentación. Este mismo principio está en operación cuando el producto final de un proceso metabólico inhibe una enzima involucrada en su producción.

Evalúa lo siguiente

Guardián de la salud: La falta de una enzima conduce a intolerancia a la lactosa

Habría sospechado intolerancia a la lactosa, que hubiese sido incluso mucho más probable si los progenitores del niño provinieran del este de Asia, de África occidental o tuvieran origen nativo-americano. Si las pruebas confirmaran esta sospecha, podría sugerir que el niño redujera los alimentos que contienen lactosa a un nivel que pudiera tolerar y que los progenitores intentaran darle fórmulas especiales de productos lácteos que tuvieran lactasa, o píldoras de lactasa que pudiera tomar antes de una comida.

Opción múltiple

1. b; 2. a; 3. d; 4. b; 5. d

Llena los espacios

1. crearse, destruirse; cinética, potencial
2. menos; entropía
3. exergónica; endergónica; exergónica; endergónica
4. adenosín trifosfato; adenosín difosfato, fosfato; energía
5. proteínas; catalizadores, energía de activación; sitio activo
6. inhibidoras; competitivo

Capítulo 7

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 7-5 Si sólo la luz roja golpea la hoja, la clorofila *b* recolectaría mucho menos energía luminica y en esencia los carotenoides no recolectarían nada, de modo que la fotosíntesis y su producción resultante de O_2 declinarían de manera significativa. Si sólo estuviera presente luz infrarroja no se generaría oxígeno, porque en los cloroplastos no hay pigmentos que capturen infrarrojo. La luz verde que brilla sobre la hoja reduciría en forma sustancial la producción de O_2 porque ni la clorofila *a* ni la *b* la absorberían. La mayor parte de la luz verde se refleja de la hoja.

Figura E7-1 En condiciones frías y húmedas, la evaporación no es un problema, de modo que las plantas C_3 pueden dejar sus estomas abiertos, lo que permite que el CO_2 adecuado entre y se difunda O_2 hacia afuera. La ruta C_3 es más eficiente en energía que la ruta C_4 ; C_4 usa un ATP adicional por molécula de CO_2 (para regenerar PEP). Por ende, cuando CO_2 es abundante y la fotorrespiración no es un problema, las plantas C_3 producen azúcar con menor costo energético, y superan a las plantas C_4 .

Guardián de la Tierra: Biocombustibles: ¿Sus beneficios son falsos?

Es razonable suponer que los biocombustibles de algas y/o celulosa gradualmente (o rápidamente) sustituirán al maíz. Los precios del maíz se espera que caigan y se estabilicen en un menor precio de lo que están en la actualidad. Sin embargo, son posibles otros escenarios, y cualquier escenario con un argumento razonable es correcto.

Opción múltiple

1. a; 2. b; 3. a; 4. b; 5. d

Llena los espacios

1. estomas, oxígeno (O_2), dióxido de carbono (CO_2); pérdida de agua (evaporación); cloroplastos, mesófilo
2. rojo, azul, violeta; verde; carotenoides; fotosistemas, tilacoides
3. centro de reacción; molécula aceptora primaria de electrones; cadena de transporte de electrones; iones de hidrógeno (H^+); quimiosmosis
4. agua (H_2O), dióxido de carbono (CO_2); ciclo de Calvin; fijación de carbono
5. rubisco, oxígeno (O_2); fotorrespiración; ruta C_4 , ruta CAM (o metabolismo ácido de las crasuláceas)
6. ATP, NADH, Calvin; RuBp (o ribulosa bifosfato); G3P (gliceraldehído-3-fosfato), glucosa

Capítulo 8

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 8-3 La glucólisis produce un neto de dos moléculas de NADH y dos ATP.

Figura 8-6 Sin oxígeno, los electrones no podrían seguir entrando a la cadena de transporte de electrones, y no se producirían más ATP.

Figura 8-11 NAD^+ no estaría disponible para más glucólisis o respiración celular.

Evalúa lo siguiente

Guardián de la salud: ¿Cómo puedes engordar si comes azúcar?

Hipótesis: Colin come muchos más carbohidratos que antes para quedar satisfecho. Preguntas: ¿Qué come en lugar de grasa? ¿Ha reducido su ingesta calórica diaria promedio? ¿Ha aumentado su ejercicio? Recomendaciones: Comer muchos frutos y vegetales; incluir algunas grasas saludables de alimentos como aguacates y nueces. Evitar carbohidratos refinados, contar las calorías, ejercitarse con regularidad, y aumentar el ejercicio diario en forma gradual.

Estudio de caso Otro vistazo: Ascensión de un rey

Jeremy no necesita preocuparse por un niño que herede este trastorno, porque las mutaciones mitocondriales sólo se heredan de la madre.

Opción múltiple

1. d; 2. a; 3. b; 4. d; 5. b

Llena los espacios

1. glucólisis, respiración celular; citosol, mitocondrias; aerobio
2. anaerobio; glucólisis, dos; fermentación, NAD^+
3. etanol (alcohol), dióxido de carbono; ácido láctico; fermentación de lactato
4. matriz, espacio intermembranoso, gradiente de concentración; quimiosmosis; ATP sintasa
5. Krebs; acetil CoA; dos; NADH, $FADH_2$ (el orden no importa)

Capítulo 9

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 9-9 Si las cromátidas hermanas de un cromosoma replicado no se separan, entonces una célula hija no recibiría copia alguna de dicho cromosoma, mientras que la otra célula hija recibiría ambas copias.

Figura 9-11 Si los receptores constantemente estuvieran “encendidos”, la célula y sus hijas se dividirían con rapidez todo el tiempo. Véase el “Guardián de la salud: Cáncer: No respetar las señales de alto en los puntos de verificación del ciclo celular” para más información acerca de las consecuencias.

Evalúa lo siguiente

Guardián de la salud: Cáncer: No respetar las señales de alto en los puntos de verificación del ciclo celular

Para un tumor maligno, el laboratorio de patología reportaría oncogenes mutados, que o provocan una producción excesiva de factores de crecimiento o hacen que las células del tumor tengan más probabilidad de dividirse cuando están presentes factores de crecimiento (como las mutaciones en los genes ciclina), y genes supresores de tumor mutados (como p53), lo que hace que la célula tenga probabilidad de dividirse incluso si tiene ADN dañado.

Opción múltiple

1. c; 2. b; 3. a; 4. d; 5. d

Llena los espacios

1. ADN (ácido desoxirribonucleico)
2. fisión procarionte
3. mitótico, diferenciación; madre
4. factores de crecimiento; puntos de verificación; oncogenes, genes supresores de tumor
5. profase, metafase, anafase, telofase; citocinesis, telofase
6. cinetocoros; polar

Capítulo 10

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 10-5 Dibuja los cromosomas y síguelos a través de la meiosis. Si un par de homólogos no se separa en la anafase I, una de las células hija resultantes (y los gametos producidos a partir de ella) tendría ambos homólogos y la otra célula hija (y los gametos producidos a partir de ella) no tendría copia alguna de dicho homólogo. Si supones que estos gametos defectuosos se fusionan con gametos normales, entonces la descendencia tendría o tres copias o sólo una copia de dicho homólogo.

Figura 10-6 Dibuja los cromosomas y síguelos a través de la meiosis, *incluidos los cromosomas de cada par de homólogos que no se cruzaron en absoluto*. No olvides que los homólogos se separan al azar durante la meiosis I. Por tanto, algunos gametos recibirían los dos cromosomas cruzados de manera incorrecta. Cuando los gametos se produzcan, algunos contendrían un cromosoma al que le falta uno de sus propios segmentos pero contiene un segmento de otro cromosoma no homólogo. Si supones que estos gametos defectuosos se fusionan con gametos normales, entonces la descendencia recibiría sólo una copia de algunos genes y tres copias de otros. Para los genes que se removieron del cromosoma cruzado de manera incorrecta, muchos descendientes recibirían dichos genes sólo a partir del gameto del otro progenitor. Para los genes que se agregaron al cromosoma cruzado de manera incorrecta, muchos descendientes recibirían una copia de los genes agregados al cromosoma incorrecto, una segunda copia de esos mismos genes de una cromátida que nunca se cruzó y una tercera copia del gameto del otro progenitor.

¿Cómo sabes eso? La evolución de la reproducción sexual

En la gráfica de la parte (a), los caracoles expuestos a gusanos (gusanos solos y gusanos con bacterias) se aparearon con más frecuencia que los caracoles no expuestos a gusanos, lo que indica que el parasitismo provocó un aumento en la reproducción sexual. En la parte (b), los caracoles hembras expuestos a gusanos se aparearon con mayor número de machos diferentes que las hembras no expuestas, lo cual debería aumentar la variabilidad genética de la descendencia de las hembras. Ambos experimentos sugieren que el parasitismo selecciona la reproducción sexual y aumenta la variabilidad genética en los caracoles.

Opción múltiple

1. b; 2. d; 3. a; 4. a; 5. b

Llena los espacios

- cuatro; gametos O espermatozoides y óvulos
- profase, quiasma; cruzamiento
- mezcla de homólogos; cruzamiento, unión de gametos
- alternación de generaciones; meiótica, mitótica
- Turner; no, no puede; Klinefelter; XXY

Capítulo 11

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 11-8 La mitad de los gametos producidos por una planta Pp tendrá el alelo P , y la mitad tendrá el alelo p . Todos los gametos producidos por una planta pp tendrán el alelo p . Por tanto, la mitad de la descendencia de una cruce $Pp \times pp$ será Pp (morada) y la mitad será pp (blanca), mientras que toda la descendencia de una cruce $Pp \times Pp$ será Pp (morada). Véase la Figura 11-9.

Figura 11-11 Una planta con semillas verdes arrugadas tiene el genotipo $ssyy$. Una planta con semillas amarillas lisas podría ser $SSYY$, $SsYY$, $SSYy$ o $SsYy$. Construye cuatro cuadrados de Punnett para ver si el genotipo de la planta amarilla lisa puede revelarse mediante una prueba de cruce.

Figura 11-12 Los cromosomas, no genes individuales, se ordenan de manera independiente durante la meiosis. Por tanto, si los genes para color de semilla y forma de semilla estuvieran en el mismo cromosoma, tenderían a heredarse juntos y no se ordenarían de manera independiente.

Figura 11-13 Un palomino tiene el genotipo C_1C_2 . La única forma de asegurar el pelaje palomino es cruzar un zaino (C_2C_2) con un perlino (C_1C_1).

Figura 11-25 Uno de los hijos de Victoria y Albert, Leopold, tenía hemofilia. Para ser hombre, Leopold debió heredar el cromosoma Y de Albert. El cro-

mosoma X, no el cromosoma Y, porta el gen para coagulación sanguínea, de modo que Leopold debió heredar el alelo de hemofilia de su madre, Victoria.

Evalúa lo siguiente

Guardián de la salud: Alelos falciformes y atletismo

Una crisis falciforme es más probable que ocurra cuando caen las concentraciones de oxígeno sanguíneo. El ejercicio intenso reduce el oxígeno sanguíneo, al igual que lo hace el respirar aire “delgado” a gran altitud. Jugar fútbol a la altitud de más de kilómetro y medio de Denver pone en juego ambos factores de riesgo. Aun cuando Clark no experimentó problema alguno al jugar en Pittsburgh o en las otras ciudades de la NFL, jugar en Denver aumentaría sus riesgos.

Guardián de la salud: Distrofia muscular

Si la mujer es portadora, es heterocigota para el alelo distrofia defectuoso. Estadísticamente, la mitad de sus óvulos recibirán el alelo defectuoso. Por tanto, si su próximo hijo es varón, tiene 50% de posibilidades de tener distrofia muscular. Si su próximo hijo es mujer, no será afectada (es casi seguro que el padre no tiene el alelo defectuoso, de modo que las hijas recibirán al menos un alelo normal por parte de él). Si supones que ambos progenitores eran fenotípicamente normales, la mujer heredó el alelo defectuoso de su madre, quien sería heterocigota para el alelo defectuoso. En consecuencia, sus hermanas tienen cada una 50% de posibilidades de ser portadoras.

Opción múltiple

1. a; 2. d; 3. b; 4. d; 5. a

Llena los espacios

- genotipo, fenotipo; heterocigoto
- independientemente; como grupo; ligado
- XY, XX; espermatozoide
- ligado al sexo
- dominancia incompleta; codominancia; herencia poligénica

Capítulo 12

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 12-6 Requiere más energía separar un par de bases C-G porque dichas bases se mantienen unidas mediante tres enlaces hidrógeno, comparados con los dos enlaces hidrógeno que ligan A con T.

Figura E12-6 ADN polimerasa siempre se mueven en la dirección 3' a 5' en una cadena parental o molde. Puesto que las dos cadenas de una doble hélice de ADN están orientadas en direcciones opuestas, la dirección 5' en una cadena conduce hacia la horquilla de replicación, y la dirección 3' en la otra cadena conduce lejos de la horquilla. Por tanto, ADN polimerasa debe moverse en direcciones opuestas sobre las dos cadenas.

¿Cómo sabes eso? El ADN es la molécula de la herencia

Si el ácido nucleico es el material genético, entonces los recubrimientos proteínicos de los virus descendientes deben codificarse mediante el ácido nucleico viral. Por tanto, los virus descendientes con ARN normal deben tener recubrimientos proteínicos normales, y los virus descendientes con ARN HR deben tener recubrimientos proteínicos HR. Esto es lo que encontró Fraenkel-Conrat, lo que confirma que el ácido nucleico (ARN), no la proteína, es el material genético del VMT.

Opción múltiple

1. b; 2. a; 3. b; 4. d; 5. b

Llena los espacios

- nucleótidos; azúcar (desoxirribosa), fosfato, base (el orden no importa)
- fosfato, azúcar (el orden no importa); doble hélice
- timina, citosina; complementarias
- semiconservadora
- ADN helicasa; ADN polimerasa; ADN ligasa
- mutaciones; mutación por sustitución de nucleótidos

Capítulo 13

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 13-3 ARN polimerasa siempre viaja con la dirección 3' a 5'. Puesto que las dos cadenas de ADN corren en direcciones opuestas, si la otra cadena de ADN fuese la cadena molde, entonces ARN polimerasa debe viajar en la dirección opuesta (es decir, de derecha a izquierda en esta ilustración).

Figura 13-4 Las células producen cantidades mucho mayores de algunas proteínas que de otras. Ejemplos obvios incluyen las células que producen anticuerpos u hormonas proteínicas, que secretan en el torrente sanguíneo en grandes cantidades, lo que afecta el funcionamiento a lo largo del cuerpo. Si una célula necesita producir más de ciertas proteínas, probablemente sintetizará más ARNm que se traducirá en dicha proteína.

Figura 13-7 Agrupados en codones, la secuencia original de ARNm visible aquí es CGA AUC UAG UAA. Cambiar todas las G por U produciría la secuencia CUA AUC UAU UAA. Los dos cambios están en el primer codón (CGA a CUA) y el tercer codón (UAG a UAU). Consulta el código genético (Tabla 13-3). Primero, CGA codifica arginina, mientras que CUA codifica leucina, de modo que el primer cambio G → U sustituiría leucina por arginina en la proteína. Segundo, UAG es un codón stop, pero UAU codifica tirosina. Por tanto, el segundo cambio G → U agregaría tirosina a la proteína en lugar de detener la traducción. El codón final en la ilustración, UAA, es un codón stop, de modo que la nueva proteína terminaría con tirosina.

Guardián de la salud: El extraño mundo de la epigenética

Por lo general, los grupos metilo unidos a ADN reducen la transcripción, y los grupos acetilo unidos a las proteínas histonas aumentan la transcripción. Por tanto, esperarías que las personas con diabetes tipo 2 probablemente tendrían ADN metilado en el gen insulina y/o en su promotor. Para aumentar la producción de insulina, podrías intentar remover los grupos metilo en el gen insulina y/o su promotor, o agregar grupos acetilo a proteínas histonas en la vecindad del gen insulina.

Evalúa lo siguiente

Guardián de la salud: Síndrome de insensibilidad a los andrógenos

El gen para el receptor de andrógeno está en el cromosoma X. La descendencia XY hereda su cromosoma X de su madre. Por tanto, una niña con insensibilidad a los andrógenos que tenga cromosomas XY debió heredar de su madre el gen receptor de andrógenos mutado. Puesto que su madre tiene cromosomas XX y puede tener niños, debe ser heterocigota para insensibilidad a los andrógenos. El padre no puede tener insensibilidad a los andrógenos; de otro modo, sería fenotípicamente mujer. Todos los futuros hijos XX serán fenotípicamente mujeres y podrán tener hijos, puesto que heredarán un cromosoma X de su padre, con un gen receptor de andrógenos funcional. La mitad de sus hijos XY tendrá insensibilidad a los andrógenos (porque heredan el cromosoma X de su madre que tiene un gen receptor de andrógenos mutado) y la otra mitad no tendrá insensibilidad a los andrógenos (porque heredan el cromosoma X de su madre que tiene un gen receptor de andrógenos funcional). Podrías usar un cuadrado de Punnett para ilustrar las probabilidades.

Opción múltiple

1. b; 2. a; 3. a; 4. c; 5. d

Llena los espacios

- transcripción; traducción; ribosoma
- ARN mensajero, ARN de transferencia, ARN ribosómico (el orden no importa); microARN
- tres; codón; anticodón
- ARN polimerasa; molde; promotor; señal de terminación
- start, stop; ARN de transferencia; péptido
- sustitución; inserción; delección

Capítulo 14

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 14-7 Usualmente cada persona tiene dos copias de cada gen STR, una en cada uno de un par de cromosomas homólogos. Una persona puede ser

homocigota (dos copias del mismo alelo) o heterocigota (una copia de cada uno de dos alelos) para cada STR. Las bandas en el gel representan alelos individuales de un gen STR. Por tanto, una sola persona puede tener una banda (si es homocigota) o dos bandas (si es heterocigota). Si una persona es homocigota para un alelo STR, entonces tiene dos copias del mismo alelo. El ADN de ambos alelos (idénticos) correrán en el mismo lugar en el gel y, en consecuencia, dicha banda (individual) tendrá el doble de ADN que cada una de las dos bandas de ADN de un heterocigoto. Mientras más ADN, más brillante la banda.

Figura 14-9 El material genético de los bacteriófagos es ADN. Cada enzima de restricción bacteriana corta ADN en una secuencia de nucleótidos específica. Una bacteria dada es probable que haya evolucionado enzimas de restricción que cortan ADN en secuencias que se encuentran en bacteriófagos mas no en su propio cromosoma.

¿Cómo sabes eso? Tamizado genético prenatal

Examina cada STR a la vez. TPOX: el hijo es homocigoto para 10 repeticiones, de modo que tanto la madre como el padre deben tener al menos un alelo con 10 repeticiones; cualquier hombre podría ser el padre. CSF: el hijo es heterocigoto, con 6 y 8 repeticiones. Si se supone que la madre aportó el alelo repetición 6, entonces el padre debió aportar un alelo repetición 8. Nuevamente, cualquier hombre podría ser el padre. D5S: el hijo es heterocigoto, con repeticiones 9 y 12. La madre no tiene un alelo repetición 12, de modo que este alelo debió provenir del padre. El hombre 1 no tiene un alelo repetición 12, de modo que no puede ser el padre. El hombre 2 tiene un alelo repetición 12, de modo que podría ser el padre. Al continuar de la misma manera por el resto de la STR, se ve que el hombre 2 podría ser el padre.

Guardián de la Tierra: ¿Qué hay en realidad en el sushi?

Los animales dejan heces y pelos (atrapados en espinas, por ejemplo) en sus hábitats. El código de barras del pelaje (si las muestras de pelo incluyen trozos de los folículos, que contienen células vivas con ADN) podría revelar qué especies de depredadores hay en el bosque, y qué especies de presas comen.

Opción múltiple

1. a; 2. c; 3. c; 4. a; 5. b

Llena los espacios

- organismos genéticamente modificados U organismos transgénicos
- transformación; plásmidos
- reacción en cadena de polimerasa
- repeticiones cortas en tándem (STR, microsatélites); longitud, o tamaño, o número de repeticiones; perfil de ADN
- electroforesis O electroforesis en gel; sonda de ADN, apareado de bases O enlaces de hidrógeno

Capítulo 15

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 15-6 No. Las mutaciones, la fuente última de la variación sobre la cual actúa la selección natural, ocurre en todos los organismos, incluidos aquellos que se reproducen asexualmente.

Figura 15-7 No. La evolución puede incluir cambios en rasgos que no se revelan en morfología (la forma física de un organismo), como los sistemas fisiológicos y las rutas metabólicas. De manera más general, la evolución en el sentido de cambios en la constitución genética de una especie es inevitable; la evolución genética no necesariamente se refleja en cambio morfológico.

Figura 15-10 Análogo. Las colas de las aves consisten de plumas; las colas de los perros no (consisten de hueso/músculo/piel). Si las dos estructuras fuesen homólogas, ambas habrían consistido de hueso y músculo, o ambas consistirían de plumas.

¿Cómo sabes eso? Charles Darwin y los cenizales

La especie de cenizal que descendió de las aves que originalmente colonizaron las islas surgió conforme las aves en forma gradual se dispersaron, moviéndose de isla en isla lejos del sitio de la colonización original.

Guardián de la Tierra: Los seres humanos promueven la evolución a gran velocidad

La selección natural que favorece la resistencia a pesticidas está ausente en las zonas libres de pesticidas, de modo que entre los insectos que viven ahí la frecuencia de alelos que confieren resistencia permanece muy baja. Si los insectos que eclosionan en dichas áreas más tarde se cruzan con insectos resistentes eclosionados en las zonas que usan pesticidas, el flujo génico entre las subpoblaciones no resistentes y resistentes resultará en una frecuencia menor de alelos de resistencia en las zonas que usan pesticidas, lo que en consecuencia lentifica la evolución de la resistencia.

Opción múltiple

1. c; 2. d; 3. c; 4. c; 5. b

Llena los espacios

1. ala, brazo; análoga, convergente; vestigial
2. ancestro común; aminoácidos, ATP
3. catastrofismo; uniformitarianismo; vieja
4. evolución; mutaciones, ADN
5. selección natural; selección artificial
6. muchos rasgos se heredan; Gregor Mendel

Capítulo 16

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 16-3 Las colonias sobrevivientes estarían en diferentes lugares en cada plato, y habría una cantidad diferente de colonias supervivientes en cada plato (porque las mutaciones provocadas por el antibiótico surgirían de manera impredecible, dependiendo de cuáles bacterias interactuaron con el antibiótico de modo que se generaron mutaciones). Otra posibilidad es que todas las colonias sobrevivirían (si el antibiótico siempre generó mutaciones en cada colonia).

Figura 16-4 Para un locus con dos alelos, uno dominante y uno recesivo, hay dos posibles fenotipos. Un apareamiento entre un heterocigoto y un homocigoto recesivo produce descendencia con una razón 50:50 de los dos fenotipos.

	B	b
b	Bb (negro)	bb (café)
b	Bb (negro)	bb (café)

Figura 16-6 Las mutaciones inevitable y continuamente agregan variabilidad a una población, y después de que la población se vuelve más grande, disminuyen los efectos de la deriva que contrarrestan la reducción de la diversidad. El resultado neto es un aumento neto en diversidad genética.

Figura 16-9 Mayor para machos. El éxito reproductivo de una hembra está limitado por su tamaño de camada máximo, pero el potencial éxito reproductivo de un macho sólo está limitado por el número de hembras disponibles. Cuando, como en los carneros, los machos compiten por acceso a las hembras, los machos más exitosos pueden preñar muchas hembras, mientras que los machos no exitosos no pueden fecundar hembras en absoluto. Por ende, la diferencia entre los machos más exitoso y menos exitoso puede ser muy grande. En contraste, incluso la hembra más exitosa sólo puede tener una camada de descendientes por época reproductiva, que no es mucho más descendencia que una hembra que no puede reproducirse.

Figura 16-11 Siempre existe un límite a la selección direccional. Conforme un rasgo se vuelve más extremo, con el tiempo el costo de aumentarlo aún más sobrepasa los beneficios (por ejemplo, el costo de obtener alimento adicional puede superar el beneficio de mayor tamaño), o puede ser físicamente imposible que el rasgo se vuelva más extremo (por ejemplo, la longitud de una extremidad puede estar limitada por la longitud máxima que un hueso puede alcanzar sin romperse bajo su propio peso).

Guardián de la Tierra: Los peligros de reducir la poza génica

Una forma de contrarrestar la pérdida de diversidad genética debida a deriva genética en poblaciones pequeñas es aumentar el flujo génico entre poblaciones. Puesto que la deriva genética es un proceso aleatorio, para muchos genes, diferentes alelos se perderán (y por tanto diferentes alelos estarán presentes) en diferentes poblaciones pequeñas. En consecuencia, el flujo génico puede introducir nuevos alelos a una población aislada y aumentar su diversidad genética. Dicho flujo génico se promueve mediante corredores de

hábitat, que permiten a individuos, esporas o semillas moverse entre parches de hábitat.

Estudio de caso Otro vistazo: Evolución de una amenaza

Muchas especies de bacterias y hongos que viven en el suelo secretan químicos antibióticos para ayudarlos a competir por acceso a espacio y alimento. Como resultado de selección natural impuesta por estos venenos en su ambiente, algunas bacterias del suelo evolucionaron resistencia a los antibióticos. Puesto que los alelos que proporcionan resistencia pueden tener efectos colaterales negativos sobre la adaptabilidad de sus poseedores, tienden a ser raros en ambientes que contienen pocos productores de antibióticos.

Evalúa lo siguiente

Guardián de la salud: Cáncer y medicina darwiniana

Si secuencias los genotipos en los tumores original y nuevo de los pacientes que recayeron, mutaciones que estuvieron presentes tanto en el tumor original como en los nuevos pudieron ser la causa de la resistencia a los medicamentos. Es probable que estas mutaciones no estuvieran presentes en el tumor original del paciente quien no sufrió recaída.

Opción múltiple

1. c; 2. b; 3. b; 4. d; 5. c

Llena los espacios

1. principio de Hardy-Weinberg, equilibrio, alelo; no
2. alelos; nucleótidos; mutaciones; homocigoto, heterocigoto
3. genotipo, fenotipo; fenotipo
4. deriva genética; pequeñas; efecto fundador, cuello de botella poblacional; efecto fundador
5. especies; selección natural, coevolución; adaptaciones
6. reproducción; ambiente

Capítulo 17

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 17-1 La pregunta clave es si las ardillas con pelaje gris y pelaje negro se cruzan libremente. Las pruebas involucrarían observación cuidadosa de las ardillas en áreas donde ambos tipos están presentes para verificar el apareamiento mezclado y acaso comparaciones genéticas para determinar el grado de flujo génico entre los dos tipos. Si se observan apareamientos híbridos, sería importante determinar si la descendencia híbrida es viable y fértil.

Figura 17-8 Las posibilidades incluyen deriva continental; cambios climáticos (en especial avances de glaciares) que producen la fragmentación de hábitat; formación de islas mediante actividad volcánica o aumento en el nivel del mar; movimientos de organismos hacia islas existentes (incluidas "islas" de hábitats aislados como lagos, cimas de montañas y chimeneas en el fondo del mar), y formación de barreras al movimiento (por ejemplo, nuevas cordilleras montañosas, desiertos, ríos). Estos procesos de hecho son bastante comunes y extensos como para explicar una multitud de eventos de especiación a lo largo de la historia de la vida.

Figura 17-10 La pregunta clave es si se cruzan las dos poblaciones que habitan las dos especies de árboles (manzano y espino). Las pruebas pueden involucrar la observación cuidadosa de moscas bajo condiciones naturales, experimentos de laboratorio en los cuales moscas cautivas de los dos tipos tengan oportunidades para cruzarse, o comparaciones genéticas para determinar el grado de flujo génico entre los dos tipos de moscas.

Figura 17-12 Grupos pequeños de organismos pueden colonizar islas y aislarse genéticamente de la población de tierra firme de sus especies. Si tales poblaciones isleñas aisladas a final de cuentas se convierten en especies separadas, la nueva especie (al menos inicialmente) será endémica en la isla donde ocurrió la especiación. Las poblaciones de especies endémicas a las islas, en especial las islas pequeñas, es probable que sean pequeñas. Las especies con poblaciones pequeñas están en mayor riesgo de extinción.

Figura 17-13 La selección natural no puede ver hacia adelante y garantizar que los únicos rasgos que evolucionan son aquellos que aseguran la supervivencia de las especies como totalidad. En vez de ello, la selección natural sólo garantiza la preservación de los rasgos que ayudan a los individuos a sobrevivir y reproducirse con más éxito que los individuos que carecen del rasgo. De modo que, si en una especie particular, los individuos enormemente especializados sobreviven y se reproducen mejor que los individuos menos especializados, el fenotipo especializado con el tiempo dominará, incluso si a final de cuentas pone a las especies en mayor riesgo de extinción.

¿Cómo sabes eso? En busca de los secretos del mar

El mapa revela las áreas donde se concentran múltiples especies durante periodos prolongados. Sería útil proteger dichos “puntos calientes”.

Estudio de caso Otro vistazo: Descubrimiento de la diversidad

Los efectos negativos sobre las especies, producto del tamaño poblacional muy pequeño, actuarán con más rapidez de lo que pudiera ocurrir cualquier nueva especiación. Las poblaciones muy pequeñas están en mayor riesgo de extinción, en parte debido a los efectos negativos de la cruza endogámica y a la pérdida de diversidad genética a través de deriva genética (véase el Capítulo 16). Incluso si nuevas especies surgieran en poblaciones aisladas, las poblaciones de la nueva especie serían pequeñas y estarían en riesgo de extinción.

Opción múltiple

1. a; 2. b; 3. a; 4. a; 5. c

Llena los espacios

1. poblaciones, independientemente; aislamiento reproductivo; asexualmente
2. aislamiento comportamental, inviabilidad híbrida, aislamiento temporal, incompatibilidad de gametos, incompatibilidad mecánica
3. aíslan genéticamente, divergen; especiación alopátrica; deriva genética, selección natural
4. radiación adaptativa; hábitat (o ambiente)
5. pequeña, especializada; destrucción de hábitat

Capítulo 18**Pensamiento crítico****Leyendas de figuras**

Figura 18-2 La presencia de oxígeno evitaría la acumulación de compuestos orgánicos al oxidarlos rápidamente o sus precursores. Todos los experimentos exitosos de síntesis abiótica usaron “atmósferas” libres de oxígeno.

Figura 18-5 La secuencia bacteriana sería más similar a la de la mitocondria de la planta, porque (como descendiente del ancestro inmediato de la mitocondria) la bacteria comparte con la mitocondria un ancestro común más reciente del que tiene con el cloroplasto o el núcleo.

Figura 18-8 Los helechos, equisetos y licopodios actuales son pequeños muy probablemente debido a la competencia con las plantas con semillas, que todavía no habían surgido durante el periodo cuando los helechos y licopodios alcanzaron grandes tamaños. Después del surgimiento de las plantas con semillas, la competencia con ellas con el tiempo eliminó otros tipos de plantas de muchos nichos ecológicos, presuntamente incluidos los nichos que favorecieron la evolución del tamaño grande.

Figura 18-9 No. El saltafango simplemente demuestra la plausibilidad de un hipotético paso intermedio en el escenario propuesto para el origen de los tetrápodos terrestres. Pero la existencia de un ejemplo moderno semejante en forma al intermediario hipotético no proporciona información acerca de la identidad real de dicha forma intermedia.

Figura 18-19 La hipótesis de reemplazo africana. Estos fósiles son los seres humanos modernos más antiguos encontrados hasta el momento, y su presencia en África sugiere que los seres humanos modernos estuvieron presentes en África antes de que estuvieran presentes en cualquiera otra parte, lo cual, si fuese cierto, significaría que se originaron en África.

¿Cómo sabes eso? Descubrimiento de la edad de un fósil

713 millones de años de antigüedad. (La razón 1:1 significa que queda $\frac{1}{2}$ del uranio-235 original, de modo que alcanzó su vida media.)

Opción múltiple

1. d; 2. b; 3. b; 4. b; 5. a

Llena los espacios

1. anaerobio; fotosintetiza; venenoso (tóxico, dañino), aerobio, energía
2. ARN (ácido ribonucleico), enzimas (catalizadores), ribosimas
3. eucariote; endosimbiótica; ADN (ácido desoxirribonucleico)
4. nadando, humedad; polen
5. coníferas; viento; flores, insectos; eficiente

6. artrópodos, exoesqueletos, secado

7. reptiles, huevos, piel, pulmones

Capítulo 19**Pensamiento crítico****Leyendas de figuras**

Figura 19-3 El descubrimiento sugiere que el cromosoma 2 surgió a partir de la fusión de dos cromosomas separados, cada uno de los cuales contenía un centrómero. Los dos cromosomas ancestrales debieron estar presentes en el ancestro común de chimpancés y seres humanos, y los chimpancés conservaron los cromosomas separados.

Figura 19-5 A lo largo de su larga historia evolutiva, tanto bacterias como arqueas conservaron una estructura procarionte unicelular, cuya complejidad está limitada por la falta de organelas. Esta estructura simple limita la variedad de formas que dicho organismo puede tomar y todavía sobrevivir. El arreglo limitado de posibles opciones hizo probable la evolución de formas semejantes en los dos dominios.

Opción múltiple

1. b; 2. a; 3. d; 4. c; 5. c

Llena los espacios

1. taxonomía; sistemática; clado
2. género, especie; latín; mayúscula, cursiva
3. dominio, reino, filo, clase, orden, familia, género, especie; Archaea, Bacteria, Eukarya
4. anatomía, secuencia de ADN
5. se reproducen asexualmente; concepto de especie filogenética
6. 1.6 millones, 8.7 millones

Capítulo 20**Pensamiento crítico****Leyendas de figuras**

Figura 20-4 Estructuras protectoras como endosporas son más probables de evolucionar en ambientes donde la protección es especialmente ventajosa. Comparados con otros ambientes habitados por bacterias, los suelos son especialmente vulnerables a la deshidratación, que puede ser mortal para las bacterias desprotegidas. Las bacterias que pudieron resistir largos periodos secos obtendrían una ventaja evolutiva.

Figura 20-5 Las enzimas de las bacterias que viven en ambientes cálidos están activas a temperaturas altas (temperaturas que por lo general desnaturalizan las enzimas en los organismos de ambientes más templados). Esta capacidad para funcionar a altas temperaturas hace a las enzimas útiles en las reacciones de un tubo de ensayo (como la reacción en cadena de polimerasa) que corren a altas temperaturas.

Figura 20-7 La principal ventaja es eficiencia. En la fisión procarionte, cada individuo produce nuevos individuos. En la reproducción sexual, sólo algunos individuos (por ejemplo, las hembras) producen descendencia. De modo que el individuo promedio de una especie produce el doble de descendientes por fisión de los que lograría mediante reproducción sexual.

Figura 20-9 La concentración de gas nitrógeno aumentaría, porque el principal proceso para remover nitrógeno atmosférico terminaría, mientras que los procesos que agregan gas nitrógeno a la atmósfera continuarían.

Figura 20-12 Los virus carecen de ribosomas y el resto de la “maquinaria” requerida para fabricar proteínas.

Figura 20-13 Los virus se replican al integrar su material genético en el genoma de la célula huésped. Por ende, si los biotecnólogos pueden insertar material genético extraño en un virus, el virus naturalmente tenderá a transferir los genes extraños a las células que infecte.

Evalúa lo siguiente**Guardián de la salud: ¿El ecosistema de tu cuerpo es saludable?**

Dada la creciente evidencia de que la composición del microbioma está asociada con la salud del sistema digestivo, puedes esperar encontrar que

los microbiomas de los gemelos sanos en la muestra difieren de los de los gemelos enfermos. Puesto que un microbioma es un ecosistema, y que los ecosistemas más sanos por lo general tienen mayor diversidad de especies, los microbiomas de los gemelos sanos pueden ser mucho más diversos que los de los gemelos enfermos. Los investigadores compararon conjuntos de gemelos para determinar la posibilidad de que las diferencias entre los gemelos sanos y enfermos en un par se debieran a diferencias genéticas entre ellos (los gemelos idénticos son genéticamente idénticos).

Opción múltiple

1. a; 2. d; 3. b; 4. c; 5. a

Llena los espacios

- 1. Las bacterias, membranas plasmáticas celulares, arquea
- 2. más pequeña; esférica, con forma de barra, con forma de sacacorchos
- 3. flagelos; biopelículas; endosporas
- 4. anaerobias; fotosintética
- 5. fisión procarionte, conjugación
- 6. fijadora de nitrógeno; celulosa
- 7. bacterias; carne, huevos, productos agrícolas (el orden no importa)
- 8. ADN, ARN (el orden no importa), proteínico; huésped; bacteriófago

Capítulo 21

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 21-1 Sexo es el proceso que combina los genomas de dos individuos diferentes. En plantas y animales, esta mezcla de genomas ocurre sólo durante la reproducción. Pero en muchos protistas (y procariontes), la mezcla de genoma puede ocurrir mediante conjugación y otros procesos que tienen lugar independientemente de la reproducción (que en muchos casos ocurre mediante división celular mitótica).

Evalúa lo siguiente

Guardián de la salud: Infecciones protistas ignoradas

Realizar pruebas para enfermedad de Chagas probablemente sería más adecuado para las mujeres que pasaron una temporada en áreas donde están presentes chinches besuconas o cuyos progenitores vivieron en dichas áreas. La mejor protección contra la enfermedad para las personas que viven en áreas afectadas es dar pasos para proteger las casas contra las incursiones de las chinches. La toxoplasmosis no está tan claramente ligada a un factor de riesgo particular, de modo que pueden recomendarse pruebas más extensas durante el embarazo. Sin embargo, las mujeres con gatos en sus casas pueden estar en riesgo particular. Para reducir el riesgo de infección, podrías aconsejar a las mujeres evitar las cajas de desechos y la jardinería, lavar los productos agrícolas de forma minuciosa, y consumir sólo carne completamente cocida.

Opción múltiple

1. c; 2. b; 3. d; 4. a; 5. d

Llena los espacios

- 1. descomponedores, parásitos
- 2. algas; protozoarios
- 3. endosimbiosis secundaria; protista fotosintético
- 4. apicomplejos (o alveolados); kinetoplastidos (o euglenozoos)
- 5. oomiceto (o estramenópilo); amebozoo
- 6. dinoflagelados, diatomeas; algas clorofitas

Capítulo 22

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 22-5 Las briofitas carecen de lignina (que ofrece rigidez y sostén) y xilema y floema (tejidos conductores que transportan materiales hacia partes distantes del cuerpo). Xilema, floema y tallos rígidos parecen requerirse para lograr mayores alturas que sólo algunos centímetros.

Figura 22-7 Todas las estructuras representadas son esporofitos. En los helechos, equisetos y licopodios, el gametofito es pequeño y discreto.

Figura 22-9 Las adaptaciones más comunes son conchas protectoras duras e incorporación de químicos tóxicos o desagradables.

Figura 22-12

Tipo de polinización	Ventajas	Desventajas
Viento	No depende de la presencia de animales; no invierte en néctar o flores vistosas; el polen puede dispersarse a través de grandes distancias	Mayor inversión en polen porque la mayoría lo llega a un óvulo; mayor posibilidad de fracaso para fecundar algún óvulo
Animal	Cada grano de polen tiene mucha mayor posibilidad de llegar al óvulo adecuado	Depende de la presencia de animales; debe invertir en néctar y flores vistosas

Ambos tipos de polinización persisten en las angiospermas porque el equilibrio costo-beneficio, y en consecuencia el sistema de polinización más efectivo, difiere dependiendo de las circunstancias ecológicas de una especie.

Guardián de la salud: Salvavidas verde

Aunque el estudio inicial sacó ventaja de la experiencia del sanador tradicional para diseñar métodos efectivos de preparación y administración de remedios herbales, el diseño de un estudio de seguimiento probablemente debería incluir métodos de estandarización de preparaciones y tratamientos, para poner a prueba los efectos de diferentes preparaciones y distintas dosis. También sería buena idea introducir grupos de control, procedimientos de prueba de doble ciego, y métodos estandarizados para valorar la condición del paciente.

Estudio de caso Otro vistazo: Reina de los parásitos

La fotosíntesis es un adaptación muy útil, pero tiene costos, como el gasto de energía requerida para acceder y adquirir los nutrientes necesarios para producir las moléculas y las estructuras utilizadas en la fotosíntesis. En ambientes donde los nutrientes necesarios son escasos o la competencia por ellos es especialmente intensa, una planta no fotosintética puede obtener una ventaja, siempre que evolucione un medio alternativo para adquirir energía, como al robarla de otras plantas fotosintéticas.

Opción múltiple

1. a; 2. c; 3. b; 4. a; 5. d

Llena los espacios

- 1. algas verdes; plantas no vasculares (briofitas), plantas vasculares (traqueofitas); embriones, alternación de generaciones
- 2. cutícula, estomas, agua; xilema y floema (el orden no importa), lignina, agua, nutrientes
- 3. nadar hasta el óvulo; semillas, polen; gimnospermas, angiospermas; atraen polinizadores; facilitan la dispersión de semillas
- 4. antoceros, hepáticas, musgos; licopodios, equisetos, helechos; angiospermas

Capítulo 23

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 23-1 Su forma filamentosa ayuda al cuerpo fúngico a penetrar y extenderse en sus fuentes de alimento y también a maximizar la razón de área superficial a volumen interior (lo cual maximiza el área disponible para absorber nutrientes). La delgadez extrema de los filamentos asegura que ninguna célula esté muy lejos de la superficie de donde absorbe nutrientes.

Figura 23-15 Comparadas con las plantas que carecen de micorrizas, las plantas que los tienen son mucho más efectivas para absorber agua y nutrientes del suelo. Por tanto, cuando las plantas tempranas se dispersaron por primera vez sobre tierra, los individuos cuyas raíces se asociaron con hongos habrían obtenido una ventaja sobre aquellas que carecían de dichas asociaciones.

Figura 23-20 En la naturaleza, las bacterias compiten con los hongos por acceso a comida y espacio habitable. Los químicos antibióticos producidos por los hongos sirven como defensa contra la competencia de las bacterias. Los nuevos antibióticos tienen más probabilidad de encontrarse en ambientes donde coexisten hongos y bacterias, como el suelo. Uno podría comenzar a

buscar poniendo a prueba extractos de varios hongos candidatos para ver si matan cultivos bacterianos de diferentes tipos.

Guardián de la Tierra: Asesino en las cuevas

El animal que más probablemente transporta el síndrome de nariz blanca de cueva a cueva es *H. Sapiens*. Los espeleólogos (las personas que exploran cuevas) pueden transportar entre las cuevas esporas de hongos pegadas en sus botas y equipo. De modo que una forma de frenar la dispersión de la enfermedad sería prohibir a las personas explorar cuevas (y de hecho tal prohibición existe actualmente en muchos lugares).

Opción múltiple

1. c; 2. d; 3. b; 4. c; 5. b

Llena los espacios

1. reproducción; esporas
2. micelio, hifa, septos; quitina
3. mitótica, uno; meiótica, cigoto, uno
4. glomeromicetos; quítridos, hongos rumen, y blastoclados; basidiomicetos
5. líquenes; micorrizas; endofitas
6. madera (celulosa y lignina); levaduras; pie de atleta, tiña crural, infecciones vaginales, histoplasmosis, fiebre del valle (muchas respuestas posibles)

Capítulo 24

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 24-6 Las esponjas son “primitivas” sólo en el sentido en que su linaje surgió temprano en la historia evolutiva de los animales y su plan corporal es relativamente simple. Pero el origen temprano y la simplicidad no determina la efectividad, y el plan corporal y la forma de vida de las esponjas claramente son adecuados para la sobrevivencia y la reproducción excelente en muchos hábitats.

Figura 24-13 Las tenias parásitas no tienen sistema digestivo y absorben nutrientes a través de sus superficies corporales. Su forma parecida a listón maximiza el área superficial para la absorción y permite al cuerpo del gusano extenderse a través de la mayor área posible en el cuerpo del huésped (para estar en contacto con tantos nutrientes como sea posible).

Figura 24-14 Dos aberturas permiten un viaje de una dirección del alimento a través del sistema digestivo, lo que permite la alimentación continua. El movimiento unidireccional permite una digestión más eficiente que el movimiento bidireccional; los desechos digestivos de los cuales se extraen todos los nutrientes pueden excretarse con rapidez sin la necesidad de invertir el viaje de vuelta a través del sistema digestivo, y el alimento se puede procesar más rápido.

Figura 24-15 El agua viaja fácilmente a través de la epidermis húmeda de una sanguijuela. Cuando una alta concentración de sal está disuelta en la humedad del exterior del cuerpo de una sanguijuela, el agua se mueve rápidamente fuera del cuerpo de la sanguijuela por ósmosis, lo que deshidrata y a final de cuentas mata al animal.

Figura 24-24 La movilidad proporcionada por el vuelo pudo permitir a los insectos ancestrales explotar con mayor facilidad nuevas fuentes de alimento, hábitats y áreas geográficas. Esta capacidad para dispersarse habría promovido la formación de nuevas especies y aumentar los tamaños poblacionales.

¿Cómo sabes eso? Búsqueda de un monstruo marino

Widder hipotetizó que el alimento preferido de un calamar gigante no eran las medusas, sino los depredadores pequeños (comparados con un calamar gigante) que comían medusas. La observación de que un calamar gigante atacó un objeto cerca del cebo de la e-jelly en lugar de al cebo en sí, es consistente con la predicción de la hipótesis de que los calamares gigantes atacarán animales cerca de la medusa, en lugar de las medusas en sí.

Guardián de la Tierra: Cuando los arrecifes se ponen muy calientes

Los sedimentos pueden afectar negativamente a los corales constructores de arrecifes en dos formas. (1) Los sedimentos suspendidos hacen al agua turbia, de modo que menos luz pasa a través, lo que reduce la luz disponible para impulsar la fotosíntesis en los simbioses dinoflagelados de los corales. (2) Los sedimentos pueden asentarse directamente sobre los corales, lo que los fuerza a gastar mucha energía manteniendo su superficie limpia, o incluso los entierran de manera tan completa que se sofocan.

Opción múltiple

1. b; 2. a; 3. b; 4. c; 5. a

Llena los espacios

1. consumo de otros organismos; sexualmente; paredes celulares
2. tres, endodermo, mesodermo, ectodermo; dos, mesodermo
3. cefalozoides; perciben el ambiente, ingieren alimento; cavidad, mesodermo
4. protostomía; deuterostomía, equinodermos, cordados
5. invertebrados, vertebrados; invertebrados; esponjas, organismos unicelulares; cnidarios; anélidos
6. bivalvos, gastrópodos, cefalópodos; artrópodos; insectos, arácnidos, crustáceos
7. anélidos, artrópodos (cordados también es correcto); circulatorio cerrado; circulatorio abierto, hemocele
8. moluscos, cnidarios, equinodermos, artrópodos

Capítulo 25

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

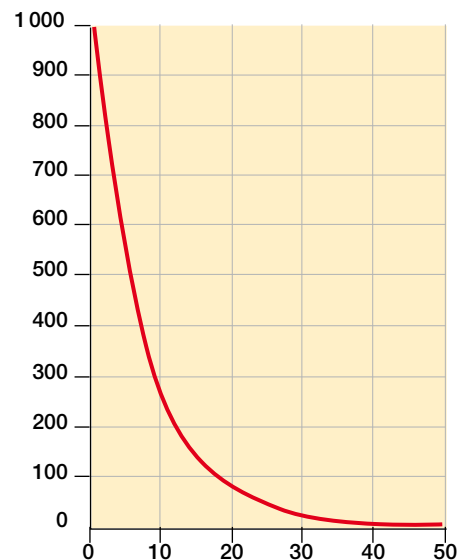
Figura 25-8 El cuerpo de un pez de agua dulce está sumergido en una solución hipotónica, de modo que el agua tiende a entrar continuamente al cuerpo por ósmosis. El reto fisiológico es librarse de todo este exceso de agua. Para un pez de agua salada, el reto es el contrario. La solución circundante es hipertónica, de modo que el agua tiende a salir del cuerpo. El reto fisiológico es retener suficiente agua.

Figura 25-10 Una ventaja es que adultos y juveniles ocupan diferentes hábitats y por tanto no compiten entre sí por recursos (el nicho ocupado por un individuo durante su vida se ensancha).

Figura 25-13 El vuelo es un rasgo muy costoso (consume mucha energía, requiere muchas estructuras especiales). En circunstancias en las cuales los beneficios de volar son bajos, como en los hábitats sin depredadores, la selección natural puede favorecer a los individuos que se abstienen de invertir en vuelo, y puede surgir la falta de vuelo.

Guardián de la Tierra: Ranas en peligro

En la gráfica de la figura, la tasa anual de reducción para especies en peligro parece ser de aproximadamente 12%. Si supones una reducción de 12% al año, la población después de 10 años será de aproximadamente 278. (Recuerda que la población inicial de cada año difiere de la población inicial del año anterior.) Una gráfica del tamaño poblacional extrapolada a 50 años muestra que la población se encogerá a casi cero, si supones una tasa constante de reducción (esto es, reducción exponencial).



Opción múltiple

1. c; 2. b; 3. d; 4. c; 5. b

Llena los espacios

1. hueco, dorsal; ano, notocordio
2. tunicados, lanceolados, mixinos (el orden no importa); cráneo; mixinos
3. peces pulmonados; cartílago; peces de aletas radiadas; mandíbulas
4. mamíferos, anfibios, reptiles, anfibios
5. monotremas; salamandras; murciélagos

Capítulo 26

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 26-1 Una posibilidad es que la variación necesaria para la selección nunca surgió. (Si ningún miembro de la especie por azar obtiene la capacidad para discriminar entre sus propios polluelos y los polluelos de cucú, entonces la selección no tiene oportunidad para favorecer el comportamiento novedoso.) Otra posibilidad es que el costo del comportamiento es relativamente bajo. (Si el parasitismo del cucú es raro, un progenitor que alimente a cualquier polluelo que reclame en su nido es, en promedio, mucho más probable que se beneficie que sufra.)

Figura 26-24 Si las hembras de hecho obtienen algún beneficio de sus parejas, dichos beneficios necesariamente serían genéticos (ya que el macho no proporciona beneficios materiales). La aptitud del macho puede variar, y en la medida en que esta aptitud puede transmitirse a la descendencia, las hembras se beneficiarían al elegir a los machos más aptos. Si la aptitud de un macho se refleja en su capacidad para construir y decorar una enramada, las hembras se beneficiarían al preferir aparearse con los machos que construyan enramadas especialmente buenas.

Figura 26-25 Los caninos forrajeaban principalmente por olfato; los mandriles son principalmente forrajeros visuales. Los modos de señalización sexual son afectados no sólo por la naturaleza de la información a codificar, sino también por los sesgos sensoriales y las sensibilidades de la especie involucrada. Los sistemas de comunicación pueden evolucionar para sacar ventaja de rasgos que originalmente evolucionaron para otras funciones.

Opción múltiple

1. c; 2. a; 3. b; 4. a; 5. d

Llena los espacios

- genes, ambiente; estímulo; innato
- energía, depredadores; práctica, habilidades; adulto; cerebros
- habitación, repetido; impronta; periodo sensible
- agresivo; despliegues visuales, lesionarse (herirse, dañarse); armas (como colmillos, garras), más grandes
- territorialidad (comportamiento territorial); apareamiento, criar juveniles, alimentarse, almacenar alimento; macho; misma especie
- Para feromonas, cualquiera de las siguientes ventajas es correcta: duraderas, usan poca energía para producirse, son específicas de la especie, no atraen depredadores, pueden enviar mensajes a través de grandes distancias. Cualquiera de las siguientes desventajas es correcta: no pueden enviar información variable, envían menos tipos diferentes de información. Para los despliegues visuales, cualquiera de las siguientes ventajas es correcta: instantánea, puede cambiar rápidamente, pueden enviarse muchos mensajes diferentes, silenciosas. Cualquiera de las siguientes desventajas es correcta: hace a los animales notorias ante los depredadores, por lo general no son efectivas en la oscuridad o la vegetación densa, requieren que el receptor esté en rango visual (cerca).

Capítulo 27

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 27-3 Muchas variables interactúan en formas complejas para producir ciclos poblacionales reales. El clima, por ejemplo, afecta la fuente de alimentos de los lemmings y por tanto su capacidad para sobrevivir y reproducirse. La depredación de lemmings está influida tanto por el número de depredadores como por la disponibilidad de otra presa, lo cual a su vez está influido por múltiples variables ambientales.

Figura 27-11 La emigración alivia la presión poblacional en un área sobrepoblada, y dispersa a los animales migrantes hacia nuevos hábitats que pueden tener más recursos. La emigración humana dentro y entre países con frecuencia está impulsada por el deseo o la necesidad de más recursos, aunque factores sociales, como guerras y persecución religiosa o racial, también alientan la emigración humana. (Esta pregunta subjetiva puede conducir a discusión acerca de la medida en la cual la sobrepoblación puede impulsar la emigración humana.)

Figura 27-18 Cuando la fertilidad supera la FNR, hay más hijos que progenitores. Conforme los hijos adicionales maduran y se convierten en progenitores ellos mismos, esta generación más numerosa produce todavía más hijos, etcétera, en un ciclo de realimentación positiva.

Figura 27-19 El crecimiento poblacional estadounidense se parece a la fase “exponencial” de crecimiento rápido de la curva S. La estabilización requerirá cierta combinación de reducción en las tasas de inmigración y las tasas de

natalidad. Un aumento en las tasas de mortalidad es menos probable, pero no puede descartarse por completo. Las personas frecuentemente tienen menos hijos durante las recesiones, de modo que la “gran recesión” de 2008 a 2014 probablemente redujo temporalmente la tasa de natalidad estadounidense.

Guardián de la Tierra: Los ciclos de auge y decadencia pueden ser malas noticias

A corto plazo (mientras ocurre un auge), educar a las personas acerca de los peligros de un auge (por ejemplo, no comer mariscos de un área afectada) y/o destruir el auge, si es posible, son las únicas alternativas realistas. A largo plazo, evitar los auges ofrece beneficios a la salud tanto humana como ecológica. Investiga las causas y remedios de las HAB, por ejemplo, en la desembocadura del río Mississippi. ¿Qué costos sociales y económicos se requerirían para evitar los auges?

Guardián de la Tierra: ¿Hemos superado la capacidad de carga de la Tierra?

Las respuestas variarán, pero deberán considerar las siguientes preguntas: ¿cuáles son los impactos ecológicos y económicos de producir el producto en su país nativo? ¿De embarcar el producto al extranjero? ¿Cuáles productos domésticos podrían sustituir el producto importado? ¿El producto doméstico tendría menor impacto ecológico que el producto importado?

Opción múltiple

1. b; 2. c; 3. a; 4. d; 5. c

Llena los espacios

- curva de supervivencia; pérdida temprana; pérdida tardía
- exponencial; no; curva J; no
- capacidad de carga; logística, S
- agrupada; uniforme; aleatoria
- nacimientos, inmigrantes, muertes, emigrantes; aumento

Capítulo 28

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 28-6 Las orugas monarca almacenan químicos tóxicos de las plantas que comen, de modo que es probable que matarían o al menos enfermarían a las aves u otros depredadores que pudieran comerlas. Sin embargo, las orugas todavía morirían. Las gruesas tiras de las orugas monarca quizá evolucionaron como una advertencia a los depredadores, que avisan que son tóxicas. Cuando un depredador comió y enfermó por una oruga monarca, probablemente no querría comer otra. La evolución de los colores brillantes haría que los depredadores aprendieran con mayor facilidad a evitar a las orugas monarca. Esto aumentaría la supervivencia de las monarcas.

Figura 28-7 Muchos depredadores cazan al detectar olores, sonidos o incluso campos eléctricos, además de, o en lugar de, percibir a sus presas visualmente.

Figura 28-8 Los ancestros de aquellos organismos que ligeramente se parecían a sus alrededores tendrían una probabilidad un poco menor de ser comidos, de modo que tendrían una probabilidad ligeramente mayor de reproducirse y dejar descendencia. Las mutaciones azarosas que aumentaron su camuflaje aumentarían incluso más su supervivencia y reproducción, lo que con el tiempo resultaría en el moderno camuflaje soberbio.

Figura 28-16 El fuego ha sido parte natural del ambiente boscoso durante muchos miles de años. Algunas plantas boscosas pueden depender directamente del fuego para su reproducción (por ejemplo, abrir conos para liberar semillas) o pueden beneficiarse de la limpieza de árboles, lo que permite que la luz solar llegue al suelo y reduzca la competencia por agua y nutrientes. El fuego puede mantener algunos bosques en etapas subclímax permanentes o recurrentes.

Guardián de la salud: Parasitismo, coevolución y coexistencia

Los mosquitos, incluso los de la misma especie, tienen cierta variabilidad genética, e incluyen tener diferencias en su momento y lugar preferido de alimentación. Por simplicidad, supón que los mosquiteros son 100% efectivos, y que las personas nunca son mordidas mientras duermen bajo el mosquitero. Un mosquito que vuele por ahí, especialmente dentro de las casas, más temprano durante el día tendrá la oportunidad de alimentarse de las personas antes de que vayan a dormir bajo un mosquitero. Estos mosquitos “madrugadores” se reproducirán con más frecuencia que el resto de la población de mosquitos, y transmitirán sus genes para alimentación temprana a sus descendientes. Con el tiempo, uno esperaría que los mosquitos madrugadores dominarían la población, lo cual volvería ineficaces a los mosquiteros.

Estudio de caso Otro vistazo: El cuento del zorro

Si el ecosistema se degrada gravemente, por ejemplo con sobrepastoreo que elimine casi por completo la vegetación nativa, entonces sería difícil que la sucesión restaure la comunidad original. Esto es especialmente cierto en las islas que pueden estar separadas por miles de kilómetros de las fuentes de semillas nativas. Si especies invasoras se introducen en forma simultánea con el sobrepastoreo, entonces el suelo desnudo ofrecería una abertura para que las semillas de las plantas invasoras florezcan y posiblemente tomen el control de manera permanente.

Opción múltiple

1. a; 2. d; 3. c; 4. d; 5. b

Llena los espacios

1. selección natural; coevolución
2. carnívoros, herbívoros; camuflaje
3. exclusión competitiva
4. coloración de advertencia, coloración de sobresalto, mimetismo batesiano, mimetismo agresivo
5. mutualismo (o simbiosis), parasitismo, depredación, mutualismo
6. sucesión, sucesión primaria; sucesión secundaria; clímax; subclímax

Capítulo 29

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 29-2 En tierra, la alta productividad se sostiene mediante temperaturas óptimas para el crecimiento de las plantas, una larga época de crecimiento y mucha humedad, como la que se encuentra en los bosques lluviosos. La falta de agua limita la productividad del desierto. En los ecosistemas acuáticos, la alta productividad se sostiene por la abundancia de nutrientes y luz adecuada, como la que se encuentra en los estuarios. La falta de nutrientes limita la productividad del mar abierto, incluso en las aguas superficiales bien iluminadas.

Figura 29-8 La necesidad de la humanidad de producir cultivos para alimentar a su población creciente ha conducido a la fijación de nitrógeno para fertilizantes usando procesos industriales. Además, los pastizales para ganado a gran escala generan enormes cantidades de desechos nitrogenados. Los óxidos de nitrógeno también se generan cuando los combustibles fósiles se queman en las plantas eléctricas, vehículos y fábricas, y cuando los bosques se queman. Las consecuencias incluyen la sobrefertilización de lagos y ríos y la creación de zonas muertas en las aguas costeras que reciben el escurrimiento de tierra con exceso de nutrientes. Otra importante consecuencia es la deposición ácida, en la cual los óxidos de nitrógeno formados por combustión producen ácido nítrico en la atmósfera; este ácido se deposita después en tierra.

Figura 29-14 Las temperaturas globales no comenzarían a declinar de inmediato. El CO_2 permanece en la atmósfera durante años, lo que proporciona un largo tiempo de demora antes de que su aportación al efecto invernadero decline de manera significativa. Más aún: existen otros gases de efecto invernadero, como el metano, producido por las actividades humanas. Por último, grandes cantidades de CO_2 se almacenan en los océanos; nadie sabe a ciencia cierta cuánto de este CO_2 puede emitirse a la atmósfera.

¿Cómo sabes eso? Monitorización de la salud de la Tierra

No es una tarea trivial trazar una línea de tendencia “a ojo de buen cubero” (los científicos usan programas de cómputo). Más aún, no todas las tendencias son lineales: el aumento anual en concentraciones de CO_2 atmosférico, por ejemplo, se ha vuelto cada vez más grande conforme pasa el tiempo. No obstante, si dibujas una línea recta a través de los datos para el hielo del océano ártico y, por decir, los últimos 25 años para concentraciones de CO_2 , descubrirás que los datos predicen que el Ártico quedará libre de hielo en algún momento en la década de 2050, y las concentraciones de CO_2 se duplicarán hacia alrededor de 2070, ambos probablemente dentro de tu vida. En realidad, si no ocurren grandes cambios en las actividades humanas, estos efectos pueden ocurrir más pronto. Por ejemplo, el hielo refleja más de la mitad de la luz solar que lo golpea, mientras que el agua abierta absorbe más del 90%. Por tanto, conforme el hielo del océano Ártico declina en área, existe más mar abierto, el cual absorbe luz solar, calienta el agua y funde más hielo, lo que crea incluso más mar abierto, que se caliente todavía más, etcétera, de modo que el declive en hielo marino puede acelerar. Por otra parte, si las personas usan más energía renovable y menos energía de combustibles fósiles, entonces los niveles de CO_2 con el tiempo pueden estabilizarse o incluso caer, lo que frenaría o revertiría la pérdida de hielo.

Evalúa lo siguiente

Guardián de la salud: Magnificación biológica de las sustancias tóxicas

Refiere a Victoria a la etiqueta “alimento” (food) del sitio Web de la FDA para información acerca del contenido de mercurio de los mariscos. Ella descubrirá

que el pez gato y el salmón tienen menos mercurio; el atún de carne clara (principalmente de bonito) tiene cantidades intermedias, y el atún de carne blanca (de atún blanco o albacora) tienen más. Otros sitios Web pueden ayudarte a explicar por qué. Si supones que el pez vive en agua de igual contenido de mercurio, existen dos factores principales que contribuyen a la cantidad de mercurio en el pez: (1) su nivel trófico promedio: mientras más bajo sea el nivel, menos mercurio. (2) Su edad cuando son comidos: en promedio, los peces más viejos han comido más presas y han tenido más posibilidad de acumular mercurio. La mayoría de los peces gato en el supermercado son peces de granja, que se comen más o menos a los 2 años de edad, que se alimentan en un nivel trófico bajo (algas, plantas acuáticas, insectos y cangrejos de río). El salmón básicamente tiene entre 2 y 4 años de edad cuando se le come (el salmón de granja se come cuando es más joven, y tiene menos mercurio) y se alimenta en un nivel trófico moderadamente bajo (moluscos, peces pequeños y crustáceos que se alimentan de fitoplancton). El atún bonito por lo regular se come cuando tiene 2 a 3 años de edad, y se alimenta en un nivel trófico un tanto más alto que el salmón. El atún albacora se come cuando tiene 2 a 4 años de edad y se alimenta en un nivel trófico todavía más alto. Las albacoras también son extremadamente activos, y comen gran cantidad de alimento (hasta 25% de su peso corporal todos los días), lo cual los expone a una mayor dosis total de mercurio.

Opción múltiple

1. c; 2. a; 3. d; 4. d; 5. c

Llena los espacios

1. luz solar, fotosíntesis; nutrientes, ciclos de nutrientes
2. autótrofos, productores; producción primaria neta
3. niveles tróficos; cadena trófica; redes tróficas
4. 10
5. heterótrofos, consumidores; herbívoros, consumidores primarios; carnívoros, consumidores secundarios; detritívoros, descomponedores
6. bacterias fijadoras de nitrógeno, bacteria desnitrificante; amoníaco, nitrato
7. atmósfera, océanos; CO_2 (dióxido de carbono); caliza, combustibles fósiles

Capítulo 30

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 30-8 Los nutrientes son abundantes en los bosques lluviosos tropicales, pero no se almacenan en el suelo. La temperatura y humedad óptimas de los climas tropicales permiten a las plantas hacer un uso tan eficiente de nutrientes que casi todos los nutrientes se almacenan en los cuerpos de las plantas, y en menor medida, en los cuerpos de los animales que sostienen. Estas condiciones de crecimiento sostienen una gran variedad de plantas, y éstas, a su vez, proporcionan un cúmulo de hábitats y fuentes de alimento para diversos animales.

Figura 30-18 Los bosques caducifolios tropicales tienen una temporada seca en la que el suelo tiene poca humedad. Los bosques caducifolios templados tienen climas invernales congelantes, en los cuales la humedad del suelo se congela y no está a disposición de los árboles. En ambos casos, la caída de las hojas reduce la pérdida de agua de los árboles en un momento del año cuando el agua no puede sustituirse al absorber agua del suelo.

Figura 30-27 Los ecosistemas costeros tienen abundancia de los dos factores que limitan la vida en el agua: nutrientes y luz para sostener organismos fotosintéticos. Tanto el surgimiento de las profundidades marinas como los escurrimientos desde tierra pueden proporcionar nutrientes, según la ubicación del ecosistema. El agua poco profunda en estas áreas permite que luz adecuada penetre para sostener a las plantas enraizadas y/o algas ancladas, las cuales a su vez proporcionan alimento y refugio ante el clima para la vida marina.

Guardián de la Tierra: Taponando el agujero de ozono

El agotamiento del ozono conduciría a mayor radiación UV, lo que reduciría la fotosíntesis. Menos fotosíntesis significa que menos CO_2 se remueve de la atmósfera. Más CO_2 restante en la atmósfera aumentaría el efecto invernadero, lo que conduciría a más calentamiento global y otros cambios en el clima. El aumento del CO_2 en la atmósfera también haría que más CO_2 se disolviera en los océanos, lo que aumentaría la acidificación del océano.

Opción múltiple

1. c; 2. b; 3. d; 4. a; 5. c

Llena los espacios

1. estaciones; corrientes oceánicas o la presencia del océano; sombra de lluvia
2. temperaturas adecuadas, disponibilidad de agua líquida; luz, nutrientes, temperatura adecuada

3. bosques lluviosos tropicales; arrecifes de coral
4. zona litoral; fitoplancton, zooplancton; zona limnética, zona profunda; oligotrófico; eutrófico; humedales
5. fitoplancton; quimiosíntesis, ácido sulfhídrico; presión alta

Capítulo 31

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 31-5 Cualquier organismo raro enfrenta mayor posibilidad de extinción en una reserva pequeña. Por ejemplo, los carnívoros grandes necesitan una gran población de presas para sostenerlos (véase la discusión de las pirámides de energía en el Capítulo 29), los cuales a su vez necesitan un área grande de hábitat adecuado. Los herbívoros grandes es probable que sean raros por razones similares; por ejemplo, se requiere un área muy grande de vegetación para sostener una población de elefantes. Un evento azaroso (tormenta, incendio, enfermedad) pueden matar a todos los miembros de dicha población en una reserva pequeña. El efecto sobre el ecosistema dependerá de cuáles especies desaparezcan. La pérdida de depredadores grandes, como en Yellowstone, puede producir un efecto en cascada en el que las poblaciones de herbívoros crezcan de manera desproporcionada, en detrimento de poblaciones de al menos algunas plantas y los animales que dependen de ellas.

Figura 31-8 Una reserva pequeña tendrá poblaciones pequeñas de muchos organismos, especialmente grandes animales depredadores. Las poblaciones pequeñas usualmente pierden diversidad genética a través de deriva genética (véase el Capítulo 16). Conforme los organismos con diversidad genética migran a través de los corredores, ayudan a reducir la deriva genética y a mantener la diversidad genética.

Guardián de la Tierra: Ballenas: ¿Las piedras miliare más grandes de todas?

En ausencia de caza de ballenas, se esperaba que las poblaciones de estos animales aumenten. Si la hipótesis de la bomba ballenera es correcta, entonces hierro, nitrógeno y acaso otros nutrimentos en las aguas superficiales aumentarían, lo cual debería aumentar las poblaciones de fitoplancton y quizá de krill.

Guardián de la Tierra: Salvando a las tortugas marinas

Con una población de tortugas baja, los suministros de alimento probablemente abundaban. Colocar a las tortugas laúd en la lista de especies en peligro y vigilar el cumplimiento de otras medidas de protección significa que tenían mucho menos probabilidad de morir en las redes de pesca. Cuando las playas de anidada de tortugas en Florida se protegieron, las personas ya no perturbaban los nidos y los huevos ya no se recolectaban. Abundante comida, menos depredación por pesca y sitios de anidada protegidos aumentaron enormemente la supervivencia y reproducción de la tortuga, lo que permitió el crecimiento poblacional exponencial (véase el Capítulo 27). El crecimiento exponencial no puede continuar por tiempo indefinido. Factores dependientes de la densidad por lo general frenan el crecimiento poblacional en las especies con vida larga como las tortugas marinas. Estos factores pueden incluir aumento de la depredación natural, por ejemplo, por parte de garzas y mapaches que aprenden que las playas con gran cantidad de nidos de tortugas son fuentes fáciles de alimento durante la época de anidada de las tortugas. Conforme las poblaciones de tortugas aumentan, los suministros de alimentos en el océano también pueden llegar a agotarse.

Opción múltiple

1. a; 2. b.; 3. a; 4. d; 5. b

Llena los espacios

1. genética, de especies, de ecosistemas; genética
2. servicios de los ecosistemas; servicios de aprovisionamiento, servicios de regulación, servicios culturales, servicios de apoyo
3. economía ecológica
4. destrucción de hábitat, sobreexplotación, especies invasoras, contaminación, calentamiento global; destrucción de hábitat
5. población viable mínima; fragmentación de hábitat; corredores de vida silvestre
6. sustentable

Capítulo 32

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 32-2 Si las terminaciones nerviosas del animal que detectan calor se vuelven disfuncionales, el sistema nervioso no enviaría una señal al hipotálamo

cuando el cuerpo alcanzara la temperatura del punto de ajuste. En consecuencia, el hipotálamo enviaría señales continuas de “encendido” a los mecanismos de generación de calor y de retención de calor del cuerpo, que seguiría aumentando la temperatura corporal de manera indefinida; esto terminaría con la muerte.

Evalúa lo siguiente

Guardián de la salud: ¿Algunas grasas pueden quemar calorías?

La ingestión de 2,4-DNP afectará las mitocondrias en todo el cuerpo, lo que conducirá a un aumento en la tasa metabólica y a hipertermia con sus riesgos asociados.

Opción múltiple

1. a; 2. c; 3. d; 4. a; 5. a

Llena los espacios

1. homeostasis; realimentación negativa
2. células, tejidos, órganos, sistemas orgánicos
3. conectivo, epitelial, conectivo, conectivo, epitelial, muscular, nervioso, conectivo
4. exocrino; endocrino, hormonas
5. cardíaco, esquelético, cardíaco y esquelético, cardíaco y liso, liso, esquelético

Capítulo 33

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 33-1 Los sistemas circulatorios de los insectos no son importantes en el intercambio de gases; en los insectos esta función la asumen las tráqueas.

Figura 33-4 Debido al aumento de tamaño muscular inducido por el ejercicio, los corazones de los atletas bien acondicionados son más grandes que los de las personas sedentarias, de modo que más sangre se bombea con cada latido. Dado que la demanda de oxígeno del cuerpo en reposo permanece relativamente sin cambios, la demanda puede satisfacerse con menos latidos por minuto.

Figura 33-8 El hierro es un componente clave de la hemoglobina, la cual es necesaria para construir eritrocitos capaces de transportar oxígeno. El consumo de hierro en la dieta es necesario para reemplazar el hierro que se excreta con los desechos corporales porque los eritrocitos continuamente se descomponen después de que mueren, y el reciclamiento de hierro en el cuerpo no es 100% eficiente.

Figura 33-10 La hormona eritropoyetina estimula la producción de eritrocitos adicionales. Estas células adicionales aumentan la capacidad de la sangre para transportar oxígeno hacia los músculos, lo que en consecuencia aumenta la cantidad de tiempo que los músculos pueden trabajar sin agotar su suministro de oxígeno y cansarse.

Figura 33-15 No, porque las arterias transportan sangre pobre en oxígeno (azul) hacia los pulmones, donde capilares recogen oxígeno, y las venas transportan sangre oxigenada (roja).

Figura 33-20 De izquierda a derecha.

Evalúa lo siguiente

Guardián de la salud: Reparación de corazones rotos

Es probable que Bill tenga un ictus (ataque cerebral) ya que la obesidad, la hipertensión y la falta de ejercicio se asocian con la aterosclerosis, que puede provocar la formación de coágulos en las arterias. Estos coágulos pueden bloquear el flujo sanguíneo hacia el corazón o el cerebro. Los síntomas de Bill sugieren daño a un lado del cerebro, en lugar de un ataque cardíaco.

Opción múltiple

1. b; 2. a; 3. a; 4. c; 5. a

Llena los espacios

1. hemolinfa, intersticial; hemocele
2. aurícula derecha, ventrículo izquierdo, aurícula derecha, ventrículo derecho, ventrículo izquierdo
3. nódulo sinoauricular; células de músculo cardíaco; aurículas; nódulo auriculoventricular; nódulo auriculoventricular (AV); fibrilaciones
4. capilares, arterias, venas, vénulas, arteriolas, arterias
5. plaquetas; trombina; fibrinógeno, fibrina

6. plaquetas, leucocitos, eritrocitos, leucocitos, eritrocitos, eritrocitos
7. fluido intersticial; capilares; grasas; válvulas unidireccionales; bazo

Capítulo 34

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 34-4 El sistema de traqueolas sustituye los capilares de un sistema circulatorio cerrado al llevar aire para intercambio de gases cerca de cada célula del cuerpo.

Figura 34-5 Los sistemas respiratorios de los anfibios están adaptados a los ambientes húmedos, de modo que están restringidos a hábitats que son razonablemente húmedos. La mayoría de las larvas anfibias se desarrollan en agua, la cual los limita a regiones donde está disponible agua acumulada.

Figura 34-7 Cuando el oxígeno enlaza hemoglobina, la proteína cambia de color, y se vuelve rojo cereza. Cuando el oxígeno deja hemoglobina, adquiere color rojo oscuro y parece azulosa a través de la piel.

Figura 34-9 En su estado relajado, el diafragma está expandido y protruye hacia arriba, lo que reduce el volumen de la cavidad torácica. Contraerlo hace que se vuelva más pequeño y se aplanan hacia abajo, lo que agranda la cavidad torácica.

Figura 34-11 Es importante que la hemoglobina pueda enlazar los iones hidrógeno liberados cuando se forma bicarbonato porque si los iones hidrógeno se liberan en el plasma sanguíneo, la volverían ácida (menor pH), lo que podría conducir a muerte.

Figura E34-1 El flujo contracorriente haría que el oxígeno se difundiera fuera de la sangre capilar hacia el agua conforme pasa sobre las lamelas de las branquias. La sangre del pez perdería oxígeno al agua, de modo que el agua que sale de sus branquias tendría más oxígeno que el agua que entra a ellas. El pez moriría ahí (como pasa por lo regular con los peces cuando ocurre un derrame de aguas negras).

Evalúa lo siguiente

Guardián de la salud: Tabaquismo: una decisión de vida y respiración

La enfermera deberá preguntar a los padres si alguno de ellos fuma. Deberá aconsejarlos acerca de los efectos para la salud del tabaquismo pasivo sobre su hija, cuyos tos, resfrios y probable asma empeoran por fumar. Si la madre fuma, deberá prevenirla fuertemente y proporcionarle material educativo acerca de los peligros de fumar para el desarrollo de su hija.

Opción múltiple

1. d; 2. b; 3. c; 4. d; 5. b

Llena los espacios

- esponjas, medusas, platelmintos; difusión
- espiráculos; tráqueas, sistemas circulatorios
- faringe; epiglotis; tráquea, bronquios, bronquiolos, alveolos
- capilares; hemoglobina; bicarbonato; respiración celular
- alveolos; alveolar, capilar; dos; surfactante
- diafragma, más grande; pasivo, se relajen; centro respiratorio, bulbo raquídeo; dióxido de carbono

Capítulo 35

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 35-6 La altura de la barra de vegetales se reduciría a la mitad.

Figura 35-19 El área superficial de absorción requerida tendría que proporcionarse mediante algunas otras adaptaciones, como intestino delgado mucho más largo y una cavidad abdominal correspondientemente más grande para contenerlo. O el alimento necesitará pasar mucho más tiempo en el intestino, y ser movido de ida y vuelta para exponer los nutrientes a la superficie absorbente lisa.

¿Cómo sabes eso? Las bacterias causan úlceras

Los antiácidos alivian las úlceras al contrarrestar el ácido estomacal que ataca el recubrimiento del estómago y la parte superior del intestino delgado. Un

posible experimento sería el siguiente: después de consentimiento informado, dos grupos de víctimas de úlcera (20 por grupo proporcionarían datos muy claros) se agruparían por edad, sexo y peso, y gravedad de la úlcera. Se les darían las mismas dietas. A la mitad se le daría medicamento para reducir el ácido; a la otra mitad se le daría tratamiento antibiótico. Ni los pacientes ni los investigadores que evalúan los resultados conocerían el tratamiento. Los pacientes se monitorizarían (idealmente, con endoscopia) para ver si sanan su úlcera. Después de sanar, se detendría el tratamiento y los pacientes se monitorizarían a intervalos regulares para observar recurrencia. Después de seis meses se revelaría a los investigadores (y a los pacientes) el tipo de tratamiento y se compararían los resultados, tanto para rapidez de recuperación como para relapso de úlcera. (Nota: Este experimento se ha realizado, y el grupo de antiácido tuvo recurrencia de úlcera, mientras que el grupo de antibiótico no lo presentó.)

Evalúa lo siguiente

Guardián de la salud: Superar la obesidad: un desafío complejo

Este paciente puede ser candidato para *bypass* gástrico, que lo ayudaría con su diabetes y su peso, parte del cual es grasa abdominal. Sin embargo, primero deberá intentar perder peso de forma independiente con un cambio en sus hábitos alimenticios y ejercicio amigable con las rodillas.

Opción múltiple

1. d; 2. b; 3. c; 4. b; 5. a

Llena los espacios

- energía, materiales brutos; vitaminas; minerales; esencial
- intracelular; cavidad gastrovascular; tubular; celulosa
- amilasa, almidón; proteína; pepsinógeno, pepsina; intestino delgado
- ingestión, digestión mecánica, digestión química, absorción, eliminación
- faringe, digestivo, respiratorio; epiglotis, tragar; peristaltismo; esfínteres
- bilis; hígado, vesícula biliar; epiteliales; quilíferos, linfático
- gastrina; ghrelina; leptina; secretina, colecistoquinina; gastrina, ghrelina; secretina, colecistoquinina

Capítulo 36

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 36-6 Si consumes agua en exceso, ocurriría una caída en la osmolaridad de la sangre y se detectaría por receptores en el hipotálamo. El hipotálamo señalaría a la hipófisis posterior, haciéndola reducir su liberación de HAD. Menos HAD resultaría en menos acuaporinas en las membranas del túbulo distal y el conducto recolector, lo que las haría casi impermeables al agua. Esto resultaría en la producción de gran cantidad de orina acuosa hasta que se restaure la osmolaridad sanguínea normal.

Figura 36-8 El pez de agua dulce está adaptado para excretar grandes cantidades de agua. Colocado en agua de mar, una trucha probablemente perdería mucha agua, se deshidrataría y moriría.

Evalúa lo siguiente

Guardián de la salud: Cuando los riñones colapsan

Es probable que la paciente sufra de anemia, la cual la priva de oxígeno adecuado para actividades normales. Esto podría aliviarse con la administración de eritropoyetina.

Opción múltiple

1. a; 2. b; 3. b; 4. d; 5. c

Llena los espacios

- amoníaco, ácido úrico, ácido úrico, ácido úrico, urea
- corteza renal, médula renal, pelvis renal; uréter, vejiga, uretra
- glomérulo, cápsula glomerular, túbulo proximal, asa de Henle, túbulo distal
- túbulo proximal, conducto recolector, asa de Henle, médula renal
- urea, H⁺ (iones de hidrógeno), NaCl (sal); agua
- homeostasis; renina, angiotensina; eritropoyetina, eritrocitos

7. hipotálamo, hipófisis posterior, hormona antidiurética (ADH); túbulo distal, conducto recolector, acuaporinas, concentrada

Capítulo 37

Pensamiento crítico

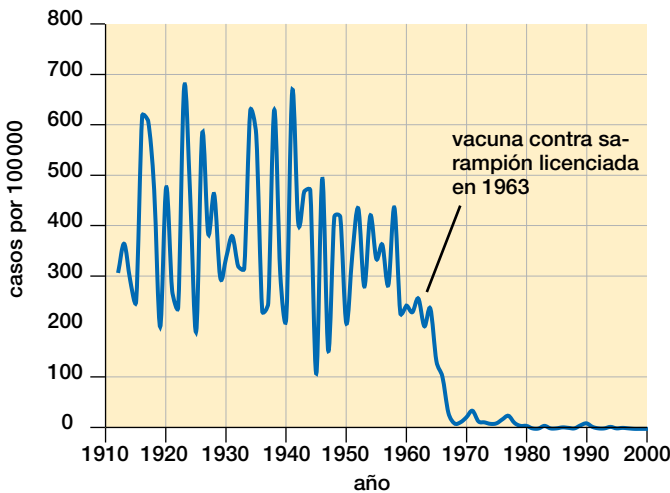
Leyendas de figuras

Figura 37-4 Si ocurre hinchazón en los pasos respiratorios o los pulmones, la respuesta inflamatoria podría causar sofocación.

Figura 37-13 Los mismos anticuerpos y reacciones corporales que producen alergias también ocurren en respuesta a algunos parásitos, como los anquilostomos que invaden el tracto digestivo. Las reacciones alérgicas fuertes, como vómito o diarrea, pueden ayudar al cuerpo a deshacerse de estos parásitos.

¿Cómo sabes eso? Las vacunas pueden evitar enfermedades infecciosas

La gráfica en la Figura E37-3 muestra el número total de casos de sarampión que se reportaron a las autoridades sanitarias cada año. La población estadounidense aumentó con el tiempo, de modo que hay una población base mayor cada año. Para determinar la contagiosidad del sarampión, sería mejor graficar el número de casos por población unitaria (por ejemplo, por 100 mil personas; compara la gráfica siguiente con la Fig. E37-3). Aunque la vacuna contra el sarampión se licenció en 1963, no era obligatoria. Transcurrió un par de años antes de que la vacuna infantil contra el sarampión se volviera casi universal en Estados Unidos.



Evalúa lo siguiente

Guardián de la salud: Virus mortales emergentes

Los virus de influenza mutan con frecuencia, lo que produce virus un tanto diferentes cada año. La recombinación entre los virus humano, de cerdo y ave puede causar cambios adicionales. Por tanto, el virus de influenza de este año no será exactamente el mismo que el virus del año pasado, de modo que la inmunidad producida como resultado de la infección del año anterior no ofrecerá protección completa contra la influenza de este año. Las vacunas cambian cada año con la intención de ofrecer inmunidad contra los virus de influenza que se considera tal vez serán más comunes dicho año.

Opción múltiple

1. b; 2. a; 3. c; 4. c; 5. c

Llena los espacios

- piel, digestivo, respiratorio, urogenital (el orden de los últimos tres no importa)
- fagocitos, células asesinas naturales, respuesta inflamatoria, fiebre
- antígenos; anticuerpos, receptores de célula T (el orden no importa)
- ligeras, pesadas (el orden no importa); variable, constante (el orden no importa); variable
- humoral, células plasmáticas; mediada por célula; citotóxica; colaboradora; de memoria
- alergia; inmunodeficiencia; enfermedad autoinmune

Capítulo 38

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 38-8 Existen varias hipótesis posibles, incluidas (1) un tumor en la hipófisis anterior causado por multiplicación de las células secretoras de TSH; (2) un tumor en el hipotálamo causado por multiplicación de las células que secretan hormona liberadora de TSH, y (3) una dieta deficiente en yodo provocó que la tiroides produjera muy poca tiroxina, de modo que el sistema de realimentación negativa que regula la liberación de TSH se desconectó.

Figura 38-9 Si los receptores no pudieran enlazar glucagón, entonces las células diana, como las del hígado, no podrían responder al glucagón. Cuando los niveles de glucosa sanguínea son muy bajos, las células del hígado no convertirían glucógeno en glucosa, de modo que los niveles de glucosa sanguínea permanecerían bajos.

Guardián de la Tierra: Engaño endocrino

Peces y anfibios están sumergidos en agua, de modo que si en una corriente o lago están presentes perturbadores endocrinos, dichos animales estarían expuestos continuamente a ellos. Se esperaría que los anfibios, con piel permeable delgada y húmeda, asimilarían más perturbadores del agua que peces, aves o mamíferos. Finalmente, puesto que peces y anfibios son endotérmicos ("sangre fría"), sus temperaturas corporales por lo general serían considerablemente menores que las temperaturas de aves o mamíferos. Las temperaturas corporales más bajas por lo general significan metabolismo más lento, de modo que peces y anfibios tal vez descompondrían los perturbadores endocrinos en sus cuerpos en forma más lenta que las aves o los mamíferos.

Evalúa lo siguiente

Guardián de la salud: Drogas potenciadoras del rendimiento: ¿Oro de tontos?

Los esteroides anabólicos definitivamente pueden causar aumento en la masa muscular; aunque la evidencia es débil, muchas personas piensan que la hormona del crecimiento también puede aumentar la masa muscular. En su pretemporada física, Juan puede mostrar un porcentaje reducido de grasa (si aumentó masa muscular, entonces el porcentaje de grasa bajaría). Si tomó esteroides, el examen también puede mostrar aumento en la presión arterial, reducción en la testosterona natural, posiblemente testículos más pequeños y tejido mamario agrandado. El aumento en los niveles de esteroides y/u hormona del crecimiento en la orina o sangre sería prueba definitiva de abuso de PED.

Opción múltiple

1. c; 2. d; 3. a; 4. b; 5. a

Llena los espacios

- sistema endocrino; células diana, receptores
- peptídica, derivada de aminoácido, esteroides (el orden no importa); hormonas peptídicas, hormonas derivadas de aminoácidos (el orden no importa); mensajeros secundarios; hormonas esteroides; cambios en la transcripción genética (o síntesis de ARN mensajero)
- hipotálamo; células neurosecretoras, oxitocina, hormona antidiurética (el orden de las hormonas no importa)
- hormona adrenocorticotrópica, hormona foliculostimulante, hormona luteinizante, hormona del crecimiento, prolactina, hormona estimulante de tiroides
- insulina; diabetes mellitus; glucagón, glucógeno
- testículos, testosterona; ovarios, estrógeno, progesterona
- glucocorticoides, mineralocorticoides, testosterona (el orden de las hormonas no importa); norepinefrina, epinefrina (el orden de las hormonas no importa)

Capítulo 39

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 39-4 Con base en la evidencia, la toxina debe actuar sobre la parte postsináptica de la sinapsis al bloquear los receptores de neurotransmisor. Si la toxina actuó al bloquear la liberación de neurotransmisores de la neurona presináptica, entonces agregar neurotransmisor a la sinapsis habría generado un potencial de acción postsináptico. Si la toxina actuó al evitar la apertura de los canales de sodio, entonces no habría sido posible estimular un potencial de acción en la neurona presináptica.

Figura 39-5 Las áreas sensitivas tienen mayor densidad de neuronas sensoriales sensibles al tacto. Esto permitiría dos tipos de aumento en la sensibilidad: (1) la mayor densidad de receptores significaría que tocar cualquier lugar particular sobre el área de piel sensible tendría más probabilidad de estimular al menos un receptor de tacto, y (2) una mayor densidad de receptores también significaría que un contacto de una fuerza particular estimularía mayor cantidad de neuronas. Por tanto, el contacto generaría mayor cantidad de potenciales de acción en el área sensible y se percibiría como un estímulo más fuerte.

Evalúa lo siguiente

Leyendas de figuras

Figura 39-10 Es probable que John tenga seccionada la médula espinal. Cortar la médula espinal corta los axones que viajan de ida y vuelta hacia el encéfalo, lo que en consecuencia evita que la sensación de dolor se releve hacia el encéfalo y evita que el mismo estimule motoneuronas que activan los músculos en forma voluntaria. Sin embargo, el corte de médula con frecuencia no interrumpe el circuito de reflejo de retirada, el cual sólo requiere transmisión dentro de una pequeña porción de la médula espinal.

Guardián de la salud: Drogas, neurotransmisores y adicción

Tanto las drogas adictivas como el amor y la amistad emocionales provoca la liberación de dopamina en regiones cerebrales que promueven sentimientos de felicidad, euforia y vinculación con otra persona. Una droga que combate la adicción a drogas al reducir o eliminar las relaciones de satisfacción con otras personas está condenada al fracaso en el mercado.

Opción múltiple

1. c; 2. a; 3. a; 4. a; 5. d

Llena los espacios

1. neurona; dendrita; cuerpo celular; axón, terminal sináptica
2. negativa; umbral; positiva
3. neurotransmisor; receptores; potencial postsináptico excitatorio; potencial postsináptico inhibitor
4. sistema nervioso somático; sistema nervioso autónomo, simpático, parasimpático
5. cerebelo, protuberancia, bulbo raquídeo (el orden no importa); cerebelo
6. frontal, parietal, temporal, occipital (el orden no importa); occipital; frontal

Capítulo 40

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 40-5 Las articulaciones y músculos en tu cuello y el resto de tu cuerpo tienen receptores de estiramiento y posición. Si tu cuerpo se inclina pero tú mantienes la cabeza vertical, se activarán los receptores de posición en tu cuello. Tu encéfalo comparará esta información proveniente del aparato vestibular en tu cabeza y los receptores de posición en tu cuello, y calculará la cantidad de inclinación del cuerpo.

Figura 40-9 Dos razones: (1) los puntos ciegos en tus dos ojos no ven el mismo lugar en tu campo visual, de modo que uno de los ojos siempre percibe objetos que estarían en el “hueco” del campo visual del otro ojo. (2) Tus ojos se mueven de manera constante, de modo que ninguna parte del campo visual está en el punto ciego de cualquier ojo durante mucho tiempo. El cerebro “llena” la información visual faltante con lo que el ojo vio justo una fracción de segundo antes.

Figura 40-10 La percepción de distancia es útil para muchos comportamientos, no sólo para la depredación. Los murciélagos frugívoros vuelan durante el día, y la visión binocular es útil para evitar obstáculos como ramas. Los monos con frecuencia saltan de rama en rama y necesitan saber cuán lejos está la siguiente rama.

Guardián de la Tierra: ¿Lo repites? La contaminación sonora de los océanos interfiere con la comunicación de las ballenas

Muchos animales terrestres familiares, en particular las aves canoras, se comunican ampliamente con sonidos y viven en ambientes humanos ruidosos. Si el éxito reproductivo de algunos de estos animales se reduce por la contaminación auditiva, sus depredadores pueden experimentar falta de alimento,

las poblaciones de sus presas pueden aumentar, y las poblaciones de especies con las cuales tienen relaciones mutualistas pueden declinar.

Estudio de caso Otro vistazo: Oídos biónicos

Tanto en la retina como en la cóclea, las células receptoras no envían axones hacia el cerebro. En la retina, los axones de las células ganglionares constituyen el nervio óptico y envían información a los centros visuales del cerebro. Para proporcionar visión a alguien cuyos bastones y conos degeneraron, un sistema de implante de retina necesitaría tener (1) un arreglo de detectores de luz miniaturizados; (2) una forma de estimular las células ganglionares en un patrón que replique el arreglo detector, y (3) posiblemente alguna especie de fuente de poder y lentes para enfocar la luz, dependiendo del diseño. Hasta 2015, un implante retiniano se ha probado para uso clínico; muchos otros están bajo desarrollo. Los diseños de los implantes retinianos que todavía están en la etapa de investigación son fascinantes y vale la pena la búsqueda en Internet.

Evalúa lo siguiente

Leyendas de figuras

Figura 40-8 Primero, debes explicar a Sergei que la córnea en realidad efectúa la mayor parte del enfoque en el ojo humano. Después, debes explicar que, para la miopía, la cirugía láser aplanar la córnea (hace la córnea menos convexa), lo que hace que los rayos de luz converjan menos antes de llegar a la córnea, de modo que el cristalino ahora produce una imagen clara sobre la retina. Si Sergei ha tenido hipermetropía, la cirugía daría nueva forma a la retina de modo que tendría una forma convexa más redondeada, lo que haría que los rayos de luz converjan más antes de llegar al cristalino.

Opción múltiple

1. b; 2. b; 3. d; 4. c; 5. d

Llena los espacios

1. potencial de receptor; frecuencia
2. pabellón auricular, tímpano (membrana timpánica); martillo (malleus), yunque, estribo; ventana oval; célula pilosa
3. córnea, humor acuoso, iris; cristalino, humor vítreo; córnea, cristalino (el orden no importa)
4. bastones, conos (el orden no importa); Los bastones; Los conos, fovea
5. dulce, salado, ácido, amargo, umami (el orden no importa); olfacción U olfato

Capítulo 41

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 41-4 Existe muy poco traslape entre los filamentos gruesos y delgados en un músculo estirado por completo, de modo que puede generarse muy poca fuerza para llevar los filamentos hacia el centro de la sarcómera.

Figura 41-5 Las fibras con más mitocondrias son de contracción lenta. Las fibras de contracción lenta dependen principalmente de respiración celular, que requiere oxígeno que debe suministrarse de forma continua mediante sangre capilar.

Figura 41-8 Los exoesqueletos gruesos son pesados; su peso impide el movimiento sobre tierra, pero el agua sostiene la mayor parte de este peso.

Figura 41-11 El hueso compacto es mucho más pesado que el hueso esponjoso, de modo que requeriría mucha más energía para que un animal se ponga de pie o se mueva. El hueso esponjoso es necesario para permitir espacio para la médula ósea, donde se forman las células sanguíneas.

Evalúa lo siguiente

Guardián de la salud: Osteoporosis: Cuando los huesos se vuelven quebradizos

El estrógeno bajo debido al exceso de entrenamiento pudo provocar el cese de la menstruación y también baja densidad ósea, similar a la que experimentan las mujeres postmenopáusicas. Ella también puede sufrir de un trastorno alimenticio producido por un intento para controlar su peso. Esto podría resultar en ingesta inadecuada de calcio, lo que contribuiría aún más a los huesos quebradizos. Es probable que una radiografía de la pierna muestre una fractura de la tibia.

Opción múltiple

1. d; 2. d; 3. a; 4. c; 5. c

Llena los espacios

1. esqueleto hidrostático, endoesqueleto, exoesqueleto (el orden no importa); antagonista
2. esquelético, cardíaco (el orden no importa); cardíaco, liso (el orden no importa); cardíaco, liso (el orden no importa)
3. fibra muscular; miofibrillas, sarcómeros, líneas Z
4. actina, miosina; ATP
5. unión neuromuscular; túbulos T, retículo sarcoplásmico
6. cartílago, hueso, ligamentos (el orden no importa); colágeno
7. en bisagra, esférica; flexor, extensor

Capítulo 42

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 42-3 La reproducción asexual produce descendencia que es genéticamente idéntica al **áfido** madre. Ésta es una forma eficiente para que ella maximice el número de sus genes en la población, pero no proporciona oportunidad significativa para que alguno de sus descendientes tenga nuevos genotipos que puedan mejorar la supervivencia o la reproducción. Puesto que el clima es favorable y el alimento tan abundante en primavera y verano, la selección natural no es muy fuerte, de modo que tal vez no es una gran dificultad. Cuando llega el otoño, el clima y el alimento se vuelven más problemáticos. La reproducción sexual produce descendencia genéticamente variable, parte de la cual puede estar mejor adaptada a las condiciones y ser favorecida por selección natural.

Figura 42-6 Los rituales de cortejo ayudan a garantizar que los animales se apareen con otros individuos de su propia especie. Los rituales de cortejo son mecanismos de aislamiento reproductivo que ayudan a evitar apareamientos híbridos potencialmente desventajosos. Las actividades de cortejo en algunas especies estimulan la ovulación.

Figura 42-13 La testosterona inhibe la liberación de GnRH y FSH. Sin FSH adecuada, las células de Sertoli no se estimulan, de modo que la espermatogénesis se frena o detiene.

Evalúa lo siguiente

Guardián de la salud: infecciones de transmisión sexual

Pareja A: Si tienen cópulas frecuentes y están bastante seguros de que no quieren tener hijos, entonces la esterilización de uno de los progenitores sería a toda prueba y con el tiempo (después de recuperarse de la cirugía) un método muy conveniente. Sin embargo, si los progenitores más tarde se separan, uno o ambos pueden descubrir que quieren tener hijos con una nueva pareja. Con frecuencia, la esterilización es reversible, pero la tasa de éxito no es de 100%. Si los progenitores son completamente monógamos, entonces las ITS pueden no ser una preocupación, pero incluso la infidelidad rara podría exponerlos a ITS. **Pareja B:** La esterilización no es un método adecuado para las personas que quieren tener hijos con el tiempo. Los métodos de DIU, píldoras, parches, anillos, inyecciones o implantes de control natal proporcionarían contracepción enormemente efectiva y por lo general son reversibles fácilmente para embarazos posteriores. Sin embargo, estos métodos no ofrecen protección contra las ITS, a las cuales podrían estar expuestos vía la infidelidad. **Persona C:** Esta mujer presuntamente tendría cópulas con múltiples hombres, quienes a su vez podrían copular con otras mujeres. Por tanto, la protección contra ITS es una prioridad. Ella debería usar condón vaginal o insistir en que sus parejas masculinas usaran condones masculinos. Los condones ofrecen protección contra el embarazo, pero no son casi tan efectivos como un DIU o las píldoras, parches, anillos, inyecciones o implantes de control natal. Su mejor abordaje sería combinar condones con uno de estos otros métodos más efectivos de prevención del embarazo.

Opción múltiple

1. b; 2. d; 3. b; 4. d; 5. b

Llena los espacios

1. asexual; gema; fragmentación
2. testículos; testosterona (o andrógeno); conductos seminíferos
3. núcleo, acrosoma; mitocondrias
4. epidídimo, conductos deferentes, vesículas seminales, próstata, glándula bulbouretral (el orden de las glándulas no importa), uretra

5. ovario; estrógeno, progesterona (el orden no importa); oocito secundario; cuerpo polar; oviducto (o trompa uterina); útero
6. cuerpo lúteo; gonadotropina coriónica

Capítulo 43

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 43-4 Los gemelos probablemente nunca ocurrirían porque incluso la primera división celular de clivaje produciría células hijas con diferentes destinos de desarrollo, con el resultado de que cada una de las células hijas podría originar algunas, mas no todas, de las estructuras del adulto humano.

Figura 43-6 *Costillas:* Los genes homeobox por lo general se activan en una secuencia de cabeza a cola, de modo que el gen A puede estar activo en la región cefálica, el gen B estaría activo en el torso, el gen C estaría activo en la región pélvica, etcétera. Supón que el gen B interviene en la producción de las costillas. En las serpientes, el gen B puede estar activo todo el tiempo desde el extremo (muy corto) del cuello hasta los segmentos de la cola. *Falta de patas:* Un gen homeobox específico usualmente sería responsable de disparar la producción de toda la pata (o al menos la mayor parte de ella). Una mutación grave en este gen homeobox particular puede evitar la formación de la pata.

Figura 43-7 El óvulo ovulado está rodeado por barreras (la zona pelúcida y la corona radiante; véase el Cap. 42). Sin embargo, es la capa exterior del blastocisto la que se une a, y se implanta en, el útero. Por tanto, el blastocisto emerge a partir de estas barreras antes de la implantación.

Figura 43-12 Puesto que sólo hay una placenta muy pequeña para el intercambio de nutrientes, desechos y gases, el embrión se retiene en el útero por un periodo mucho más corto. La descendencia nace en un estado mucho menos desarrollado. El desarrollo continúa afuera del útero (por lo general dentro de una bolsa externa).

Guardián de la salud: La placenta: ¿Barrera o puerta abierta?

El embrión es genéticamente diferente de la madre. Si los torrentes sanguíneos realmente se combinaran en uno, muchas células sanguíneas del embrión entrarían a la circulación de la madre, lo que promovería una respuesta inmunitaria en su cuerpo. La respuesta inmunitaria de la madre destruiría al embrión.

Estudio de caso Otro vistazo: Volver a correr el programa de desarrollo

Si el tejido humano responde a la lesión en forma similar a los de los ratones, entonces bloquear la actividad de p21 podría promover la regeneración. Por otra parte, puesto que p21 suprime la división en las células con ADN dañado, bloquear la actividad de p21 también puede promover cáncer. Es interesante que los ratones noqueados que carecen de p21 no muestran aumento en las tasas de cáncer, pero en las personas, los niveles reducidos de p21 promueven la formación o el aumento en la gravedad de algunos cánceres, incluidos cánceres de colon y mama.

Evalúa lo siguiente

Guardián de la salud: La promesa de las células madre

Las células madre son capaces de dividirse de manera indefinida; por lo general, sus células hijas se diferencian en células especializadas como las que producen huesos, tendones o ligamentos. La terapia con células madre se basa sobre la premisa de que las células se dividirían, y que sus células hijas se diferenciarían de manera adecuada, y reemplazarían a las perdidas por lesión. Terapias exitosas con células madre en caballos y perros ofrecen gran esperanza de que éxitos similares puedan ocurrir en seres humanos, aunque por lo general existe poca evidencia clínica. Se debe decir al paciente que la terapia con células madre es experimental y puede no curar la lesión. Además, si supones que la terapia con células madre reparó la articulación lesionada, después de curar sería esencial que la división de las células madre frenara o se detuviera. Sin embargo, si las células madre siguen dividiéndose rápidamente, podrían formar un tumor (algunas personas han desarrollado tumores después de terapia con células madre). Las células madre adultas por lo regular no producen cánceres en los tejidos donde generalmente residen, de modo que parecerían menos probables de causar cáncer cuando se inyecten en el sitio adecuado en un paciente. Si supones que pudieran proporcionarse las señales moleculares adecuadas en los cultivos celulares, la diferenciación parcial de CME o CMPI puede minimizar su riesgo de cáncer. Producir CMPI de "siguiente generación" con el uso de mensajeros proteínicos que alteren la transcripción genética, en lugar de insertar genes en las células receptoras, puede minimizar el riesgo de las CMPI.

Opción múltiple

1. b; 2. b; 3. c; 4. a; 5. c

Llena los espacios

1. cigoto; clivaje, mórula; blástula O blastocisto; ectodermo, mesodermo, endodermo (el orden de las capas tisulares no importa)
2. células madre; masa celular interna
3. genes homeobox; factores de transcripción
4. prolactina; oxitocina

Capítulo 44

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 44-9 Cosechar la cebolla al final de la primera temporada de crecimiento, cuando ha almacenado el máximo de nutrimentos para que el brote los use durante el segundo año. Estos nutrimentos se agotarían hacia el final de la segunda temporada.

Figura 44-11 En un clima que en verdad fuera uniformemente cálido y húmedo todo el año, el cámbium vascular se dividiría a la misma tasa todo el año, y las células hijas de xilema secundario crecerían de la misma forma todo el año. Todas las células de xilema secundario tendrían el mismo tamaño y grosor de pared celular, de modo que todas tendrían el mismo color. No habrían anillos anuales.

Figura 44-25 CO₂ se requiere para la fotosíntesis. Cuando las estomas se cierran, la fotosíntesis en la hoja se lentifica y con el tiempo se detiene porque las estomas cerradas evitan que el CO₂ del aire entre a la hoja y llegue a las células de mesófilo donde ocurre la fotosíntesis. Las estomas cerradas también reducen enormemente la transpiración de la hoja. Puesto que la transpiración proporciona la fuerza impulsora para el movimiento ascendente del agua en el xilema, el cual a su vez proporciona la principal fuerza impulsora para la entrada de agua en las raíces, cerrar las estomas lentificaría la entrada de agua en las raíces.

Figura 44-27 Una hoja en desarrollo sería un sumidero para los azúcares que alimentan su crecimiento. Las posibles fuentes serían hojas fototintetizadoras completamente desarrolladas y azúcares o almidones almacenados en el tallo y las raíces.

Guardián de la Tierra: Los bosques riegan sus propios árboles

La niebla sólo puede suministrar una cantidad limitada de agua, y sólo durante el invierno. El crecimiento poblacional en Bellavista fácilmente podría agotar el suministro de agua. Sólo limitaciones estrictas sobre la población y el consumo de agua permitirán a la ciudad prosperar con la niebla. El cambio climático también podría reducir el influjo de la niebla.

Opción múltiple

1. a; 2. d; 3. c; 4. a; 5. c

Llena los espacios

1. meristemo; meristemo apical, meristemo lateral; meristemo apical; meristemo lateral
2. fundamental, dérmico, vascular (el orden no importa); dérmico; vascular; fundamental
3. xilema, traqueidas, elementos del vaso (el orden no importa para los dos anteriores); enlaces de hidrógeno, transpiración; estomas O células oclusivas
4. floema; elemento de tubo criboso, células acompañantes
5. piloriza; pelos radiculares (o tricomas), transporte activo; micorriza

Capítulo 45

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 45-5 Los momentos de florecimiento separados reducen las posibilidades de autopolinización y en consecuencia de autofecundación, lo que resultaría en cruce consanguíneo. Las plantas que no se cruzan de esta forma producen mayor variedad de descendientes, adaptados a un rango más amplio de ambientes. Los individuos producto de cruce consanguíneo tienen más probabilidad de tener alelos recesivos homocigotos que son perjudiciales.

Figura 45-17 Una flor cuyo néctar es inaccesible para los insectos es más probable que tenga néctar disponible para un colibrí visitante; por ende, es más

probable que los colibríes aprendan a visitar repetidamente este tipo de flor, lo que asegura que las flores se polinizarán y reproducirán.

Figura 45-22 El sitio de germinación adecuado para una semilla de muérdago no es el suelo, sino la rama de un árbol, de modo que disparar la semilla, en lugar de soltarla, claramente es útil.

Figura 45-24 Muchas plantas no viven cerca de agua que fluye, pero casi todas pueden usar viento o animales. Además, el agua que fluye siempre transportaría las semillas corriente abajo y no necesariamente las llevaría hacia hábitats adecuados.

Guardián de la Tierra: Polinizadores, dispersores de semillas y remiendo del ecosistema

Existen cientos de polinizadores nativos, pero son mucho más difíciles de criar que las abejas. Depender de polinizadores nativos requeriría que más hábitat natural para los polinizadores nativos se apartara de los campos agrícolas. Los campos necesitarían ser más pequeños que los grandes campos comerciales de la actualidad, de modo que las abejas pudieran llegar al centro del campo. Este enfoque para la agricultura también proporcionaría hábitat para aves, las cuales ayudarían a controlar insectos plaga, y crearían rompevientos naturales, los cuales reducirían la erosión del suelo provocada por el viento.

Estudio de caso Otro vistazo: Algunos lo prefieren caliente... ¡y apestoso!

Una hipótesis razonable es que las flores que producen cantidades pequeñas de néctar y nada de calor atraerán polinizadores que sorban el néctar (y adquieran polen en el proceso) y se muevan hacia la siguiente flor con rapidez. Esto garantizará una alta tasa de polinización. Es probable que los polinizadores pasen mucho más tiempo en las flores productoras de calor (como los filodendros y las alocasias caballo muerto), lo que hace la polinización menos eficiente.

Evalúa lo siguiente

Guardián de la salud: ¿Eres alérgico al polen?

Una causa probable de los síntomas es una combinación de estrés (que provoca el malestar estomacal) y alergias primaverales producidas por plantas polinizadas por el viento que no están presentes en el estado de origen de la estudiante (de modo que ella no está acostumbrada a estos síntomas). Un buen tratamiento inicial sería ejercicios de relajación y medicamentos antialérgicos.

Opción múltiple

1. d; 2. b; 3. c; 4. a; 5. c

Llena los espacios

1. alternación de generaciones; esporofito; división celular meiótica; gametofito
2. grano de polen; anteras; estigma; estilo; integumentos
3. cigoto; endospermo; cotiledones
4. ovario; óvulo; integumentos
5. La germinación; raíz, coleóptilo; doblez o gancho

Capítulo 46

Pensamiento crítico

Leyendas de figuras

Figura 46-5 El fototropismo dominaría en el brote, el cual requiere luz para sobrevivir.

Figura 46-7 Las yemas laterales se inhibirían, tal como si el meristemo estuviera presente para liberar auxina.

Figura 46-10 Sin etileno presente, se demoraría la maduración del jitomate, y la putrefacción que le sigue. Los jitomates serían resistentes al maltrato durante el embarque. El embarque y el almacenamiento podrían realizarse a temperatura ambiente, lo que ahorraría energía y reduciría enormemente los desperdicios. Podrían madurar justo antes de comercializarse al exponerlos a etileno.

¿Cómo sabes eso? Las hormonas regulan el crecimiento de las plantas

El método científico se aplica al experimento inicial del modo siguiente: *observación*: una región por abajo de la punta del coleóptilo se dobla hacia la luz; *pregunta*: ¿qué hace que se doble esta región?; *hipótesis*: la punta percibe la luz y produce el doblamiento de la región bajo ésta; *predicción*: si la luz se

bloquea de la punta, no ocurrirá doblamiento; *experimento*: bloquea la luz al cubrir sólo la punta con un capuchón opaco; *conclusión*: bloquear la luz de la punta evita el doblamiento, lo que apoya la hipótesis. Existen dos controles adecuados para este experimento: primero, coleóptilos descubiertos (para controlar que la luz golpee el coleóptilo), y segundo, capuchos transparentes (para controlar la presencia física de un capuchón). El método científico se aplica al siguiente experimento del modo siguiente: *observación (del experimento anterior)*: un capuchón opaco evita el doblamiento hacia la luz; *pregunta*: ¿la región de doblamiento (así como la punta) necesitan exponerse a la luz para que ocurra doblamiento?; *hipótesis*: sólo la punta necesita exponerse para que ocurra doblamiento; *predicción*: si la luz se bloquea de la región de doblamiento, el doblamiento todavía ocurrirá; *experimento*: bloquear la luz cubriendo sólo la región de doblamiento con un mango opaco; *conclusión*: bloquear la luz de la región de doblamiento permite el doblamiento, lo que apoya la hipótesis. Existen dos controles adecuados para este experimento: primero, coleóptilos descubiertos (para controlar que la luz golpee la región de doblamiento), y segundo, mangos claros (para controlar la presencia física de un mango).

Estudio de caso Otro vistazo: Plantas depredadoras

Si los pantanos se vuelven ricos en nitrógeno por las escurrientías de fertilizantes, muchas otras plantas también florecerían ahí. Estas plantas tal vez superarían competitivamente a las plantas carnívoras, las cuales gastan considerable energía para capturar y digerir insectos.

Opción múltiple

1. b; 2. a; 3. d; 4. d; 5. d

Llena los espacios

1. inhibe, dominancia apical; estimula
2. giberelina; división, elongación
3. etileno; capa de abscisión
4. meristemo apical de raíz; inhibe, estimula, tallos
5. ácido abscísico; latencia

CRÉDITOS

Créditos de fotografías

Apertura unidad: Unidad 1: Volker Steger/Christian Bardele/Science Source; Unidad 2: Erik Lam/Shutterstock; Unidad 3: Thomas Kitchin/Victoria Hurst/Getty Images; Unidad 4: Rodger Klein/WaterFrame/AGE Fotostock; Unidad 5: Erik Isakson/AGE Fotostock; Unidad 6: Terry Audesirk

Capítulo 1 apertura: Misha Hussain/Reuters; 1-CA-inserto: Frederick A. Murphy/CDC; 1-1: Mary Martin/Biophoto Associates/Science Source; 1-2: Melba Photo Agency/Alamy; 1-4: Rido/Shutterstock; 1-5: Terry Audesirk; 1-6a: Dr. Tony Brain/Science Source; 1-6b: Terry Audesirk; 1-6c: Eric Baccaga/AGE Fotostock; 1-7: NASA; 1-8: Penny Tweedie/Alamy; 1-9: Jose Maria Farfagl/Wenn Photos/Newscom; 1-12: John Durham/Science Source; recuadro ¿Te has preguntado...?: Joel Sartore/Getty Images

Capítulo 2 apertura: Air Photo Service/ABACAUSA.COM/Newscom; 2-4b: Piotr Sosnowski; 2-8a: Basil/Shutterstock; 2-8b: Danita Delimont/Alamy; 2-8c: Terry Audesirk; 2-10: Renn Sminkey/Pearson Education, Inc.; 2-12: Vicky Kasala/SuperStock; E2-1a: National Institutes of Health; E2-2a-b: Science Source; E2-3: Hunor Kristo/Fotolia; E2-4-1-2: Terry Audesirk

Capítulo 3 apertura: Terry Audesirk; 3-9a: Jeremy Burgess/Science Source; 3-10a: Mike Norton/Shutterstock; 3-10b: Jeremy Burgess/Science Source; 3-10c: Biophoto Associates/Science Source; 3-11: Terry Audesirk; 3-12a: Tracy Morgan/DK Images; 3-12b: B G Smith/Shutterstock; 3-12c: Xiaodong Ye/iStock/Getty Images; 3-18: Fotokostic/Shutterstock; 3-23a: Sylvie Bouchard/Fotolia; 3-23b: Terry Audesirk; 3-24a-b: Terry Audesirk; 3-25: Tischenko Irina/Shutterstock; E3-1: Terry Audesirk; E3-3: GJLP/Science Source; E3-4-1: VersusStudio/Fotolia; E3-4-2: Valua Vital/Fotolia

Capítulo 4 apertura: Matt Dunham/AP Images; E4-1-a1: Cecil H. Fox/Science Source; E4-1-a2: The Project Gutenberg Literary Archive Foundation; E4-1b: The Print Collector/Alamy; E4-1c: Pacific Northwest National Laboratory; E4-2a: M. I. Walker/Science Source; E4-2b: SPL/Science Source; E4-2c: CNRI/Science Source; E4-2d: Science Source; UN-1: Stacie Kirsch/Electron Microscopy Sciences; 4-3b-c: Science Source; 4-3d: John Cardamone Jr./Biological Photo Service; 4-3e: Proceedings of the National Academy of Sciences; 4-6b: Steve Gschmeissner/Science Source; 4-7b: Jennifer Waters/Science Source; 4-8a: Don W. Fawcett/Science Source; 4-8b: Charles Daghlia/Science Source; 4-8c: David M. Phillips/Science Source; 4-9b: Dr. Elena Kiseleva/Science Source; 4-10: Melba/AGE Fotostock; E4-3: Toby Melville/Reuters; 4-11: Oscar L. Miller Jr.; 4-12b, abajo: Don W. Fawcett/Science Source; 4-12b, arriba: Med-Image/Science Source; 4-13: Meredith Carlson/Biophoto Associates/Science Source; 4-16b: Walter Dawn/Science Source; 4-17: The Keith R. Porter Endowment for Cell Biology; 4-18: Robin Treadwell/Science Source; 4-19: Biophoto Associates/Science Source

Capítulo 5 apertura: Fred LaBounty/Alamy; E5-1: Ted Kinsman/Science Source; E5-3: El Pais Photos/Newscom; E5-4a: Maarten J. Chrispeels and Peter Agre. Elsevier; 5-6a: David M. Phillips/Science Source; 5-6b: Amar/Phanie/AGE Fotostock; 5-6c: David M. Phillips/Science Source; 5-7a-b: Nigel Cattlin/Science Source; 5-9b: Don W. Fawcett/Science Source; 5-10b-1-3: The Company of Biologists Ltd; 5-11b: Eric V. Grave/Science Source; 5-11c: SPL/Science Source; 5-12: Linda Hufnagel; 5-14a,c: Don W. Fawcett/Science Source; 5-14b: Claude and Goodenough. *The Journal of Cell Biology*; 5-14d: Biology Pics/Science Source; 5-15a: Justin Schwartz; 5-15b: American College of Physicians; 5-15b inserto: Larry F Jernigan/Getty Images

Capítulo 6 apertura: Lucas Jackson/Reuters; 6-1: David Wall/Alamy; 6-3: Terry Audesirk; 6-5a: Terry Audesirk; recuadro ¿Te has preguntado...? derecha: Cathy Keifer/Shutterstock; recuadro ¿Te has preguntado...? izquierda: Bioglow/REX/AP Images; E6-2: Terry Audesirk; 6-14: Terry Audesirk

Capítulo 7 apertura: Detlev van Ravenswaay/Science Source; 7-2a-b: Jeremy Burgess/Science Source; 7-3a: Haveseen/Shutterstock; 7-3c: John Durham/Science Source; 7-3d: Robin Treadwell/Science Source; 7-6: Terry Audesirk; E7-1 izquierda: Terry Audesirk; E7-1 centro: Martin Haas/Shutterstock; E7-1 derecha: Terry Audesirk; E7-2 izquierda: Mathisa/Shutterstock; E7-2 centro, derecha: Terry Audesirk; E7-4 inserto: Eric Gevaert/Shutterstock; E7-4: Beawiharta/Reuters

Capítulo 8 apertura: University of Leicester/Rex Fe/AP Images; 8-CA-inserto: The Print Collector/Glow Images; 8-4: CNRI/Science Source; 8-8: Mara Zemgaliete/Fotolia; E8-3 izquierda: Tassii/Getty Images; E8-3 derecha: William Leaman/Alamy; 8-10: Walter Bieri/EPA/Newscom; 8-12: Terry Audesirk; 8-13: Rui Vieira/PA Wire/AP Images

Capítulo 9 apertura: Mitchell Layton/Getty Images; 9-3a: Hazel Appleton/Health Protection Agency Centre for Infections/Science Source; 9-3b: M. I. Walker/Science Source; 9-3c: Biophoto Associates/Science Source; 9-3d: Terry Audesirk; 9-4: Lee Hoon-Koo/AFP/Getty Images; 9-6: Andrew Syred/Science Source; 9-9a: Jennifer Waters/Science Source; 9-9b: Science Source; 9-9c-g: Jennifer Waters/Science Source; 9-9h: Michael Davidson/Molecular Expressions; E9-1: Du Cane Medical Imaging Ltd./Science Source

Capítulo 10 apertura: Mikael Buck Photography Limited; 10-1: Biophoto Associates/Science Source; E10-1a: Paddy Ryan; 10-13a: Science Source; 10-13b: Philidor/Fotolia

Capítulo 11 apertura: Ronald C. Modra/Getty Images; 11-2: Science Source; 11-14: Science Source; 11-15: Sarah Leen/National Geographic Stock; 11-16: David Hosking/Alamy; UN-1: Deanne Fitzmaurice/AP Photo; 11-19: Indigo Instruments; 11-21: Gerry Audesirk; 11-23a: Friedrich Stark/Alamy; 11-23b: Jvoisey/Getty Images; 11-24a-b: Omikron/Science Source; E11-1: Newscom; 11-25: Mary Evans/Science Source; E11-2: Yves Herman/Thomson Reuters (Mar-kets) LLC; E11-3: Vetpathologist/Shutterstock; 11-26: David J. Phillip/AP Photo

Capítulo 12 apertura: Yuri Maselov/Alamy; 12-CA-inserto: David Bagnall/Alamy; 12-4: Science Source; 12-5: National Cancer Institute; 12-6: Kenneth Eward/ BioGrafx/Science Source; E12-6: Science Source; 12-11: Bruce Stotesbury/Times Colonist

Capítulo 13 apertura: Martineau, Luke; 13-4: Oscar L. Miller, Jr.; 13-6b: Annual Reviews, Inc.; E13-1: AIS-DSD Support Group; E13-2: Randy Jirtle; 13-11a-c: Bo Hong *et al.* PNAS; 13-12: Gavni/Getty Images; 13-13: Thomas Lohnes/Newscom

Capítulo 14 apertura: P. Kevin Morley/Richmond Times-Dispatch/AP Images; 14-4: Janet Chapple/Granite Peak Publications; 14-7 izquierda, derecha: Dr Margaret Kline/National Institute of Standards and Technology; 14-8: Mark Thiessen/National Geographic Image Collection/Alamy; E14-1: Andy Schlink; E14-2-1: Mark Stoeckle; E14-2-2: Daniel Prudek/Shutterstock; E14-2-3: Jan S./Shutterstock; E14-2-4: Studioutouch/Shutterstock; E14-2-5: Stubblefield Photography/Shutterstock; 14-11: ZEPHYR/SPL/Science Photo Library /Alamy; 14-12: Monsanto Company; 14-13: Tim Flach/Stone/Getty Images; 14-14: Stephen Lock/ ZUMA Press/Newscom; E14-3: Lada/Science Source; E14-5: International Rice Research Institute; 14-17: Richmond Times Dispatch, Carl Lynn/AP Images

Capítulo 15 apertura: Tony Heald/Nature Picture Library; 15-4a: Scott Orr/Getty Images; 15-4b: Woudloper; 15-4c: Smithsonian Institution Libraries; recuadro ¿Cómo sabes eso...?: SuperStock; E15-1-1: Ingo Schulz/AGE Fotostock; E15-1-2: Stefan Huwiler/imageBROKER/AGE Fotostock; E15-1-3: Therin Weise/Arco Images/AGE Fotostock; E15-1-4: Ross Hoddinott/Nature Picture Library; E15-2: Letz/SIPA/Newscom; 15-6: NHPA/Science Source; 15-10a-b: Stephen Dalton/Science Source; 15-11a-c: TT Nyhetsbyrå AB; 15-13a: John Pitcher/Getty Images; 15-13b: GK Hart/Vikki Hart/Getty Images; 15-14a-b: Professor Robin M. Tinghitella, University of Denver; E15-3: H. Reinhard/Arco Images/Alamy; 15-15: VEM/Science Source

Capítulo 16 apertura: Science Source; 16-6b: Fogstock/AGE Fotostock; 16-7: The Alan Mason Chesney Medical Archives; 16-8: Johann Schumacher/Getty Images; E16-2: M. Watson/Ardea.c/Mary Evans Picture Library Ltd/AGE Fotostock; UN-1: Danita Delimont/Alamy; 16-9: NHPA/SuperStock; 16-10: zjk/Fotolia; 16-12: Smith, Thomas B.

Capítulo 17 apertura: National News/ZUMAPRESS/Newscom; 17-1a-b: Jeremiah Easter/Tetrachromat Design; 17-2a: Rick and Nora Bowers/Alamy; 17-2b: Tim Zurowski/AGE Fotostock; 17-3a-b: Thomas Leeson; Pat Leeson/Science Source; 17-4: National Geographic Stock; 17-5a: Ken Owen/Channel Islands Restoration; 17-5b: Hey Paul/Public domain; 17-6: Phil Savoie/Nature Picture Library; 17-7: Boaz Rottem/Alamy; E17-1: Newscom; 17-9a: Newscom; 17-9b: Mark Gurney/Smithsonian/Getty Images; 17-12a: Goss Images/Alamy; 17-12b: A.C. Medeiros/Carr Botanical Consultation; 17-12c: Jack Jeffrey/Photo Resource Hawaii/Alamy; 17-12d: Gerald D. Carr/Carr Botanical Consultation; 17-13: Steve Apps/Alamy; E17-3: Crack Palinggi/Reuters

Capítulo 18 apertura: Keren Su/Getty Images; 18-4: Mark Garlick/Science Source; 18-6: Michael Plewka; 18-7a: Chase Studio, OMNH; 18-7b: Peter Halasz; 18-7c: Grauy/Getty Images; 18-7d: Douglas Faulkner/Science Source; 18-8: Richard Bizley/Science Source; 18-9: Terry Whittaker/Science Source;

18-10: Science Source; 18-12a: Tom McHugh/Science Source; 18-12b Kevin Schafer/Alamy; 18-12c: TUNS/Arco Images GmbH TUNS/Arco Images GmbH/Glow Images; 18-13: Michel Brunet; 18-15a: Javier Trueba/MSF/Science Source; 18-15b izquierda: CM Dixon/Heritage Image/AGE Fotostock; 18-15b derecha: Pascal Goetgheluck/Science Source; 18-15c izquierda: Dirk Wiersma/Science Source; 18-15c centro: Mary Evans/Mary Evans Picture Library Ltd/AGE Fotostock; 18-15c derecha: Martin Land/Science Source; 18-16: Ira Block/National Geographic Stock; 18-17: David Frayer, Dept. of Anthropology, University of Kansas; 18-18: Stéphane Marc/PHOTOPQR/LE DAUPHINE/Newscom

Capítulo 19 apertura: Kristin Mosher/Danita Delimont/Alamy; 19-1a: Photoshot License Limited; 19-1b: Nancy Nehring/iStockphoto/Getty Images; 19-1c: Steve Maslowski/Science Source; 19-2a: Ami Images/Science Source; 19-2b: Scimat/Science Source; 19-5a: Kwangshin Kim/Science Source; 19-5b: W.J. Jones, J.A. Leigh, F. Mayer, C.R. Woese, y R.S. Wolfe. Archives of Microbiology. Springer-Verlag. 1983; Cuadro ¿Te has preguntado...?: Ph.D. Frank Collins/Centers for Disease Control and Prevention (CDC); 19-8: Celso Margraf

Capítulo 20 apertura: Rupp Tina/AGE Fotostock; 20-1a: Mediscan/Alamy; 20-1b: Science Source; 20-1c: Scott Camazine/Science Source; 20-2a: Karl O. Stetter/University of Regensburg; 20-3: Eye of Science/Science Source; 20-4: Dr. Kari Lounatmaa/Science Source; 20-5: Galyna Andrushko/Fotolia; 20-6: Michael Abbey/Science Source; E20-1: CNRI/Science Source; 20-7: CNRI/Science Source; 20-8: Eye of Science/Science Source; 20-9a: Nigel Cattlin/Science Source; 20-9b: Steve Gschmeissner/Science Source; 20-11a: Eye of Science/Science Source; 20-11b: Department of Microbiology, Biozentrum, University of Basel/Science Source; 20-11c-d: Dr. Linda M. Stannard/University of Cape Town/Science Source; 20-13: Ottawa/Meckes/Science Source; 20-14: EM Unit, VLA/Science Source

Capítulo 21 apertura: Alexis Rosenfeld/Science Source; 21-1a-b: M. I. Walker/Science Source; 21-2: F M Magliocca/P M Motta/Science Source; 21-3: Eric V. Grave/Science Source; 21-5: Oliver Meckes/Science Source; 21-6: Astrid & Hanns-Frieder Michler/Science Source; 21-7a: David Hosking/D. P. Wilson/Science Source; 21-7b: Mark Conlin/Alamy; 21-8: David M. Phillips/Science Source; 21-9: Pete Atkinson/Science Source; 21-12: Nicole Ottawa/Oliver Meckes/Science Source; 21-13: Andrew Syred/Science Source; 21-14: Manfred Kage/Science Source; 21-15: M. I. Walker/Science Source; 21-16a: P. W. Grace/Science Source; 21-16b: Ray Simons/Science Source; 21-18: Francis Abbott/Nature Picture Library; 21-19a: Ray Simons/Science Source; 21-19b: Nick Upton/Nature Picture Library; 21-19c: Pascal Goetgheluck/Science Source

Capítulo 22 apertura: A Visage/J Visage/Alamy; 22-CA-inserto: Emilie Nat; 22-2: Andre Seale/AGE Fotostock; 22-3: Andrew Syred/Science Source; 22-5a: Adrian Davies/Nature Picture Library; 22-5b: BerndH; 22-5c: JC Schou/Biopix; 22-5d: Dr. Morley Read/Shutterstock; 22-6 inserto: JC Schou/Biopix; 22-7a: Miika Silfverberg; 22-7b: Milton Rand/USDA Forest Service; 22-7c: Mauritius-images/Photoshot; 22-7d: David Wall/Alamy; 22-8: Ed Reschke/Getty Images; 22-9b: Brian Jackson/Getty Images; 22-9c: Khoroshunova Olga/Shutterstock; 22-10a: Terry Audesirk; 22-10b: Melvyn Longhurst/Alamy; 22-10c: W Wisniewski/AGE Fotostock; 22-10d: Alamy; 22-11 insets: Science Source; 22-12a: Jin-liang Lin/Dreamstime; 22-12b: Yuttasak Jannarong/AGE Fotostock; 22-12b inset: Zoonar/S Caston/AGE Fotostock; 22-12c: Terry Audesirk; 22-12d: Larry West/Science Source; E22-1: ImageMore/AGE Fotostock

Capítulo 23 apertura: Philippe Clement/Nature Picture Library; 23-1a: Blickwinkel/Hecker/Alamy; 23-1b: Dr. Tony Brain/Science Source; 23-2: Biophoto Associates/Science Source; 23-3a: Jeff Lepore/Science Source; 23-3b: Darlyne A. Murawski/Getty Images; 23-6: Thomas J. Volk; 23-7: Mark Brundrett; 23-8 inserto: S. Lowry/Univ Ulster/The Image Bank/Getty Images; 23-9a: Scott Camazine/Science Source; 23-9b: Lee Collins; 23-9c: Koenig/Blickwinkel/Alamy; 23-10: Darrell Hensley, Ph.D.; 23-11 inserto: Andrew Syred/Science Source; 23-12a: W. K. Fletcher/Science Source; 23-12b: Nedim Jukic/Dreamstime; 23-13 abajo inserto: Ed Reschke; 23-13 arriba inserto: Gregory G. Dimijian/Science Source; 23-14b: Terry Audesirk; 23-14c: Robin Chittenden/Frank Lane Picture Agency; E23-1: PureStock/Alamy; 23-16a: Inga Spence/Science Source; 23-16b: Nigel Cattlin/Alamy; 23-17: Francesco Tomasini/Science Source; 23-18: Hugh Sturrock; 23-19: Matt Meadows/Getty Images; 23-20: Terry Audesirk; 23-21: Tony Gentile/Reuters

Capítulo 24 apertura: Bildagentur Rm/AGE Fotostock; 24-5a: Gerd Guenther/Science Source; 24-6a: Image Quest Marine; 24-6b: John Anderson/Alamy; 24-6c Durden Images/Shutterstock; 24-8a Science Source; 24-8b: Oxford Scientific/Getty Images; 24-8c: Constantinos Petrinos/Nature Picture Library; 24-8d: David Doubilet/Getty Images; 24-10a: Mary Martin/Science Source;

24-11: Masa Ushioda/SuperStock; 24-12a: Biophoto Associates/Science Source; 24-12b: M I (Spike) Walker/Alamy; 24-12c: Dr. Wolfgang Seifarth; 24-13-inserto izquierda: Science Source; 24-13-inserto derecha: Andrew Syred/Science Source; E24-1: Ethan Daniels/Shutterstock; 24-15a: Tim Rock/Waterframe/AGE Fotostock; 24-15b: Peter Batson/Image Quest Marine; 24-15c-d: Science Source; 24-17a-b: Dominio público; 24-18a: Marevision/AGE Fotostock; 24-18b: Ed Reschke; 24-19a: David Shale/Nature Picture Library; 24-19b: David Fleetham/Alamy; 24-19c: Science Source; E24-3: Edith Widder/Ocean Research and Conservation Association Inc.; E24-4: Handout/Reuters/Landov; 24-20: Malcolm Schuy/Alamy; 24-21: Public domain; 24-23: Susumu Nishinaga/Science Source; 24-24a: J. Meul/Arco/AGE Fotostock; 24-24b: Adrian Hepworth/Photoshoot; 24-24c: Science Source; 24-24d: Dean Evangelista/Shutterstock; 24-25a: Audrey Snider-Bell/Shutterstock; 24-25b: Picture Bank/Alamy; 24-25c: Terry Audesirk; 24-26a: Tom McHugh/Science Source; 24-26b: D Assmann/AGE Fotostock; 24-27a: Tom Branch/Science Source; 24-27b: George Grall/Getty Images; 24-27c: Beverly Speed/Dreamstime; 24-27d: SuperStock; 24-28: The Natural History Museum/Alamy; 24-29a: Jessica Wilson/Science Source; 24-29b: D.V.M. Howard Shiang; 24-30a: Terry Audesirk; 24-30b: Science Source; 24-30c: Photoshot; 24-31b: Science Source; 24-32: Volker Steger/Science Source

Capítulo 25 apertura: Hoberman Collection/SuperStock; 25-2: Science Source; 25-3: Science Source; 25-4: Natural Visions/Alamy; 25-5: Tom McHugh/Science Source; 25-6: F Hecker/AGE Fotostock; 25-6 inset: A Hartl/Blickwinkel/AGE Fotostock; 25-7a: Jeff Rotman/Nature Picture Library; 25-7b: Science Source; 25-8a: Peter David/Getty Images; 25-8b: Science Source; 25-8c: Reinhard Dirschel/AGE Fotostock; 25-9: Tom McHugh/Science Source; 25-10a: Photonstop/SuperStock; 25-10b: B. Fischer/ARCO/Glow Images; 25-10c: Science Source; 25-10d: Dante Fenolio/Science Source; 25-11a: Joseph T. & Suzanne L. Collins/Science Source; 25-11b: Hakoar/Fotolia; 25-11c: McPhoto/AGE Fotostock; E25-1: Stanley Breeden/Getty Images; 25-12: Victoria Stone/Mark Deeble/Getty Images; 25-13a: Timothy Wood/Getty Images; 25-13b: David & Sheila Glatz/Getty Images; 25-13c: Ainars Aunins/Alamy; 25-14a: Michael Maconachie/Papilio/Alamy; 25-14b: Alamy; 25-15a: Mark Newman/SuperStock; 25-15b: Dave Watts/Alamy; 25-15c: Jean-Louis Klein/Marie-Luce Hubert/Science Source; 25-16a: Herbert Kehrher/AGE Fotostock; 25-16b: Science Source; 25-16c: Masa Ushioda/SuperStock; 25-16d: Arco Images GmbH/Alamy; 25-16e: Science Source

Capítulo 26 apertura: Pascal Le Segretain/Getty Images; 26-CA-inserto: Andy Sands/Nature Picture Library; 26-1a-b: David Hosking/Eric/Frank Lane Picture Agency; 26-2a: Tom/Pat Leeson/Mary Evans Picture Library Ltd/AGE Fotostock; 26-2b: Brian Miller/Photoshot; 26-3: Gunter Ziesler/Getty Images; 26-4: Thomas D. McAvoy/The LIFE Images Collection/Getty Images; 26-5a: STR New/Reuters; 26-5b: Mark J. Barrett/Alamy; 26-7: Howard Burditt/Reuters; 26-8a: Yann Hubert/Science Source; 26-8b: Steve Bloom Images/Alamy; 26-9: Sarah Jelbert; 26-10: Barbara von Hoffmann/Alamy; 26-11: William Leaman/Alamy; 26-12: Nick Upton/Nature Picture Library; 26-13: Bev Wigney; 26-14a: Chinahbzyg/Shutterstock; 26-14b: Andrew Syred/Science Source; 26-16: Bernard Walton/Nature Picture Library; 26-17a: Mark Hamblin/AGE Fotostock; 26-17b: Duncan Usher/Alamy; 26-18: H. Eisenbeiss/Frank Lane Picture Agency Limited; 26-19: PREMAPHOTOS/Nature Picture Library; 26-20a: Danita Delimont/Alamy; 26-21a: Ingo Arndt/Nature Picture Library; 26-21b: Richard Hermann; 26-22: Kim Taylor/Jane Burton/DK Images; 26-23: Jakob Fahr; 26-24a: Tim Laman/Nature Picture Library; 26-24b: Wayne Lynch/AGE Fotostock; 26-25a: Rolf Nussbaumer Photography/Alamy; 26-25b: Terry Audesirk; 26-26: Stuart Wilson/Science Source; 26-28: Creatas/AGE Fotostock; 26-29a: J Sohns/C Sohns/AGE Fotostock; 26-29b: Eric Baccaga/AGE Fotostock; 26-29c: Georgesanker.com/Alamy; 26-30: Fred Bruemmer/Getty Images; 26-31: H Schmidbauer/AGE Fotostock; 26-32: Lennart Nilsson/Scanpix Swe-den AB; 26-33: William P. Fifer; 26-34a-b: Benedict Jones

Capítulo 27 apertura: Marc Moritsch/National Geographic/Corbis; 27-E1: Florida Fish and Wildlife Conservation Commission; 27-9a: Tom McHugh/Science Source; 27-9b: Winfried Wisniewski/Getty Images; 27-11: Francois Hellio/Nicolas Van Ingen/Science Source; 27-12a: Douglas Allen/Getty Images; 27-12b: age fotostock/Alamy; 27-14a: Jurgen Freund/Nature Picture Library; 27-14b: Schimmelpfennig/Premium/AGE Fotostock America Inc.; 27-14c: Virunja/Shutterstock; 27-15: NASA; E27-2: Images of Africa Photobank/Alamy

Capítulo 28 apertura: George H.H. Huey/AGE Fotostock; 28-3a: Michael Steciuk/The Photolibrary Wales/Alamy; 28-3b: Alamy; E28-1-a: Dan Callister/Alamy; E28-1-b: Photoshot; E28-1-c: Auscape/Alamy/AGE Fotostock; 28-4a: Arco Images GmbH/Alamy; 28-4b: Shattil/Rozinski/Nature Picture Library; 28-4c: Oxford Scientific/Getty Images; 28-5: Science Source; 28-6: Cathy Keifer/Shutterstock; 28-7a: Terry Audesirk; 28-7b: Daniel L. Geiger/Snap/

Alamy; 28-8a: Clarence Holmes Wildlife/Alamy; 28-8b: Dr. Paul Zahl/Science Source; 28-8c-d: Science Source; 28-9a: Eric Dragesco/Nature Picture Library; 28-9b: Science Source; 28-10: Corbis/Age Fotostock/SuperStock; 28-11a: Millard Sharp/Science Source; 28-11b: Mark Cassino Photography/SuperStock; 28-12a izquierda: Goran Cakmazovic/Shutterstock; 28-12a derecha: Johan Van Beilen/Dreamstime; 28-12b izquierda: Barry Mansell/Nature Picture Library; 28-12b derecha: Suzanne L/Joseph T. Collins/Science Source; 28-13a: Jany Sauvanet/Science Source; 28-13b: WILDLIFE GmbH/Alamy; 28-13c: Science Source; E28-2: Centers for Disease Control and Prevention (CDC); 28-14a: Terry Audesirk; 28-14b: Carol Buchanan/Dreamstime; 28-15a: Tish1/Shutterstock; 28-15b: Jörn Friederich/imageBROKER/Alamy; 28-15c: Tom Mangelsen/Nature Picture Library; 28-16a izquierda: Greg Vaughn/Alamy; 28-16a derecha: Steffen Foerster/Shutterstock; 28-16b izquierda: Phil Farnes/Science Source; 28-16b derecha: Jim Zipp/Science Source; 28-19: Michael P. Gadowski/Science Source

Capítulo 29 apertura: Oksana Perkins/Shutterstock; 29-10: NASA; 29-11: Monica Schroeder/Science Source; 29-12: Peter M. Miller/Science Source; 29-15a-b: USGS Information Services; E29-3: NASA; E29-4: NASA; E29-5: Newscom; 29-16: NOAA; 29-17: Accent Alaska/Alamy

Capítulo 30 apertura: Florian Kopp/Imagebroker/AGE Fotostock; E30-1a-b: NASA; 30-8 arriba izquierda: Ricardo Arnaldo/Alamy; 30-8 arriba centro: Schafer/Hil/Getty Images; 30-8 arriba derecha: Willie Davis/Shutterstock; 30-8 abajo David Noton/Alamy; 30-9 arriba izquierda: EcoPrint/Shutterstock; 30-9 arriba centro: Federico Rizzatto/Fotolia; 30-9 arriba derecha: Dirk Freder/istockphoto/Getty Images; 30-9 abajo: iStockphoto/Getty Images; 30-10a: Vladimir Wrangel/Shutterstock; 30-10b: Louise A Heusinkveld/Alamy; 30-11a: Terry Audesirk; 30-11b: Tom Mchugh/Science Source; 30-12: George H.H. Huey/Alamy; 30-13a: Tom Mchugh/Science Source; 30-13b: Craig K. Lorenz/Science Source; 30-14: Siegfried Modola/Reuters; 30-15: PhotoShot; 30-16 abajo izquierda: Olivier Le Queinec/Dreamstime; 30-16 abajo centro: Eric Gevaert/Shutterstock; 30-16 abajo derecha: Alan Scheer/Shutterstock; 30-16 arriba: Bill Brooks/Alamy; 30-17: Terry Audesirk; 30-18 arriba izquierda: Paultessier/istockphoto/Getty Images; 30-18 centro izquierda: Fbosse/istockphoto/Getty Images; 30-18 abajo izquierda: Blakisu/istockphoto/Getty Images; 30-18 derecha: Aleksander Bolbot/Shutterstock; 30-19 arriba izquierda: Istock-photo/Getty Images; 30-19 centro izquierda: Mark Wallace/Alamy; 30-19 abajo izquierda: Stockcam/Getty Images; 30-19 derecha: Alamy; 30-20 arriba izquierda: Tom/Pat Leeson/Science Source; 30-20 arriba derecha: Science Source; 30-20 abajo: Top-Pics Tbk/Alamy; 30-21: Bill Brooks/Alamy; 30-22 arriba izquierda: Larry Trupp/Alamy; 30-22 arriba centro: Dmitry Deshevyykh/istockphoto/Getty Images; 30-22 arriba derecha: Science Source; 30-22 abajo: Lisa Dearing/Alamy; 30-24: Michael P. Gadowski/Science Source; recuadro ¿Te has preguntado...?: Nastenok/Shutterstock; 30-27a: Vince Bucci/istockphoto/Getty Images; 30-27b: Universal Images Group/SuperStock; 30-27c: NHPA/SuperStock; 30-27d: Vlad61/Shutterstock; 30-28 arriba: Wildlife GmbH/Alamy; 30-28 abajo izquierda: WILDLIFE GmbH/Alamy; 30-28 abajo centro: National Geographic Stock; 30-28 abajo derecha: Jan Hinsch/Science Source; 30-29 arriba izquierda: Greg Rouse; 30-29 arriba centro: Image Quest Marine; 30-29 arriba derecha: Peter Batson/Image Quest Marine; 30-29 abajo: Craig R. Smith; 30-30 izquierda: Newscom; 30-30 derecha: American Association for the Advancement of Science (AAAS)

Capítulo 31 apertura: Charles Nolder/Alamy; 31-1: Danish Ismail/Reuters; 31-2a: Strmko/istockphoto/Getty Images; 31-2b: Robert Harding World Imagery; E31-1: AGE Fotostock; UN-1: Mark Gurney/Smithsonian/Sipa Usa/Newscom; 31-4: NASA; 31-5: Bruno Locatelli; 31-6a: Mark Smith/Science Source; 31-6b: Franz Pagot/Alamy; 31-7a: Ed Reschke/Getty Images; 31-7b: Tom Nevesely/Age fotostock; 31-7c: Reinhard Dirscherl/Alamy; 31-8: Instituto de Pesquisas Ecológicas; 31-8 inserto: Luiz Claudio Marigo/Nature Picture Library; E31-2a: Age fotostock/SuperStock; E31-2b: Doug Perrine/Nature Picture Library; 31-9a-b: Dr. George Naderman; 31-10a: Keith Dannemiller/Alamy; 31-10b: Steve Bly/Alamy; 31-12: Michael S. Nolan/Agefoto Stock/AGE Fotostock

Capítulo 32 apertura: Paul Harding/ZUMAPress/Newscom; 32-1a: Tom Mchugh/Science Source; 32-1b: kwan tse/Shutterstock; 32-1c: Ivan Cholakov/Shutterstock; E32-1: Russell Millner/Alamy; 32-4a: Ray Simons/Science Source; 32-4b: Science Source; 32-4c: Ed Reschke/Getty Images; 32-4d: Jose Luis Calvo/Shutterstock; 32-5a: Pearson Education, Inc.; 32-5b: Steve Gschmeissner/Science Source; 32-5c: Ed Reschke/Getty Images; 32-6a-b: Ed Reschke/Getty Images; 32-6c: Dr. Yorgos Nikas/Science Source; 32-7a: Innospace Imaging/Science Source; 32-7b: Ed Reschke/Getty Images; 32-7c: G. W. Willis/Getty Images; 32-8a: Dr. Torsten Wittmann/Science Source; 32-8b: Riccardo Cassiani-Ingoni/Science Source

Capítulo 33 apertura: Kevin Curtis/Science Source; 33-8a: Susumu Nishinaga/Science Source; 33-8b: Michael Ross/Science Source; 33-8c: Kenneth Kaush-

ansky; 33-11: SPL/Science Source; 33-13: CNRI/Science Source; 33-16: Science Source; 33-20: Eric V. Grave/Science Source; 33-21: World Health Organization (US); 33-22: Texas Heart Institute

Capítulo 34 apertura: Gene Lower/AP Images; 34-1a: Science Source; 34-1b: Terry Audesirk; 34-1c: Leslie Newman/Andrew Flowers/Science Source; 34-3: Mary Jonilonis/AGE Fotostock; 34-4: Valerie Giles/Science Source; 34-5a: Sinclair Stammers/Science Source; 34-5b: Design Pics/SuperStock; 34-5c: Paul Starosta/Latitude/Corbis; 34-5d: Lynn M. Stone/Nature Picture Library; 34-12: The Washington Times/ZUMAPRESS/Newscom; E34-2a: Matt Meadows/Getty Images; E34-2b: Biophoto Associates/Science Source; Have You Ever Wondered? box: TsuneoMP/Shutterstock

Capítulo 35 apertura: Paul Hackett/Reuters; 35-2: T. Walker/Photri Images/Alamy; 35-3: Dai Kurokawa/EPA/Newscom; 35-4: Dr. M.A. Ansary/Science Source; 35-5: Science Source; 35-8a: Dennis Sabo/Shutterstock; 35-9a: Tierbild Okapia/Science Source; 35-19 izquierda: Gastrolab/Science Source; 35-19 centro: Science Photo Library/AGE Fotostock; 35-19 derecha: Steve Gschmeissner/Science Source; 35-21: Lydie/SIPA/Newscom; E35-1: Dr. E. Walker/Science Source

Capítulo 36 apertura: Susan Watts/NY Daily News Archive/Getty Images; 36-7: Pichugin Dmitry/Shutterstock; 36-9: Life in View/Science Source; 36-10: Susan Watts/NY Daily News Archive/Getty Images; E36-1a: Medicimage Ltd/AGE Fotostock; E36-1b: Cascade News

Capítulo 37 apertura: Ron Wolfson/WireImage/Getty Images; 37-1: Dr. Gary Gaugler/Science Source; 37-2: Juergen Berger/Science Source; 37-3a-b: Science Source; 37-10: Science Source; 37-14: Science Source; E37-2a: National Institute of Allergy and Infectious Diseases (NIAID); E37-2b: James Cavallini/Science Source

Capítulo 38 apertura: Ethan Miller/Getty Images; 38-7: Alison Wright/Science Source; 38-10: Hilleborg/Fotolia; 38-11: Jackson Laboratory; E38-1 arriba: Pierre Andrieu/Getty Images; E38-1 abajo: Peter J. Thompson/Newscom; E38-2: Alan Vajda

Capítulo 39 apertura: Paramount Pictures/Album/Newscom; 39-CA-inserto: Terry Audesirk; 39-1: Dieter Brandner y Ginger Withers; 39-3: Steve Gschmeissner/Science Source; 39-4: Thomas Deerinck/NCMIR/Science Source; E39-3-1: Science Source; E39-6: Alan Cowen

Capítulo 40 apertura: Advanced Bionics Corporation; 40-4b: David Furness/Keele University/Science Source; 40-6a: Steve Gschmeissner/Science Source; 40-7b: Science Source; 40-9: Terry Audesirk; 40-10a: Gillmar/Shutterstock; 40-10b: Sekernas/Dreamstime; 40-11: Steve Gschmeissner/Science Source; 40-12a: Science Source; E40-1: Masa Ushioda/Stephen Frink Collection/Alamy; Estudio de caso Continuación: Advanced Bionics Corporation

Capítulo 41 apertura izquierda: Jiro Mochizuki/Newscom; derecha: Ettore Ferrari/Ansa/Corbis; 41-5: Science Source; 41-8: Tony Florio/Science Source; 41-10: Science Source; 41-11a: Wayne Schaefer; 41-11b: Ed Reschke/Getty Images; 41-11c: Michael Abbey/Science Source; 41-13: Stuart J. Warden, Sara M. Mantila Roosaa, Mariana E. Kershc, Andrea L. Hurda, Glenn S. Fleisig, Marcus G. Pandyc, y Robyn K. Fuchs, PNAS; E41-1a: Steve Gschmeissner/Science Source; E41-1b: Pietro M. Motta/Science Source; E41-1c: Nordic Photos/SuperStock; 41-T1 izquierda: Eric V. Grave/Science Source; 41-T1 center: Ed Reschke/Getty Images; 41-T1 derecha: Pearson Education, Inc.

Capítulo 42 apertura: MediaDrumWorld/ZUMA Press/Newscom; 42-1: Stuart Westmorland/AGE Fotostock; 42-2: John Cancalosi/Photolibrary/Getty Images; 42-3: Dpa picture alliance/Alamy; 42-4: Robin Chittenden/Frank Lane Picture Agency; 42-5: Jurgen Freund/Nature Picture Library; 42-6: Dominio público; 42-7: Nature's Images/Science Source; 42-8: iStockphoto/Getty Images; 42-10b: Susumu Nishinaga/Science Source; 42-16 arriba derecha: Biophoto Associates/Science Source; 42-16 abajo izquierda: Science Source; 42-18a: Scanpix Sweden AB; 42-18b: David M. Phillips/Science Source; E42-2a: Public Domain; E42-2b: Pascal Goetgheluck/Science Source; E42-3: CC Studio/Science Source; E42-4a: Dr. Linda M. Stannard/University of Cape Town/Science Source; E42-4b: Eye of Science/Science Source

Capítulo 43 apertura: Jane Burton/Nature Picture Library; 43-1a: Dr. Paul A. Zahl/Science Source; 43-1b: BSIP/UIG/Getty Images; 43-1c: Outdoorsman/Dreamstime; 43-2a: Survivalphotos/Alamy; 43-2b: Tomas Kvidera/Shutterstock; 43-7b: Yorgos Nikas/Science Source; 43-10: Dopamine/Science Source; 43-11: Science Source; 43-15: B.G. Thomson/Science Source; 43-16: Ron Austing/Frank Lane Picture Agency; E43-2: K. Clarren, M.D., Sterling

Capítulo 44 apertura: Tom Tom/Shutterstock; UN-1: Terry Donnelly/Alamy; 44-4a arriba: Terry Audesirk; 44-4a abajo: G. Guenther/AGE Fotostock; 44-b arriba: Terry Audesirk; 44-4b abajo: Biophoto Associates/Science Source;

44-4c arriba: Terry Audesirk; 44-4c abajo: Garry DeLong/Science Source; 44-5: Deposit Photos/Glow Images; 44-9a: Emmanuel Lattes/Alamy; 44-9b-d: Terry Audesirk; 44-10 arriba: Graham Kent/Pearson Education Inc.; 44-10 abajo: Ed Reschke/Getty Images; 44-11a: Alamy; 44-11b: Science Source; 44-12a: Neale Clark/Alamy; 44-12b: Michael Newton/Alamy; 44-13a: Bernard Gagnon; 44-13b: Kenneth W Fink/Science Source; 44-13c: Feivier/Jardin Botanique; 44-13d: Kent Zilla; 44-14a: Lynwood M Chace/Science Source; 44-14b: Stefan Diller/Science Source; 44-15 arriba: Getty Images; 44-15 abajo: M I Walker/Science Source; 44-16: Terry Audesirk; 44-17: Terry Audesirk; 44-18: Omikron/Science Source; 44-20: Noah Elhardt; 44-21: Science Source; 44-22 izquierda: Science Source; 44-22 derecha: Power and Syred/Science Source; E44-1: Diane Cook, Len Jenshel/National Geographic Creative; 44-24: Science Source; 44-26a-b: Martin H. Zimmermann, Harvard Forest

Capítulo 45 apertura: Karen Bleier/AFP/Getty Images; 45-2 izquierda: Tom Joslyn/AGE Fotostock; 45-2 derecha: Andrew Syred/Science Source; 45-4b: Terry Audesirk; 45-5: Terry Audesirk; 45-7: Ami Images/Science Source; 45-8: Terry Audesirk; 45-11 izquierda: David Rhodes; 45-11 derecha: Terry Audesirk; 45-14: Terry Audesirk; 45-15b izquierda, derecha: Ted Kinsman/

Science Source; 45-16: Nuridsany et Perennou/Science Source; 45-17: Science Source; 45-18: Veronica Carter/Alamy; 45-19: Philippe Clement/Nature Picture Library; 45-19 inserto: M P L Fogden/Photoshot; 45-20: Science Source; 45-21: Doris Dumrauf/Alamy; 45-22: Stan Shebs; 45-23a: Terry Audesirk; 45-23b: Stephen Maka/AGE Fotostock; 45-24: Terry Audesirk; 45-25b: Marc Gibernau; E45-1 izquierda: WILDLIFE/GmbH/Alamy; E45-1 inserto izquierda: David Scharf/Science Source; E45-1 derecha: Yevgeni Kacnelson/Alamy; E45-2a: John Warburton Lee/SuperStock; E45-2b: Joel Zatz/Alamy; E45-3: Science Source; 45-25a: Les Gibbon/Alamy; 45-25b: J & C Sohns/AGE Fotostock

Capítulo 46 apertura: Cathy Keifer/Shutterstock; 46-1: Eiichi Tanimoto; 46-2: Anton Foltin/Shutterstock; 46-3c: Martin Shields/Alamy; 46-3d: Terry Audesirk; 46-5: Terry Audesirk; 46-6: Terry Audesirk; 46-8: Terry Audesirk; 46-10: Regents of the University of California; 46-11: John Cancalosi/AGE Fotostock/Getty Images; 46-12: Science Source; 46-14a-b: Ed Reschke/Photolibary/Getty Images; 46-15: Der Fotografen/PhotoShot; 46-16: Science Source; 46-16 inserto: PhotoShot; 46-17: Terry Audesirk; E46-5: David McNew/Getty Images

Créditos de textos

p. 4: Theodosius Dobzhansky (1900-1975); p. 14: CBS Inc.; p. 15: Villarreal, Luis; p. 17: Max Delbruck, de *Transactions of The Connecticut Academy of Arts and Sciences*, vol. 18, dic. 1949; p. 26: Loren Eiseley, *The Immense Journey*, p. 15 (Vintage Books, 1959); p. 54: Robert Hooke (1635-1703); p. 261: en *the Origin of Species*, de Charles Darwin, publicado en 24 de noviembre de 1859; p. 270: *On the Origin of Species*, by Charles Darwin, publicado en 24 de noviembre de 1859; p. 300: de "Ernst Mayr and the modern concept of species". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 102 (Suppl 1): 6600-7; p. 306: Census of Marine Life. <http://www.coml.org/about>; p. 316: Entrevista con el exobiólogo pionero, Dr. Stanley L. Miller, University of California San Diego. Sean Henahan, Access Excellence <http://www.accessexcellence.org/WN/NM/miller.php>; p. 329: *This Dynamic Earth: The Story of Plate Tectonics* de Kious, W. Jacquelyne y Tilling, Robert I., U.S. Geological Survey General Information Product; p. 337: *The Flamingo's Smile: Reflections in Natural History*, de Stephen Jay Gould; p. 448: James Leonard Brierley Smith, *Old Fourlegs: The Story of the Coelacanth*, Longmans, Green and Company, 1956; p. 493: *On the Origin of Species*, de Charles Darwin, publicado el 24 de noviembre de 1859; p. 493: Datos tomados de Krebs, C. J., Kenney, A. J., Gilbert, S., Danell, K., Angerbjörn, A., Erlinge, S., Bromley, R.G., Shank, C. y Carriere, S. 2002 Synchrony in lemming and vole populations in the Canadian Arctic. *Can. J. Zool.* 80, 1323-1333; Figura 27-4: Datos tomados de the U.S. Fish and Wildlife Service and the Center for Biological Diversity; Figura 27-8: Datos tomados de Connell, J.H. 1961. Effects of competition, predation by *Thais lapillus* and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. *Ecological Monographs* 31:61-104. ©Copyright by the Ecological Society of America; Figura 27-10: Datos tomados de Utida, S. 1957. Cyclic fluctuations of population density intrinsic to the host-parasite system. *Ecology* 38:442-49. Copyright by the Ecological Society of America; Figura 27-13: Datos en parte (a) tomados de Arias, E. 2014. National Vital Statistics Reports 63 (7); Figura 27-16: Datos tomados de Centers for Disease Control and Prevention. 2008 National Vital Statistics Reports; Figura 27-17: Datos tomados de the United States Census Bureau, International Data Base; Figura 27-18: Datos tomados de the United States Census Bureau, International Data Base; Figura 27-19: Datos tomados de the United States Census Bureau, Population Division; Figura 28-1: Datos tomados de *The Struggle for Existence*, G. F. Gause, 1934, Dover Phoenix Editions Dover Books on Biology, Edition 1, G.F. Gause @2003 p. 102; Figura 28-2: Datos tomados de MacArthur, R.H. 1958. Population ecology of some warblers of Northeastern coniferous forest. *Ecology* 39:599-

619; Figura 29-14: Dr. Pieter Tans, NOAA/ESRL (www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/) y Dr. Ralph Keeling, Scripps Institution of Oceanography (scrippsco2.ucsd.edu/); p. 558: The Washington Post Company; Figura 30-4: Korner, Christian, Spehn, Eva M., Global Mountain Biodiversity Assessment. 2002 DIVERSITAS (UNESCO y UNEP); Figura 31-3: Datos tomados de The World Wildlife Fund, the Zoological Society of London, and the Global Footprint Network, 2010. *The Living Planet Report*; p. 594: *Caring for the Earth: A Strategy for Sustainable Living*. 1991. Gland, Suiza: Publicado en asociación de IUCN, UNEP y WWF; p. 599: *Who Will Care for the Earth?*, Annual Report 1993: IUCN, International Union for Conservation of Nature & Natural Resources, 1994; p. 686: Kevin Sack, 60 Lives, 30 Kidneys, All Linked, febrero 18, 2012, *New York Times*; p. 692: *The Rime of the Ancient Mariner*, Samuel Taylor Coleridge; p. 733: *Romeo and Juliet* by William Shakespeare; p. 835: Song of the Flower XXIII by Khalil Gibran, 1914; p. 874: U.S. Supreme Court, NIX v. HEDDEN, 149 U.S. 304 (1893) 149 U.S. 304 NIX et al. v. HEDDEN, Collector. No. 137. Mayo 10, 1893; p. 874: Arkansas Code, Title 1, Chapter 4, Section 1-4-115. Title 1. General Provisions. Chapter 4. State Symbols, Motto, Etc. Acts 1987, No. 255, § 1; p. 877: Ecology and Adaptation editado por Lisa Gould, M.L. Sauter: refs for lemurs as primary pollinators and seed dispersers in Madagascar; p. 877: African Trees May Be Tied to Lemurs' Fate, by John Roach for National Geographic News, julio 26, 2004: lemurs as primary seed dispersers on Madagascar; p. 877: Garbutt, Nick (2007). *Mammals of Madagascar, A Complete Guide*. A&C Black Publishers: Black-and-white ruffed lemurs as major pollinator of travelers palm on Madagascar; p. 877: U.S. Forest Service: <http://www.fs.fed.us/wildflowers/pollinators/animals/unusual.shtml>. Black-and-white ruffed lemurs as major pollinator of travelers palm on Madagascar; p. 877: *Biotropica* 34(2): 261-272 (2002) Primary Seed Dispersal by Red Howler Monkeys and the Effect of Defecation Patterns on the Fate of Dispersed Seeds, by Ellen Andresen: over 100 tree species in Amazon rainforest have seeds dispersed by howler monkeys; p. 877: International Union for the Conservation of Nature (IUCN) Red List: endangered lemur species; Aldo Leopold, A Sand County Almanac, Oxford University Press, Nueva York 1968. P. 888: Darwin, C. R. (1880). *The Power of Movement in Plants*. Londres: Murray; p. 888: Growth hormones in plants. Authorized English translation of Die wuchsstofftheorie und ihre bedeutung für die analyse des wachstums und der wachstumsbewegungen der pflanzen. Traducción y revisión de George S. Avery, jr., y Paul R. Burkholder con la colaboración de Harriet B. Creighton y Beatrice A. Schee, McGraw-Hill, 1936; p. 896: Ilya Raskin, Professor, Rutgers University

Las entradas seguidas con *r* se refieren a material en recuadros; las entradas seguidas con *f* se refieren a material en figuras o ilustraciones, y las entradas seguidas con *t* se refieren a material en tablas.

A

A Sand County Almanac (Leopold), 875r

Abdomen de artrópodos, 437f, 438

Abejas. *Véase también* Abejas melíferas insectos, 438-439

mimetismo batesiano, 520, 521f

polinizadores, 874, 874f

Abejas melíferas. *Véase también* Abejas alimento, comunicación acerca de, 481-482, 482f

polinizadores, como, 875r

sociedad estructurada, 484

Abordaje cladístico a los árboles filogenéticos, 344r

Absorción de nutrientes, 662, 670-671, 671f, 672r, 672f

Abstinencia de actividad sexual, 807, 807t

Acacia de tres espinas, 846, 847f

Ácaros, 439

Acción capilar, 26f, 27

Acción de proteína receptora directa, 79, 79f

Acción de proteína receptora indirecta, 79, 79f

Aceites

artificial, 38r, 38f

fuerza de energía, 657-658, 658f

lípidos, 35t, 46, 46f, 48r, 48f

Acelomados, 423f, 424

Acentor común, 475

Acetaminofén, 698, 717

Acetil CoA

almacenamiento de energía como grasa, 133r, 133f

respiración celular, 127-128, 128f, 130r, 130f

Acetilcolina

contracciones de músculo esquelético, 779, 779f

división parasimpática, 745

enzimas, 104

nicotina, 750r

ubicación en sistema nervioso y funciones, 735t

veneno de serpiente, 80

Acicalamiento, como lazo social, 482, 482f

Ácido abscísico

latencia, 894

latencia de semilla, 885, 887, 887f, 889r, 889f

movimiento de agua en plantas, 857

sitio de síntesis y principales efectos, 884t, 885

Ácido clorhídrico (HCl), 667t, 668

Ácido desoxirribonucleico (ADN). *Véase también* entradas ADN; Estructura doble hélice del ADN

ácido nucleico, 35t, 45, 45f

antiguo, Estudio de caso, 314, 327, 328, 335, 337

ARN, comparación con, 216, 216t

células procariotas, 58

definición, 141, 141f

evidencia legal, 236, 240, 243, 258

evolución, 4, 4f

función, 56

mitocondrial, 70

mutaciones, 5

organización en cromosomas eucariotes, 145-146, 145f

recombinación en la naturaleza, 237-238, 238f

replicación, en división celular meiótica, 159

reproducción de organismos, 4

tecnología de ADN recombinante, 251, 253

transcripción y traducción, 217-218, 217t, 218f

transferencia entre especies, 238-239, 238f

Ácido desoxirribonucleico y herencia, 198-214

ADN, descubrimiento de, 199-200, 199f, 200f, 202r, 202f, 203f

estructura del ADN, 200-201, 201f, 204-205, 204f, 208r, 208f, 209f

Estudio de caso, músculos, mutaciones y miostatina, 198, 205, 207, 212-213, 212f

información genética, codificación de, 204f, 205, 206r

mutaciones, 207, 211, 211f, 212f

repaso del capítulo, 213-214

replicación de ADN, 206-207, 206f, 207f, 208-209r, 208f, 209f, 210f

Ácido fólico (folato), 171-172, 660, 660t

Ácido fosfoglicérico (PGA), 116, 116f

Ácido gamma-aminobutírico (GABA), 735t, 750r

Ácido láctico, 133

Ácido pantoténico (vitamina B₅), 660t

Ácido ribonucleico (ARN). *Véase también* ARN mensajero (ARNm); ARN ribosómico (ARNr); ARN de transferencia (ARNt)

ácido nucleico, 35t, 45

ADN, comparación con, 216, 216t

ARN Xist, 232

función, 56

moléculas autoreproductoras, 317, 317f

síntesis de proteínas, 216-218, 217f, 217t, 218f

transcripción y traducción, 217-218, 217t, 218f

Ácidos, 29-30, 29f

definición, 29-30, 29f

salicílico, 895, 895r

úrico, 678, 678t

Ácidos grasos

definición, 35t, 46

esencial, 658

fosfolípidos, 47, 47f

respiración celular, 132, 132f

saturados e insaturados, 46, 46f, 78r, 78f

Ácidos nucleicos

ADN y ARN, 45, 45f

estructuras y funciones, 35t

Aclimatación a grandes altitudes, 640, 653, 653f

Acrosoma, 798, 798f

ACTH (hormona adrenocorticotrópica), 720f, 721f, 722

Actina, 40, 40t, 776, 776f

Actinistia. *Véase* Celacantos (Actinistia)

Actinomma, 371t

Actinopterygii (peces de aletas rayadas), 449, 452t, 454-455, 455f

Activación alostérica, 103

Actividades de "pelea o huida", 745

Actividades de "reposo y digestión", 745

Actividades humanas

biodiversidad, amenazas a, 589-592, 489f, 590f, 591f, 592f, 594-595r, 594f, 595f

biodiversidad, conservación, 598-600, 599f

biomas marinos de agua superficial, 577

bosques caducifolios templados, 568

bosques caducifolios tropicales, 563

bosques de coníferas septentrionales, 570, 570f

bosques lluviosos templados, 569

bosques lluviosos tropicales, 563

cambio climático, 546, 550r, 550f

capacidad de carga de la Tierra, 508r, 508f

chaparral, 566-567

ciclo del nitrógeno, 543

corrientes y ríos, 573-574

desiertos, 566, 566f

destrucción de hábitat, 311r, 311f

humedales, 574

lagos de agua dulce, 573

océano abierto, 578

pastizales, 567, 568f

promoción de evolución, 277r, 277f

sabanas, 564-565

tundra, 571

Acuaporinas

descubrimiento de, 83r, 83f

difusión facilitada, 81f, 82

función renal, 685

Acuíferos, 539f, 541, 549r, 549f

Adaptaciones

contrarrestar, para depredadores y presas, 517-518, 518f

evolución, 5-6, 6f

reproducción y selección natural, 293-294

Adenina (A)

base nucleotídica, 44, 45f, 200-201, 201f, 204-205, 204f

división celular, 141, 141f

síntesis de proteínas, 216t, 210, 220

Adenosín deaminasa SCID, 254

Adenosín difosfato (ADP)

moléculas portadoras de energía, 98, 98f, 99f

reacciones luminosas y ciclo de Calvin, 111f

regulación alostérica, 103-104

Adenosín monofosfato cíclico (cAMP), 45, 719, 719f

Adenosín trifosfato (ATP)

contracciones musculares, 98, 777-778, 777f

definición, 44

fotosistema III, 113f, 114, 114f

función de, 35t, 44, 45f

glucólisis, 125, 125f, 126f

mitocondrias, 70

moléculas portadoras de energía, 98-99, 98f, 99f

reacciones luminosas y ciclo de Calvin, 111, 111f, 116, 116f

regulación alostérica, 103-104, 104f

respiración celular, 129, 130r, 130f, 131, 131f, 131t, 132, 132f

transporte activo, 85, 86f

ADH. *Véase* Hormona antidiurética (ADH)

Adhesión entre moléculas de agua, 26f, 27

Adición, 750r, 750f

ADN diana, 239, 239f, 240

ADN helicasa, 206, 208r, 209r, 210f

ADN ligasa, 209r, 210f

ADN mitocondrial (ADNmt), 123, 132, 135-136, 136f

ADN polimerasas

PCR, 239, 239f, 240

replicación de ADN, 206, 208-209r, 210f

ADN. *Véase* Ácido desoxirribonucleico (ADN)

ADP. *Véase* Adenosín difosfato (ADP)

Adrenalina. *Véase* Epinefrina (adrenalina)

Adultos mayores, y golpe de calor, 617

Aerobio, definición, 132

Aeromonas hydrophila, 693, 694, 698, 704, 712

Áfidos (pulgones)

comunicación, 481

reproducción, 794, 794f

transporte de azúcar, 439, 439f, 857, 857f

Aflatoxinas, 416

Agarre de potencia, 330

Agarre de precisión, 330

Agencia de Protección Ambiental (EPA) de Estados Unidos

huella de carbono, 545r

perturbadores endocrinos, 729r

resistencia a herbicidas de OGM, 256

sustancias tóxicas, 540r

Agre, Peter, 83r, 83f

Agresión

ambiente, 468

competencia por recursos, 473, 473f

comportamientos de apareamiento, 474

comunicación, 479-480, 479f

Agricultura

biotecnología, 246-248, 247r, 247f, 247t

capacidad de carga de la Tierra, 504, 508r, 508f

desarrollo sostenible, 596-597, 596t, 597f

evolución humana, 337

hongos, 415, 415f

Agricultura de no arado, 596, 597f

Agricultura orgánica, 596-597

Agua

ácidos y bases, 28-30, 29f

acuaporinas, 81f, 82, 83r, 83f

beber demasiada, 607r

cohesión de moléculas de agua, 26-27, 26f, 28r

cuerpo humano, porcentaje de, 661

- difusión simple, 82
 disponibilidad, y hojas especializa-
 das, 842, 842f
 distribución de vida sobre tierra,
 555, 556f
 fotosistema II, 113f, 114, 114f
 hielo, propiedades de, 28, 28f, 29f
 líquida, en Tierra temprana, 319
 movimiento a través de plantas,
 850-852, 851f, 852f
 movimiento de vapor de agua hacia
 y desde hojas, 841, 841f
 neblina, condensación para
 proporcionar agua líquida,
 855r, 855f
 osmorregulación renal, 683
 otras moléculas, interacción con,
 27, 27f
 pérdida invernal, por hojas, 853
 planas hidroeléctricas, 115
 plantas que retienen, 399
 purificación de, 584
 temperatura, efecto moderador
 sobre, 28, 28r
 transporte desde raíces hasta hojas,
 853-857, 854f, 855r, 855f,
 856f
 Águilas calvas, 495, 495f, 512, 517,
 522, 530
 apariencia, y diferenciación de
 especies, 301, 301f
 aprendizaje intuitivo, 472, 472f
 ave del paraíso Raggiana, 303, 304f
 beneficio para lobos, 600
 cenizales, 268r, 268f
 colibríes, 133r, 133f, 460f
 comportamiento, 467-468, 467f
 comportamientos de apareamiento,
 475, 480, 480f
 corazones de cuatro cámaras, 622,
 622f
 despliegues agresivos, 480
 distribución uniforme, 502f, 503
 encéfalos lateralizados, 754
 especies invasoras, 516r
 evolución de, 320t, 327
 impronta, 469-470f
 inseparables (*Agapornis*), 304
 nombres científicos, 341, 341f
 particionamiento de recursos, 514,
 514f
 petirrojos, 501f, 502, 538, 538f
 recursos, 473-474, 473f
 reptiles, 460, 460f
 sin vuelo, 262, 272, 275
 sistemas digestivos, 665, 665f
 sistemas respiratorios, 645, 645f,
 647
 transferencia de energía, 538, 538f
 Águilas doradas, 517, 522, 530
 Agujero capa de ozono antártica, 558r,
 558f
 Agujero en la capa de ozono, 558r,
 558f
 Aguzanieves, 474
 Aislamiento comportamental, 302t,
 303, 304f
 Aislamiento ecológico, 302t, 303,
 303f, 308, 308f
 Aislamiento genético, y especiación,
 312
 Aislamiento geográfico, 302-303, 302f,
 302t
 Aislamiento reproductivo
 definición, 300
 mecanismos anteriores al apareamiento,
 302-304, 302f, 302t,
 303f, 304f
 mecanismos posteriores al apareamiento,
 302t, 304, 305t
 Aislamiento temporal, 302t, 303, 303f
 Ajenjo dulce, 398r, 398f
- Álamos
 parque Yellowstone, 583, 587
 reproducción sexual o asexual,
 142, 143f
 Alantoides, 817t, 818
 Albinismo, 190, 190f
 Albúmina, 40, 40t, 626t, 627
 Albuquerque, José, 594r
 Albur, 845, 845f
 Alcatrazes, 502f, 503
 Alce, 583
 Alda, Alan, 14
 Aldosterona, 688, 720f, 721t, 728
 Alelos
 defectuosos, portadores de, 194r
 definición, 157
 genes y ambiente, 282-283, 282f
 genes y herencia, 175, 175f
 iguales y diferentes, 175-176, 175f
 ligados, y cruza de genes, 186-187,
 187f
 resistencia a antibióticos, 296
 Alelos dominantes
 dominante incompleto, y trastor-
 nos genéticos, 191
 herencia de rasgo individual, 177-
 179, 177f, 178f
 herencia de rasgos múltiples, 180-
 181, 181f
 trastornos genéticos, 191-192
 Alelos recesivos
 herencia de rasgo individual, 177-
 179, 177f, 178f
 herencia de rasgos múltiples, 180-
 181, 181f
 trastornos genéticos, 190-191, 190f,
 191f, 192, 192f
 Alentar cigüeñas, 470f
 Alérgenos, 709
 Alergias
 "hipótesis de higiene", 523r
 mal funcionamiento del sistema
 inmunitario, 709, 709f
 plantas modificadas genéticamen-
 te, 256
 polen, 867r, 867f
 Alfa-fetoproteína, 253r
 Algas. Véase también Algas verdes
 (clorofitas)
 biocombustibles, 119r, 380f, 381
 definición, 370
 florecimiento de algas nocivas,
 494r, 494f, 544, 544f
 multicelulares, 323
 pardas, 374, 374f, 381t
 rojas, 371t, 380, 380r, 380f
 vida vegetal sobre tierra, 325
 Algas pardas, 371t, 374, 374f
 Algas rojas, 371t, 380, 380r, 380f
 Algas verdes (clorofitas)
Caulerpa taxifolia, 368, 376, 381
 evolución de plantas, 385, 385f
 líquenes, 412, 412f
 protistas, 371t, 380-381, 380f
 Alimento. Véase también Nutrientos
 y nutrición
 artificial, 37, 38r, 38f
 carne bioartificial, 65r, 65f
 comunicación acerca de, 481-482,
 481f, 482f
 cultivos de alimentos para biocom-
 bustibles, 119r, 119f
 elecciones nutricionales, 661, 661f
 etiquetado de, 661, 661f
Homo sapiens, 335-336
 hongos, 417-418, 417r, 417f, 418f
 modificados genéticamente, 246-
 247, 247r, 247t, 255r, 255f,
 256
 peces de aletas rayadas, 455
 plantas que proporcionan, 399
- plantas usadas para, 397r
 servicios de los ecosistemas, 584
 toxinas fúngicas, 416-417, 416f
 Alivio del dolor, 434, 895r
Allomyces, 407f, 407t
 Almejas, 427t, 435, 501
 Almidón
 polisacárido, 35t, 37-38, 37f
 respiración celular, 132
 Almohadilla dental, 665
 Alocasia caballo muerto, 863, 880,
 880f
 Alternación de generaciones
 células diploides y haploides, 168-
 169, 168f
 plantas, 384, 384f
 vida sexual de las plantas, 864-866,
 864f, 865f
 Altman, Sidney, 317
 Altruismo, 485
 Alumbramiento, 608, 825-826, 825f,
 826r
 Álvarez, Luis, 108, 329
 Álvarez, Walter, 108, 329
 Alveolados, 371t, 374-377, 374f, 375f,
 376f, 377f
 Alveolos, 647f, 648, 651, 651f
 Amarillos, 867r, 867f
 Ambiente
 antibióticos en, 296
 comportamiento, influencia, 468-
 472, 469f, 470f, 471f, 472f
 enzimas, 104-105, 105f
 expresión génica, 184, 185-186,
 185f
 OGM como riesgo, 256
 OGM por bioingeniería, 248-249,
 249f
 reproducción sexual, evolución
 de, 164r
 reproducción y selección natural,
 293
 selección natural, 277-278
 Ambiente abiótico, 525, 534
 Amebas
 depredación, 517f
 fagocitosis, 87-88, 87f
 protistas, 371t, 378, 378f
 Amebas sociales (mixomicetos celu-
 lares), 371t, 378-379, 379f
 Amebozoos, 371t, 378-379, 378f,
 379f
 American Association for the Advan-
 cement of Science (Asociación
 Estadounidense para el
 Avance de la Ciencia), 256
 American Heart Association (Aso-
 ciación Estadounidense del
 Corazón), 632r, 730
 Amígdala, 487, 635f, 637, 698, 699f,
 752, 752f, 753, 753r
 Amilasa, pancreática, 40t, 667t, 670
 Amilasa, salival, 40t, 667, 667t
Amillaria soldipes (hongo de la miel),
 402, 409, 415, 418
 Aminoácidos
 código genético, 218-219, 219t
 definición, 40
 esenciales, 658-659, 659f
 formación a partir de, 35t, 40-41,
 40f, 41f
 proteínas, formación de, 35r, 40-41,
 40f, 41f
 respiración celular, 132, 132f
 traducción, 222-224, 223f, 224f
 Aminoácidos esenciales, 658-659, 659f
 Amish, 289, 289f
 Amniocentesis, 252r, 252f
 Amnios, 459, 817t, 818
 Amoniaco, 678, 678t
 Amonitas, 323, 324f
- Amor y el sistema nervioso, 733, 740,
 749, 755
Amorphophallus titanum (flor cadáver),
 863, 866, 874, 878, 880
 Ampolla de los canales semicirculares,
 764-765, 764f
 Ampolla de los equinodermos, 443,
 444f
 Anaerobio, definición, 132
 Anaerobios, 357
 Anafase I, 160f, 162, 163t
 Anafase II, 161f, 162, 163t
 Anafase, en mitosis, 149-150, 149f,
 163t
 Anatomía comparada, 270-273, 271f,
 272f, 273f
 Anatomía vegetal y transporte de
 nutrientes, 834-862
 crecimiento de planta, 836-838,
 837r, 837f
 cuerpos de plantas, organización
 de, 835-836, 835f, 836f
 estructuras y funciones de las hojas,
 841-842, 841f, 842f
 estructuras y funciones de raíz, 846-
 849, 847f, 848f, 849f
 estructuras y funciones de tallo,
 843-846, 844f, 845f, 846f,
 847f
 Estudio de caso, colores otoñales de
 hojas, 834, 842, 853, 859
 nutrientes, adquisición, 849-853,
 850t, 851f, 852f, 853f
 repaso del capítulo, 859-862
 tejidos y tipos de células, 838-841,
 838t, 839f, 840f
 transporte de agua y minerales,
 853-857, 854f, 855r, 855f,
 856f
 transporte de azúcar, 857-859, 857f,
 858f
 Andamiajes "corazón fantasma", 637,
 637f
 Anderson, Malt, 12-13r, 13f
 Andrógenos, 720f, 726
 Anélidos (Annelida)
 evolución animal, 422f, 423, 423f,
 424
 invertebrados, 427t, 430-431, 433,
 433f
Anelosimus studiosus, arañas, 484
 Anemia falciforme
 alelos recesivos, 190-191, 191f,
 192r, 192f
 hemoglobina, estructura de, 43
 mutaciones por sustitución de
 nucleótido, 226, 226t
 paludismo, 296
 tamizado genético prenatal, 252r,
 253r
 tecnología de ADN, 250
 Anemia. Véase también Anemia
 falciforme
 eritropoyetina, 628
 fallo renal, 688
 Anémonas, 426, 426t, 427f, 649, 793,
 793f
 Anencefalia, 253r
 Anfíbios (Amphibia)
 corazones de tres cámaras, 621,
 622f
 evolución de, 320t, 326, 326f
 sistemas respiratorios, 645, 645f
 vertebrados, 449f, 452t, 456-457,
 458r, 458f
 Angina, 632r
 Angioplastia, 632-633r, 633f
 Angioplastia de globo, 632-633r, 633f
 Angiospermas, 387f, 387t, 395-397,
 395f, 396r, 396f
 Angiotensina, 688, 729
 Anillo de hadas de hongos, 408, 409f

- Anillos anuales, 845, 845f
 Anillos vaginales, contraceptivo, 807t, 808
 Animales
 homeostasis
 diversidad en era precámbrica, 320t, 323
 función enzimática, 605
 principales características de, 421
 regulación de temperatura corporal, 605-606, 606f
 sistemas de realimentación, 606-608, 607r, 607f, 609r, 609f
 vida en tierra, 320t, 325-328, 326f, 327f
 modificados genéticamente, para agricultura, medicina e industria, 248
 organización corporal
 jerarquía de estructura, 608-609, 609f
 órganos, 614-615, 614f
 sistemas orgánicos, 615, 616t
 tejido conectivo, 609f, 610, 612, 613, 612f, 615r
 tejido epitelial, 609-610, 609f, 611f
 tejido muscular, 609f, 613, 613f
 tejido nervioso, 613-614, 613f
Anolis sagrei, lagartos, 277-278
Anopheles dirus, mosquitos, 301
Anopheles harrisoni, mosquitos, 301
Anopheles, mosquitos
 OGM para bioingeniería ambiental, 249, 249f
 paludismo, 376, 376f, 377
 Anorexia, 656, 662, 674, 674f
 Anormalidades congénitas, 509
 ANP (péptido natriurético auricular), 720f, 721t, 730
 Anquilostomo, 442, 443
 Ánsar nival, 290, 290f
 Antera, 396, 396f, 866, 867f
 Anteridios, 389, 389f
 Antibióticos
 abuso de, 296
 hongos, 417, 417f
 paredes celulares bacterianas, 86r
 plásmidos, 59
 respuesta inmunitaria, auxiliar, 706
 Anticodones, 217, 217f, 219
 Anticoncepción
 definición, 805
 esterilización, 805, 805f, 807
 métodos de control natal temporal, 807-810, 807t
 Anticoncepción con base en la monitorización de la fertilidad, 807t, 809-810
 Anticoncepción de emergencia, 807t, 808
 Anticuerpos
 estructura y funciones, 699, 700, 700f
 plantas modificadas genéticamente, 248
 sistema inmunitario adaptativo, 699
 tipo de proteína, 40, 40t
 transfusiones sanguíneas, 183-184, 184t
 Anticuerpos IgA, 700, 710
 Anticuerpos IgD, 700
 Anticuerpos IgE, 700, 709
 Anticuerpos IgG, 700, 710
 Anticuerpos IgM, 700
 Antioxidantes, 25r
 Antiveneno, 90
 Antoceros, 387f, 387t, 388, 388f
 Antocianinas, 834, 859
 Ántrax, 708r
 Aorta, 174, 195, 195f
 Aparato de Golgi, 57t, 59f, 60f, 67-68, 67f
 Aparato vestibular, 764-765, 764f
 Apareamiento de puerco espín, 804f
 Apareamiento no aleatorio, 290, 290f
 Apareamiento selectivo
 evolución, 290, 290f, 290t
 población de equilibrio, 284, 289r
 Apariencia
 confusión, de especies, 300-301, 301f
 interacciones consumidor-presa, 518-522, 519f, 520f, 521f, 522f
 Apéndices, pareados, 453
 Apicomplejos, 371t, 376-377, 376f
 Apnea del sueño, 640, 649
 Apoptosis, 152r, 702
 Aprendizaje, 754-755
 aprendizaje social, 471-472, 472f
 condicionamiento, 470-471, 471f
 definición, 468-469
 habituaación, 469, 469f
 hipocampo, 749
 impronta, 469-470, 470f
 intuitivo, 472, 472f
 juego, 483
 Aprendizaje intuitivo, 472, 472f
 Aprendizaje motriz, 749
 Aprendizaje social, 471-472, 472f
 Aptitud, 292
Arabidopsis, plantas, 100r
 Arácnidos, 427t, 439-440, 440r, 440f.
 Véase también Arañas
 Araña reclusa parda, 75, 90, 90f
 Arañas
 arácnidos, 439-440
 comportamiento social, 484
 interacciones consumidor-presa, 518
 mecanorreceptores, 762
 regalos nupciales, 474
 seda, fuerza de, 248
 telarañas, 440r, 440f
 veneno, 75, 77, 90-91, 90f
 Arañas espalda roja, 474
 Árbol del viajero, 875r, 875f
 Árboles
 arce azucarero y cambio climático, 859
 bosques que proporcionan propia agua, 855r, 855f
 caducifolios, y colores de hojas otoñales, 834, 842, 853, 859
 hongos, 407t, 415
 mariposas monarca, 597-598, 598f
 picea Sitka, 552
 reproducción sexual o asexual, 142, 143f
 talos o ramas especializados, 846, 847f
 viejos, características de, 837r
 Árboles evolutivos, 308-309, 309f
 Árboles filogenéticos, 344-345r, 344f, 345f
 Arce, 878, 878f
 Arce azucarero, 859
 Archaea (dominio)
 células procariontes, 56
 esquema de clasificación, 346, 346f
 procarionte, 353, 354t
 relaciones evolutivas, 8, 8f, 9
 Arcilla, 317
 Ardillas, 302f, 515, 515f
 Ardillas terrestres, 481
Ardipithecus ramidus, 331, 332f
 Áreas cruciales mínimas, 593
 Arginina vasopresina, 468
Aristelliger, lagartos, 296
 Aristóteles, 263, 263f
Armilaria gallica, 418
 Armstrong, Lance, 640, 727r, 727f
 ARN de transferencia (ARNt), 217, 217f, 217t
 ARN mensajero (ARNm)
 función, 64, 66, 66f
 microARN, 232
 síntesis de proteínas, 216, 217f
 traducción, 222-224, 222f, 223f, 224f
 traducción y transcripción, 217t
 ARN no codificador, 230, 232, 232f
 ARN polimerasa, 219-220, 220f
 ARN ribosómico (ARNr)
 dominios procariontes de la vida, 346
 estructura celular y función, 56, 64, 66, 66f
 síntesis de proteínas, 217, 217f
 traducción y transcripción, 217t
 ARN Xist, 232
 ARN. Véase Ácido ribonucleico (ARN)
 ARNm. Véase también ARN mensajero (ARNm)
 ARNr. Véase ARN ribosómico (ARNr)
 ARNt (ARN de transferencia), 217, 217f, 217t
 Arquegonios, 389, 389f
 Arrecifes de coral
 biomas marinos de agua superficial, 576-577, 576f
 calentamiento temperaturas oceánicas, 432r, 432f
 cambio climático, 592, 592f
 Arritmias, 62
 Arroz dorado, 255r, 255f
 Arsénico, 104
 Artemisinina, 398r
 Arteria renal, 681f, 682
 Arterias
 definición, 622, 623f
 sistema circulatorio animal, 422f, 423, 424
 sistema circulatorio humano, 630, 630f, 631f, 632-633r, 632f, 633f
 Arterias coronarias, 630f, 632-633r, 633f
 Arteriolas, 630-631, 631f
Arthrotritys, 404f
 Articulaciones, 783, 788-789, 788f, 789f
 Articulaciones en bisagra, 788, 789f
 Artritis reumatoide, 709
 Artrópodos (Arthropoda)
 animales terrestres tempranos, 320t, 326
 evolución animal, 422f, 423, 424
 exoesqueletos, 728f, 783, 783f
 invertebrados, 427f, 437-442, 437f, 438f, 439f, 440r, 440f, 441f, 442f
 ITS, 809r, 809f
 ojos compuestos, 766, 766f
 Asa de Henle, 681, 681f
 Asa de nefrona, 681, 681f, 686r, 687f
 Asaro, Frank, 108
 Ascidas, 450, 451f, 818f
 Asclepia, 518, 518f, 598, 598f
 Asco, 409, 410f
 Ascomicetos (hongos saco), 406f, 407t, 409, 410f, 413-414, 414r, 414f
 Ascoparas, 409, 410f
 Asma, 523r, 640, 651
 Asofsky, Barbara, 677, 690f
 Asofsky, Douglas, 677, 690f
 Aspartame, 38r
Aspergillus, 416
 Aspirina, 104, 698, 717, 895r
 Astrocitos, 613f
 Ataque cardíaco, 632r
 Aterosclerosis, 632- 633r, 632f, 633f, 650r
 Atletas
 anemia falciforme, 192r, 192f
 competencias deportivas, justicia de, 640, 653
 corredores de maratón, 93, 95, 98, 106
 golpe de calor, 604, 605, 617
 influencia genética, 206r
 músculos, 774, 779, 788, 789, 789f
 potenciadores del rendimiento, 722, 727r, 727f
 Atmósfera
 plantas que ayudan a mantener, 398
 Tierra temprana, 315-316, 316f
 Unidad de masa atómica, 19, 19t
 Átomos
 átomo, definición, 19
 electrones, 20-22, 21f
 elementos, 19, 19t
 isótopos, 20, 22r, 22f
 nivel de organización biológica, 7f, 8
 número atómico, 19t, 20
 partículas subatómicas, 19-20
 Átomos inertes, 22
 Átomos reactivos, 23
 Átomos, moléculas y vida, 18-31
 agua, importancia de
 ácidos y bases, 28-30, 29f
 cohesión de moléculas de agua, 26-27, 26f, 28r
 hielo, propiedades de, 28, 28f, 29f
 temperatura, efecto moderador sobre, 28, 28r
 átomos
 electrones, 20-22, 21f
 elementos, 19, 19t
 isótopos, 20, 22r, 22f
 número atómico, 19t, 20
 partículas subatómicas, 19-20, 19f, 19t
 Estudio de caso, energía nuclear, 18, 20, 28, 30
 moléculas, formación de
 capas electrónicas, llenado, 19f, 22-23, 25r, 25f
 enlaces covalentes, 23t, 24, 24f, 24t
 enlaces de hidrógeno, 23t, 26, 26f
 enlaces iónicos, 23-24, 23f, 23t
 radicales libres, 23, 25r, 25f
 otras moléculas, interacción con, 27, 27f
 reparo del capítulo, 30-31
 ATP sintasa, 114f, 115
 ATP. Véase Adenosín trifosfato (ATP)
 Atrapamoscas, 301, 301f
 Atrazina, 458r
 Audición. Véase también Comunicación sonora
 detección del sonido, 762-763, 763f, 765r, 765f
 implantes cocleares, 758, 761, 764, 771
 ruido intenso y pérdida auditiva, 763, 765r, 765f
 Aumento natural de poblaciones, 491
 Aurículas, cardíacas, 621, 622f, 623-624, 624f
 Austin, Isaiah, 195r, 195f
Australopithecus afarensis, 331, 332f
Australopithecus africanus, 331, 332f

- Australopithecus anamensis*, 331, 332f
Australopithecus sediba, 331, 332f
 Autismo, 708r
 Autofecundación, 176, 176f, 177, 177f
 Autorrenovación de células de brote, 142, 142f
 Autosomas
 cantidades anormales, y trastornos genéticos, 170-171, 171f
 definición, 158, 158f, 187
 Autótrofos (productores), 534, 535f
 Auxina
 desarrollo de frutos y semillas, 892
 descubrimiento de, 886-887r, 886f, 887f
 orientación de plántula, 887-889, 888f, 889f
 ramificación de tallo y raíz, 890-891, 890f, 891f
 sitio de síntesis y principales efectos, 884, 884t
 Avances industriales, y crecimiento poblacional humano, 504
 Avances técnicos, y cambio poblacional humano, 504
 Ave del paraíso raggiana, 303, 304f
 Avery, Oswald, 200
 Aves. Véase también Colibríes; Búhos; especies específicas de aves
 Aves de empujón (*Ptilonorhynchidae*), 480, 480f
 Avestruces, 262, 272, 460f
 Aviar, gripe, 248-707r, 707f
 Avispas
 comportamientos de apareamiento, 474
 insectos, 438-439
 plantas, que protegen, 894-895, 894f
 polinización de plantas, 876, 876f
 Avispas de los higos, 303, 303f
 Avispas de mar, 427f, 428
 Axones, 613f, 614, 734f, 735
 Azitromicina, 808r
 Azúcar
 almacenamiento de energía, 133r, 133f
 carbohidratos, 36, 36f
 plantas, transportación en, 857-859, 857f, 858f
 Azufre, 19t, 850t
 Azulejos, 341, 341f
- B**
 Babosas de mar, 434, 434f
 Babuinos, 479f, 482f, 484
Bacillus cereus, 356
Bacillus thuringiensis (Bt)
 agricultura, 247, 247f
 OGM, 256
 Bacilos, 58, 58f
 Bacteria (dominio)
 células procariontes, 56
 esquema de clasificación, 346, 346f
 relaciones evolutivas, 8, 8f, 9
 procarionte, 353, 354t
 Bacterias
 antibióticos, 86r
 "comedoras de carne", 693, 698, 704, 709, 712
 enfermedades transmitidas por alimentos, 352
 fermentación de ácido láctico, 135
 flagelos, 355, 355f
 intestino grueso, 672-673
 ITS, 808r
 OGM para bioingeniería ambiental, 248-249
 reproducción asexual, 142, 143f
 úlceras duodenales, 669r
 Bacterias anaerobias, 361
 Bacterias desnitrificantes, 542f, 543
 Bacterias fijadoras de nitrógeno, 360, 360f, 852-853, 853f
 Bacterias quimiosintéticas, 115
 Bacteriófagos
 ADN, 202r, 202f, 203f
 definición, 200, 363, 363f
 forma de, 362f
 Badylak, Stephen, 61
 Ballena azul, 486r
 Ballenas
 bioma de lecho marino, 578-579, 578f
 cerebros lateralizados, 754
 comunicación sonora, 477
 especies clave, 525, 587r, 587f
 estructuras vestigiales, 272, 272f
 evolución de, 270, 271f
 mamífero placentario, 452f, 463
 ruido hecho por, 486r
 ruido marino y comunicación de ballenas, 765r, 765t
 Banda de Caspari, 851, 851f
 Baobab, árbol, 846, 847f
 Barr, Murray, 232
 Barras, 766f, 768
 Barrenadores del café, 563
 Barrera hematoencefálica, 745
 Barreras externas inespecíficas
 descripción, 694-695, 694f
 piel y membranas mucosas, 695-696, 696f
 Base (pH), definición, 29-30, 29f
 Bases
 aminoácidos, especificación, 218-219, 219t
 nucleótidos, 44, 200-201, 201f, 204f, 205
 Básico, definición, 29-30, 29f
 Basidiomicetos, 406f, 407t, 408, 409, 409f
 Basidios, 408, 408f
 Basidiosporas, 407t, 408, 408f
 Basófilos, 626t, 628
 Bassham, James, 115
 Batatas, 255r
Batrachochytrium, 407t
 Bazo
 sistema inmunitario adaptativo, 698, 699f
 sistema linfático, 635f, 637
Beauveria, 416f
 Bejín, 408, 409f
 Belleza como fenómeno biológico o cultural, 487
 Benson, Andrew, 115
 Bentley, Lisa, 233, 233f
 Bernard, Claude, 605
 Betacaroteno
 arroz dorado, 255r, 255f
 carotenoides, 112
 Beta-talasemia
 mutaciones por sustitución de nucleótido, 226, 226t
 terapia génica, 254
 Beyer, Peter, 255r
 Bicapa, definición, 56
 Bicapa fosfolipídica de membrana celular, 76f, 77, 77f, 78r, 78f
 Bicarbonato de sodio, 667t, 670, 670f
 Bifenilos policlorinados, 729r
 Billis, 666f, 667t, 670, 670f
 Bill and Melinda Gates Foundation (Fundación Bill y Melinda Gates), 255r
 Binder, Alina, 677, 690f
 Binder, Michael, 677, 690f
 Biocapacidad, 588-589, 589f
 Biochip, 250-251
 Biocombustibles, 118, 119r, 119f, 380f, 381
 Biocontroles para especies invasoras, 516r
 Biodegradable, definición, 540r
 Biodiesel, combustible, 119r
 Biodiversidad
 bosques lluviosos tropicales, 562-563
 definición, 348-349, 583
 preservación, razones para, 311r, 311f
 Biodiversidad de la Tierra, conservación, 583-602
 biodiversidad, importancia de economía ecológica, 586
 función de los ecosistemas, 586-587, 587r, 587f
 servicios de los ecosistemas, 584-586, 585f
 biología de la conservación, 584
 disminución de la biodiversidad, 587-588, 588r
 Estudio de caso, lobos del Parque Nacional Yellowstone, 583, 587, 590, 593, 600-601, 600f
 principales amenazas
 actividades humanas, 589-592, 589f, 590f, 591f, 592f, 594-595r, 594f, 595f
 huella ecológica, humana, 588-589, 589f
 protección de hábitat, 593, 593f
 repaso del capítulo, 601-602
 sustentabilidad, 593-600, 596t, 597f, 598f, 599f
 Biología
 conocimiento de, como iluminación de vida, 14, 14f
 definición, 2
 Biología de la conservación, 584
 Bioluminiscencia
 dinoflagelados, 371t, 374
 luciérnagas, 100r
 Biomas. Véase también Biomas acuáticos; Biomas terrestres
 antiguos, recreación, 572r
 definición, 555
 microbioma, cuerpo humano como, 358r, 358f
 microbiomas, 665
 Biomas acuáticos
 biomas marinos, 574-579, 575f, 576f, 577f, 578f, 579f
 corrientes y ríos, 573-574, 573f
 humedales de agua dulce, 574
 lagos de agua dulce, 571-573, 571f, 572f
 requisitos para la vida, 555
 Biomas marinos
 de agua superficial, 574-577, 575f, 576f
 lecho marino, 578-579, 579f
 océano abierto, 574, 575f, 577-578, 577f
 zonas de vida marina, 574, 575f
 Biomas marinos de agua superficial, 574-577, 575f, 576f
 Biomas terrestres
 bosques
 caducifolios templados, 559f, 566f, 568, 568f
 caducifolios tropicales, 556f, 559f, 563
 de arbustos tropicales y sabanas, 556f, 559f, 563-565, 564f
 de coníferas septentrionales, 556f, 557f, 559f, 569-570, 569f, 570f
 lluviosos templados, 556f, 559f, 568-569, 569f
 lluviosos tropicales, 556f, 557f, 559f, 562-563, 562f
 chaparral, 556f, 559f, 566-567, 567f
 desiertos, 556f, 557f, 559f, 565-566, 565f, 566f
 pastizal, 556f, 559f, 567, 567f, 568f
 requisitos para la vida, 555
 tundra, 556f, 559f, 570-571, 570f, 572r
 Biomasa, 535, 536f
 Biopelícula, 355-356, 355f, 522
 Biorremediación, 360-361
 Biosfera
 definición, 491
 nivel de organización biológica, 7r, 8
 Biotecnología, 236-260
 animales modificados genéticamente, 248
 bioingeniería ambiental, 48-249, 249f
 biotecnología, descripción, 237
 ciencia forense
 conflictos éticos, 254-257, 255r, 255f, 257f
 electroforesis en gel, 241, 251f
 fenotipificación de ADN, 243, 243f, 244r, 244f
 perfiles de ADN, 242-253, 242f
 reacción en cadena de polimerasa, 239-240, 239f, 240f
 repeticiones cortas en tándem (microsatélites), 240, 240f
 sondas de ADN, 241-242
 Estudio de caso, evidencia de ADN, 236, 240, 243, 258, 258f
 genomas, aprendizaje acerca de, 249-250, 249f
 organismos genéticamente modificados, elaboración, 245-246, 245f, 246f
 recombinación de ADN en la naturaleza, 237-239, 238f
 repaso del capítulo, 258-260
 usos agrícolas, 246-248, 247r, 247f, 247t
 usos médicos, 247-248, 250-254, 251f, 252-253r, 252f
 Bioterrorismo, 15
 Biotina, 660t
 Bisfenol A (BPA), 591, 729r
 Bivalvos, 434f, 435, 435f
 Blastocisto
 células madre embrionarias, 822r, 823f
 etapa embrionaria de desarrollo, 820, 821f
 Blastoclastos, 406f, 407, 407f, 407t
 Blastoporo, 816, 816f
 Blástula, 816, 816f
 Boca
 digestión, 662
 digestión humana, 666f, 667, 667f, 667t
 Bocio, 724, 724f
 Bolo alimenticio, 667, 667f
 Bolt, Usain, 206r, 774, 779, 788, 789
 Bomba sodio-potasio (Na⁺-K⁺), 738r, 739r, 739f
 Bombas de insulina, 726, 726f
 Bombas, definición, 85
 Boro, 850t
Borrelia burgdorferi, 361
 Bosque lluvioso amazónico, 855r
 Bosques caducifolios templados, 559f, 566f, 568, 568f
 Bosques caducifolios tropicales, 556f, 559f, 563
 Bosques de coníferas septentrionales, 556f, 557f, 559f, 569-570, 569f, 570f
 Bosques de kelp, 371t, 374, 374f, 575, 576f

- Bosques de Tenerife, 855r
 Bosques lluviosos
 cultivo de cacao y café, 554, 562, 563, 580
 templado, 556f, 559f, 568-569, 569f
 tropical, 556f, 557f, 559f, 562-563, 562f
 Bosques lluviosos templados, 556f, 559f, 568-569, 569f
 Bosques lluviosos tropicales
 biocombustibles, 119r, 119f
 bioma terrestre, 556f, 557f, 559f, 562-563, 562f
 bosques de arbustos tropicales, 556f, 559f, 563, 564
 Botulismo, 361
 Boulder Creek, Colorado, 729r, 729f
 Boysen-Jensen, Peter, 886r, 886f
 BPA (bisfenol A), 591, 729r
 Bradiquinia, 771
 Branquias, 643-644, 643r, 643f, 646r, 646f
BRCA1, gen, 249-250
 Briofitas (plantas no vasculares), 387-389, 387f, 387t, 388f, 389f
 Brock, Thomas, 240f, 258
 Bronquiolos, 647f, 648
 Bronquios, 647f, 648
 Bronquitis crónica, 640, 650r
 Brotes
 fototropismo, 888-889, 889f
 germinación, 872-873, 873f
 gravitropismo, 888, 888f
Bt (Bacillus thuringiensis), 247, 247f, 256
 Buey almizclero, 484, 484f
 Búho águila, 517f
 Bulbo raquídeo, 649, 747, 748f
 Bulimia, 656, 670, 674
 Burbuja de replicación, 208-209r, 210f
 Burros, 165r
 Bush, Guy, 308
- C**
 Caballito del diablo, 475, 475f
 Caballo de mar, 455f, 814f
 Caballos
 color de pelaje palomino, 182-183, 183f
 fósiles, 335
 mulas, 165r
 Caballos Yakut, 572r
 Cabeza de miosina, 776, 776f
 Cabezas de artrópodos, 437, 437f
 Cabezas hidrofílicas de fosfolípidos, 77, 77f
 Cabras, 248
 Cacahuates, 416
 Cachorro del desierto, 606, 606f
 Cachorro del Hoyo del Diablo, 310
 Cachorro de foca, 658f
 Cactus, 118r, 118r, 565, 565f, 842, 842f
 Cadena molde, 219-220, 220f
 Cadena de transporte de electrones
 cianuro, 129r
 definición, 128
 reacciones luminosas, 113-114, 113f, 114f
 respiración celular, 128-129, 129f, 130r, 131, 131t, 132f
 ubicación, 127f
 Cadenas de polipeptidos, 35t, 41
 Cadenas tróficas, 536, 537f
 Cadmio, 248
 Café, 554, 562, 563, 580
 Caimanes, 457f, 459
 Calabacín, 868, 868f
 Calamares, 435, 435f, 436r, 436f
 Calaos, 878
 Calcio
 contracciones de músculo esquelético, 779-780, 779f
 fuentes, papeles y síntomas de deficiencia, 659, 659t
 nivel en sangre, regulación de, 721t, 725
 número atómico, número de masa y % por peso en cuerpo humano, 19t
 osteoporosis, 787r
 requisitos de planta, 850t
 Calcitonina, 720f, 721t, 724, 725
 Caliza
 ciclo del carbono, 542
 foraminíferos, 378
 Callo, 786, 786f
 Calor de evaporación, 28
 Calor específico, definición, 28, 28r
 caloría, definición, 657
 Caloría, definición, 657, 657f
 Calostro, 827
 Calvin, Melvin, 115
 Camarón, 441, 442, 486r
 Camarón pistola, 486r
 Cambio climático
 arce azucarero, 859
 arrecifes de coral, 577
 arrecifes de coral, y calentamiento de temperaturas oceánicas, 432r, 432f
 biodiversidad, amenaza a, 592, 592f
 capa de hielo ártico, 609r, 609f
 combustibles fósiles, 119r
 continuación, 548-551, 550r, 550f, 551f
 costos de, 617
 cultivo de café, 562
 definición, 547
 especiación alopátrica, 307
 extinción en masa, 120, 328-329, 329f
 hipertermia, 617
 perturbación del ciclo de nutrimentos, 545-551, 545r, 546f, 547f, 548r, 548f, 549f, 550r, 550f
 promoción de evolución, 277r
 tasa de, 120
 tundra, 571
 Cambio poblacional humano
 avances técnicos, 504
 crecimiento exponencial, 503-504, 503f, 508r, 508f
 distribución desigual, 504-505, 505f
 estructura etaria, 505-506, 506f, 507f
 población de Estados Unidos, 509, 509f
 tasas de fertilidad, 506, 507t
 Cámbium de corcho, 844f, 845-846, 845f
 Cámbium vascular
 crecimiento secundario de tallos, 844f, 845, 845f
 meristemas laterales, 837f
 Camellos, 688f
 cAMP (adenosín monofosfato cíclico), 45, 719, 719f
 Camuflaje, 518-522, 519f, 520f, 521f, 522f
 Canal auditivo, 762, 763f
 Canales semicirculares, 764-765, 764f
 Cáncer
 células T citotóxicas, 704, 704f
 cervical, 809r
 ciclo celular, 152r, 152f
 demonios de Tasmania, 462
 de mama y ovario, 249-250
 exposición a la radiactividad, 20r
 medicina darwiniana, 292r
 modificación epigenética, 229
 pulmón, 650r, 650f
 sistema inmunitario, 711
 tabaquismo, 650r, 650f
 terapia de radiación, 20
 tomografías TEP, 22r, 22f
 tratamientos para, 711
 virus, 363
 Cáncer cervical, 809r
 Cáncer de mama, 249-250
 Cáncer de ovario, 249-250
 Cáncer de pulmón, 650r, 650f
Candida albicans, 416
 Cangrejos, 441, 441f, 442, 479f
 Cangrejo araña japonés, 442
 Cangrejo de río, 441
 Cangrejo ermitaño, 441f
 Cangrejo violinista, 479f
 "Cangrejos" (piojo público), 809r, 809f
 Canguros, 462
 Cannon, Walter, 605
 Canola, 256
 Capa de abscisión, 893, 893f, 894
 Capa de hielo ártico, 547, 548-548r, 548f, 549f, 609r, 609f
 Capa de ozono, 555, 558r, 558f
 Capacidad de carga (K)
 crecimiento poblacional logístico, 495-497, 495f, 496r, 496f, 497f
 Tierra, de, 508r, 508f
 Capas de electrones, 20-22, 21f, 22-23, 25r, 25f
 Capas de mucosidad en paredes celulares, 58, 58f
 Capas germinales, 421
 Capibara, 462, 462f
 Capilares
 sistema circulatorio, 620, 631, 631f, 633-634, 633f
 sistema respiratorio, 651, 652f
 Capilares linfáticos, 635, 635f
 Capilares peritubulares, 681f, 682
 Capsaicina, 771
 Cápsula glomerular, 681, 681f
 Cápsulas sobre paredes celulares, 58, 58f
 Capuchón nuclear, 407
 Caquexia crónica de ciervos y alces, 49
 Caraceas, 385, 385f
 Caracoles, 304, 427t, 434f, 814f
 Caracoles de lodo de Nueva Zelandia, 164r, 164f, 165f
 Caracoles terrestres, 478f
 Carbohidratos
 almacenamiento de energía, 133r, 133f
 azúcares, 36, 36f
 carbo-loading, 106
 definición, 36
 disacáridos, 35t, 36-37, 37f, 38r, 38f
 fuentes de energía, 657
 monosacáridos, 35t, 36, 36f
 polisacáridos, 35t, 37-40, 37f, 39f
 respiración celular, 132, 132f
 tipos y funciones, 35t
- Carbono
 almacenamiento de, como servicio del ecosistema, 585
 estructura de ADN, 208r, 208f
 grupos funcionales en moléculas orgánicas, 34, 34t
 moléculas biológicas, 33-34, 33f, 34t
 número atómico, número de masa y % por peso en cuerpo humano, 19t
 propiedades de enlazamiento en moléculas orgánicas, 33-34, 33f
 requisitos de plantas, 850t
- Cardiomiopatía, 619, 637
 Carga neutra, definición, 19
Caring for the Earth: A Strategy for Sustainable Living (UICN) (Cuidar la Tierra: Una estrategia para la vida sustentable), 594
 Cariotipos
 descripción, 157, 158f
 tamizado genético prenatal, 253r
 Carne
 consumo, 65r, 65f
 enfermedades transmitidas por alimentos, 366
 Carnívoros
 consumidores secundarios, 534
 definición, 517, 517f
 densidad de población, 498
 intestino delgado, 666
 sistemas digestivos, 664, 664f
 Caro, Isabella, 656, 674, 674f
 Carofitas, 385, 385f
 Carotenoides
 color de hoja, 834, 842, 859
 olestra, 38r
 reacciones luminosas, 112, 112f
 Carpelos, 866, 867f
 Carragenina, 380
 Cartílago
 articulaciones, 788, 788f
 sistema esquelético, 784-785, 785f
 tejido conectivo, 612, 612f
 Castaño, 248, 407t, 415, 498
 Catalizadores
 definición, 100
 enzimas como, 100-101, 100r, 101f
 reacciones químicas, inicio, 99-100, 100f
 Catastrofismo, 266
Caulerpa taxifolia, 368, 376, 381
 Causalidad natural de eventos, 9
 Cavidad gastrovascular
 cnidarios, 428, 428f
 digestión de *Hydra*, 662, 663f
 respiración, 642
 Cavidades corporales, 423-424, 423f
 Caza furtiva, 565
 CCR5, genes, 253-254
 CDC. Véase Centers for Disease Control and Prevention (CDC) (Centros para el Control y la Prevención de Enfermedades)
 Cdk (quinasas dependientes de ciclina), 151, 151f, 152r
 Cebadores, PCR, 239-240, 239f
 Cebollas, 842, 842f
 Cech, Thomas, 317
 Cecilias, 456f, 457
 Cefálico (anterior), extremo, 422f, 423
 Cefalización, en evolución animal, 423
 Cefalópodos, 427t, 435-437, 435f, 436r, 436f
 Cefalosporina, 417
 Ceguera
 terapia génica, 254
 terapia PRP, 153
 Celacantos (Actinistia)
 Estudio de caso, 448, 453, 456, 463
 vertebrados, 448, 449f, 452t, 453, 455, 456, 463
 Celoma
 evolución animal, 423, 423f
 lombrices de tierra, 679f, 680
 Celomados, 423
 Célula madre megaspora, 869, 869f
 Células
 área superficial y volumen, 88, 88f
 atributos básicos, 53, 53f, 56, 56f, 57t
 categorías de, 142

- célula, definición, 2, 2f
descubrimiento de, 54-55r, 54f, 55f
diferenciada permanentemente, 142
división, 62
forma, 61, 88
jerarquía de estructuras corporales, 608, 609f
movimiento, 61-62
nivel de organización biológica, 7f, 8
número de, en cuerpo humano, 62r
tamaño, 53, 53f, 88, 88f
- Células acompañantes, 840, 840f, 841
- Células ameboideas, 426, 426f
- Células animales
citocinesis, 150
generalizada, 59-60, 59f
ósmosis, 84, 84f
- Células asesinas naturales
cáncer, 711
respuesta inmunitaria innata, 695t, 696-967
- Células B
alergias, 709, 709f
anticuerpos, 700, 700f, 701r, 701f
de memoria, 695t, 702, 703f, 704-706, 706f
inmunidad humoral, 702, 703f
sistema inmunitario adaptativo, 695t, 698
- Células de collar, 426, 426f
- Células de corcho, 844f, 845-846, 845f, 846f
- Células de islote, 725
- Células de meristemo, 142, 837, 837f
- Células de poro, 426, 426f
- Células de Sertoli, 797, 797f
- Células del haz vascular, 109, 110f, 117r, 117f
- Células dendríticas, 695t, 696, 711
- Células diana, 716
- Células diferenciadas, 837
- Células diploides, 158, 158f, 167, 167f, 168-169, 168f
- Células en empalizada, 841, 841f
- Células epiteliales, esponjas, 425-426, 426f
- Células esponjosas, 841, 841f
- Células eucariontes
ciclo celular, 146-147, 146f
cilios y flagelos, 57t, 59t, 62-63, 63f
citoesqueleto, 57t, 61-62, 62f, 65r, 65f
citoplasma y organelos, 57t, 59f, 60f, 66-68, 67f, 68f, 69f
estructuras dentro, 57t, 59-60, 59f, 60f
estructuras extracelulares, 57t, 60, 60f, 61, 61f, 72
expresión y regulación génica
ARN no codificador, 230, 232, 232f
controles epigenéticos, 229, 231f, 232f
hemoglobina, 227r
pasos en, 228-229, 228f
tasa de transcripción, 229, 230r, 230f
mitocondrias y cloroplastos, 57t, 59f, 60f, 70-71, 70f, 71f
núcleo, 57t, 59f, 60f, 63-64, 64f, 66, 66f
organización de ADN, 145-146, 145f
plástidos, 57t, 60f, 71, 71f
tamaño, 362f
tipo de célula, 9, 56
traducción, 222-224, 223f, 224f
transcripción, 220-222, 221f
vacuolas, 57t, 60f, 68-69, 69f
- “Células flamígeras”, 679, 679f
- Células ganglionares del ojo, 766f, 768
- Células generativas, 868, 868f
- Células gliales, 613f, 614
- Células grasas. Véase Tejido adiposo
- Células haploides
ciclos de vida haploides, 167, 167f, 168-169, 168f
definición, 158
meiosis, 159-160, 159f
- Células hexaploides, 158
- Células hijas
definición, 141
fisión procarionte, 144, 144f
- Células huésped para virus, 363, 363f, 364r, 364f
- Células intersticiales, 797, 797f
- Células madre, 865, 865f
adultas (CMA), 822-823r
corazón humano, crecimiento, 637
de microspora, 868, 868f
diabetes mellitus tipo 1, 726
embrionarias (CME), 822r, 823f
lesiones, terapias para, 140, 147, 153
pluripotentes inducidas (CMTI), 822r
potencial médico para, 822-823r, 823f
reproducción celular, 142, 142f
- Células motoras de plantas, 896
- Células neurosecretoras, 722
- Células oclusivas
apertura y cierre de estomas, 856-857, 856f
difusión hacia y desde hojas, 841, 841f
- Células pilosas, 762, 763f
- Células plasmáticas
alergias, 709, 709f
sistema inmunitario, 695t, 702, 703f
- Células poliploides, 158
- Células procariontes
características de, 56, 57-59, 57t, 58f
ciclo celular, 144, 144f
regulación de expresión génica, 226-228, 227f
tamaño, 362f
tipo de célula, 9
transcripción y traducción, 222, 222f
- Células T
citotóxicas, 695t, 704, 704f, 711
colaboradoras, 253, 695t, 704, 705f, 710, 710f
de memoria, 695t, 704-706, 706f
reguladoras, 695t, 702, 709
sistema inmunitario adaptativo, 695t, 698, 701r
- Células T auxiliares
descripción y funciones, 695t, 704, 705f
VIH, 253, 710, 710f
- Células T citotóxicas, 695t, 704, 704f, 711
- Células T de memoria, 695t, 704-706, 706f
- Células T reguladoras, 695t, 702, 709
- Células tetraploides, 158
- Células tubo, 868, 868f
- Células vegetales
citocinesis, 150, 150f
generalización, 60, 60f
presión de turgencia, 84-85, 85f
- Células “yo”, 697, 702
- Células “yo no”, 697, 702
- Celulosa, 35t, 37f, 38-39, 119r, 359-360
- Censo de vida marina, 306r, 306f
- Centers for Disease Control and Prevention (CDC) (Centro para el Control y la Prevención de Enfermedades)
antibióticos, abuso de, 296
enfermedades transmitidas por alimentos, 352
ITS, 808r, 809r
uso de alcohol durante embarazo, 828r
vacuna SPR y autismo, 708r
- Centípedos, 440-441, 441f
- Centríolos
descripción, 57t, 63
profase de mitosis, 147, 148f
- Centro de reacción de un fotosistema, 113-114, 113f
- Centro respiratorio del cerebro, 648-649
- Centrómeros, 145-146, 145f
- Centros de control para realimentación negativa, 607, 607f
- Cenzontles, 268r, 268f
- Cephalochordata (anfioxo o lanceolado), 449f, 451, 451f
- Ceras, 35t, 47, 47f
- Cercopitecos verdes, 481
- Cerdos, 512, 522, 525, 530
- Cerebelo, 747, 748f, 749
- Cerebro, 747f, 748f, 749, 751
- Cerebros lateralizados, descripción, 754
- Ceremonias de enterramiento, cromatografía, 334, 334f
- Cervatillos de berrendo, 600r
- Cerveza, 417, 418
- Cérvix, 800f, 800t, 802, 809r
- Césped búfalo, 293
- CFC (clorofluorocarbonos), 558r
- CFTR, proteína, 215, 225, 226, 233, 250, 251f
- Chaparral, 556f, 559f, 566-567, 567f, 889r, 889f
- Chargaff, Erwin, 201
- Chase, Martha, 200, 202, 202f, 203f
- Chiles, sabor “picante” de, 771r
- Chimpancés
cromosomas, 342, 342f
habitación, 469, 469f
juego, 483f
uso de herramientas, 472, 472f
VIH, 340, 349-350, 349f
- Chinito, 877f
- Chiu, Charles, 251
- Chlamydomonas*, 168f
- Chocolate, 25r, 25f
- Chondrichthyes (peces cartilaginosos), 449f, 452t, 453-454, 454r, 454f
- “ChooseMyPlate”, 661, 661f
- Cianobacterias, 354, 362f, 412
- Cianuro, 129r
- Cianuro de potasio, 104
- Cicadas, 393, 393f
- Ciclinas, 151, 151r, 151f, 152r
- Ciclo cardiaco, 623-624, 624f
- Ciclo celular
cáncer, 152r, 152f
células eucariontes, 146-147, 146f
control de, 150-153, 151r, 151f, 152r, 152f
definición, 141
fisión procarionte, 144, 144f
lesiones, 150, 151r
proteínas que impulsan, 151, 151f
puntos de verificación, 151-153, 152r, 152f
- Ciclo de Calvin
biocombustibles, 119r, 119f
etapa de fotosíntesis, 110, 111, 111f
- glucosa, síntesis de, 116f, 118
panorama, 115-116, 116f, 117-118r, 117f, 118f
- Ciclo de Krebs, 127-128, 128f, 130r, 130f
- Ciclo del ácido cítrico (ciclo de Krebs), 127-128, 128f, 130r, 130f
- Ciclo del azufre, 544-545, 545f
- Ciclo del carbono
cambio climático, 545-551, 545r, 546f, 457f, 548r, 548f, 549f, 550r, 550f
ciclo de los nutrientes, 541-542, 541f
- Ciclo del fósforo
reciclado de nutrientes, 543-544, 543f
sobrecarga, 544, 544f
- Ciclo del nitrógeno
reciclado de nutrientes, 542-543, 542f
sobrecarga, 544-545, 544f, 545f
- Ciclo hidrológico, 539, 539f, 541, 548-549r, 548f, 549f
- Ciclo menstrual
control hormonal, 802-803r, 803f
descripción, 800-802, 801f
sincronización de, 486-487
- Ciclo ovárico, 802r, 803f
- Ciclo uterino, 802r, 803f
- Ciclos biogeoquímicos (de nutrientes), 539
- Ciclos de auge y decadencia, en crecimiento poblacional, 493-494, 493f, 494r, 494f
- Ciclos de nutrientes, definición, 539
- Ciclos de vida diploides, 167, 167f, 168-169, 168f
- Ciclos de vida haploides, 167, 167f, 168-169, 168f
- Ciclos poblacionales, 498, 499f
- Ciclos sueño-vigilia, 728
- Ciclosporina, 417
- Ciencia
apoyo público de, 258
definición, 9
empresa humana, como, 11, 14, 14f
experimentos controlados, 10, 12-13r, 12f, 13f
método científico, 9-10
principios subyacentes, 9
puesta a prueba, 10-11
- Ciencia forense
electroforesis en gel, 241, 251f
fenotipificación de ADN, 243, 243f, 244r, 244f
perfiles de ADN, 242-253, 242f
reacción en cadena de polimerasa, 239-240, 239f, 240f
repeticiones cortas en tándem (microsatélites), 240, 240f
sondas de ADN, 241-242
- Ciervo cola blanca, 601
- Cigomicetos (mohos de pan), 407t, 411, 411f
- Cigosporangio, 411, 411f
- Cigotos
alternación de generaciones vegetales, 864-866, 864f, 865f
definición, 167, 793
desarrollo animal, 815-816, 816f
plantas, 384, 384f
- Cikungunya, 249
- Ciliados, 371t, 377, 377f
- Cilindro vascular
raíces, 848f, 849, 849f
transporte de minerales y agua, 850-852, 851f, 852f
- Cilios
epitelio, 610, 611f

- estructura y función de la célula, 57t, 62-63, 63f
medusas con peine (ctenóforos), 429, 429f
- Cinc, 19t, 659f, 850t
- Cinetocoro, 148, 148f, 149
- Cinetoplastidos, 371t, 372-373, 373f, 375r
- Circuito pulmonar, vascular, 621, 622f
- Circuito sistémico, vascular, 621, 622f
- Circulación doble, 621, 622f
- Circonfuencia cadera a cintura, 658r
- Circunvoluciones de la corteza cerebral, 751
- Cirugía de *bypass* de arteria coronaria, 633r, 633f
- Cirugía de *bypass* gástrico, 667t, 668
- Cirugía laparoscópica, 689
- Cisteína, 40, 41f
- Citocinas, 699, 707r, 712
- Citocinesis
división celular meiótica, 159
meiosis I, 160f, 162
meiosis II, 161f, 162
mitosis, 146, 146f, 149f, 150, 150f
- Citocromo c, 274, 274f
- Citoesqueleto
células eucariotes, 57t, 61-62, 62f, 65r, 65f
células procariontes, 59
definición, 56, 56f
- Citoplasma
célula animal, 59f
célula vegetal, 60f
definición, 56
estructura y organelos, 57t, 66-68, 67f, 68f, 69f
- Citoquinina
ramificación de tallo y raíz, 890-891, 890f, 891f
sitio de síntesis y principales efectos, 884t, 885
- Citosina (C)
base nucleótido, 44, 45f, 200-201, 201f, 204-205, 204f
división celular, 141, 141f
síntesis de proteínas, 216t, 218, 229
- Citosol, 56, 76, 76f, 77
- Clados, 343, 343f, 354
- Clamidia, 808r
- Clase, en sistema de clasificación de Lineo, 343
- Claviceps purpurea*, 416
- Clima
biomas, tipos de, 555, 556f
bosques, impacto de, 855r, 855f
controles independientes de la densidad sobre la población, 497
definición, 555
influencias sobre
capa de ozono, 555, 558r, 558f
corrientes de aire, 556, 557f, 558-559, 559f
curvatura de la Tierra e inclinación sobre su eje, 556, 557f
montañas, 561, 561f
vientos prevalentes y proximidad a los océanos, 559-560, 560f
- Clínica Mayo, 727r
- Clitoris, 804
- Clivaje, 816, 816f
- Clonación de ADN, 245-246, 245f
- Clones/clonación
especie extinta, 328r
OGM, 245-256, 245f
reproducción asexual, 142-144, 143f
- Cloro
fuentes, papeles y síntomas de deficiencia, 659t
- número atómico, número de masa y % por peso en cuerpo humano, 19t
requisito de plantas, 850t
- Clorofila
color de hoja, 112, 112f, 834, 842
descripción, 70
metabolismo procarionte, 357
océanos, en, 548r, 549f
plantas, características de, 384
reacciones luminosas, 110
- Clorofila a, 112, 112f, 113f, 114, 385
- Clorofila b, 112, 112f, 385
- Clorofitas, 380. Véase también Algas verdes (clorofitas)
- Clorofluorocarbonos (CFC), 558r
- Cloroplastos
descripción, 70-71, 71f
fotosíntesis, 109, 110, 110f
origen de, 321-322, 322f
plantas C₄, 117r
reacciones luminosas, 111-112, 112r, 112f
- Cloruro de sodio (NaCl, sal), 27, 27f, 105, 105f, 215, 233
- Clostridium botulinum*, 361
- CMA (células madre adultas), 822-823r
- CME (células madre embrionarias), 822r, 823f
- Cnemidophorus neomexicanus*, lagartija, 793, 793f
- Cnidarios (Cnidaria)
evolución animal, 421, 422f
invertebrados, 426-429, 426f, 426t, 427f, 428f, 429f, 432r, 432f
- Cnidocitos, 428, 429f
- CO (monóxido de carbono), 627-628, 650r
- CO₂. Véase Dióxido de carbono (CO₂)
- CoA (coenzima A), 127
- Coagulación sanguínea, 626t, 629, 629f
- Cobre, 850t
- Cocaína, 750r, 750f, 828r
- Cochinilla de humedad, 441f
- Cóclea, 762, 763f
- Codrillos, 459, 459f, 622, 622f
- Cocos (bacteria), 58, 58f
- Cocos (fruto), 878, 879f
- Código de barras de ADN, 243, 244r, 244f
- Código genético, 218-219, 219t
- CODIS (Combined DNA Index System: Sistema combinado de índice de ADN), 243
- Codominancia, en herencia, 183
- Codones
aminoácidos, que especifican, 219, 219t
ARNm, 216, 217f, 210-219
traducción, 223f, 224
- Codones start, 218, 219t, 223f, 224
- Codones stop, 218-219, 219t, 223f, 224, 225-226, 226t
- Coenzimas, 659
- Coenzima A (CoA), 127
- Coevolución
definición, 853
depredadores y presas, 517-518, 518f
parásitos y huéspedes, 522, 523r, 523f
coevolución, 518, 518f
- Cohesión
definición, 853
moléculas de agua, 26-27, 26f, 28r
- Col zorrillo, 863
- Cola post-anal, 450, 450f
- Colágeno, 784
- Colas de ácido graso hidrofílicas, 47, 47f
- Colas de ácido graso hidrofóbicas, 47, 47f
- Colas hidrofóbicas de fosfolípidos, 77, 77f
- Colecistoquinina, 673, 721t, 730
- Coleóptilo, 871, 871f
- Colesterol
aterosclerosis, 632r
esteroide, 35t, 47-48, 47f
grasas trans, y tu corazón, 48r
membranas celulares animales, 76f, 77
- Cólera, 361, 708r
- Colibríes
almacenamiento de energía, 133r, 133f
peso y rapidez de movimiento de alas, 460f
polinizadores, 874, 876, 876f
temperatura corporal, 606, 606f
- Colimbo grande, 341
- Colirrojos americanos, 473-474
- Colmenillas, 409, 410f
- Colon, 671
- Colón, Bartolo, 140, 147, 150, 153, 823r
- Color
interacciones consumidor-presa, 520-522, 520f, 521f, 522f
rojo que atrae insectos, 894
sexualidad, 481
- Color de pelo, 156, 159, 163, 167, 172
- Coloración de advertencia, 520, 520f
- Coloración de sobresalto, 522, 522f
- Columna vertebral, definición, 452
- Combate ritualizado, 479, 479f
- Combustibles fósiles
biocombustibles, 119r
cambio climático, 546-548, 547f, 548r, 548f
ciclo del carbono, 542, 542f
desarrollo sustentable, 595
- “Comedoras de carne”, bacterias, 693, 698, 704, 709, 712
- ¿Cómo sabes eso?
acuaporinas, descubrimiento de, 83r, 83f
- ADN es la molécula de la herencia, 202r, 202f, 203f
- bacterias y úlceras, 669r, 669f
- calamares gigantes, 436r, 436f
- células, búsqueda de, 54-55r, 54f, 55f
- Censo de Vida Marina, 306r, 306f
- Darwin, 268f, 286r
- experimentos controlados, 12-13r, 12f, 13f
- fósiles, datación, 321r, 321f
- frutos y vegetales más sabrosos, 879r, 879f
- hormonas vegetales, 886-887r, 886f, 887f
- imagenología radiactiva, 22r, 22f
- monitoreo de la salud de la Tierra, 548-549r, 548f, 549f
- neuroimagenología del cerebro, 752-753r, 752f, 753f
- reproducción sexual, evolución de, 164r, 164, 165f
- monitoreo de la salud de la Tierra, 548-549r, 548f, 549f
- neuroimagenología del cerebro, 752-753r, 752f, 753f
- reproducción sexual, evolución de, 164r, 164, 165f
- tamizado genético prenatal, 252-253r, 252f
- vacunas para prevenir enfermedades infecciosas, 708r, 708f
- Competencia
comportamientos de apareamiento, 474-475, 475f
extinción, 310, 312
interacciones comunitarias, 513-515, 513t, 514f, 515f, 516r, 516f
- recursos, para, 472-474, 473f, 498-499, 499f
- reproducción y selección natural, 293
- selección sexual, 294, 294f
- Competencia de espermatozoides, 475, 475f
- Competencia interespecífica, 499, 513-515, 513t, 514f, 515f, 516r, 516f
- Competencia intraespecífica, 499, 513t, 515
- Complejo de poro nuclear, 63, 64f
- Complejo principal de histocompatibilidad (CPH), 697
- Complemento, 699
- Componentes bióticos de un ecosistema, 534
- Comportamiento, 467, 742. Véase también Comportamiento animal
- Comportamiento animal, 466-489
ambiente, influencia sobre, 468-472, 469f, 470f, 471f, 472f
competencia por recursos, 472-474, 473f
comportamiento humano, 485-487, 485f, 486f
comportamientos de apareamiento, 474-475, 474f, 475f, 476f
comunicación, 476-478, 476f, 477f, 478f
- Estudio de caso, sexo y simetría, 466, 478, 481, 487, 487f
- genes, influencia sobre, 467-468, 467f
- juego, 482-483, 483f
- repaso del capítulo, 488-489
- ruidos sonoros por, 486r
- sociedades, 483-485, 484f
- temas de comunicación, 478-482, 479f, 480f, 481f, 482f
- Comportamiento de succión, 485, 485f
- Comportamiento humano
explicación biológica, 485-487, 485f, 486f
investigación de, conflictos éticos acerca de, 487
- Comportamiento innato, 467-468, 467f
- Comportamiento migratorio, 468
- Comportamiento social
abejas y hormigas, 439
evolución humana, 330, 336
- Comportamientos de apareamiento
agresión, 474
competencia después de la copulación, 474-475, 475f
comportamientos múltiples, 475, 476f
comunicación, 480, 480f, 481f
fecundación externa, 794-795, 795f
polinizadores, engaño, 876, 876f
puero espines, 804r
regalos, 474, 474f
rinocerontes, 792, 796
- Comunicación
alimento, 481-482, 481f, 482f
canales de comunicación, explotación de, 478, 478f
células animales, 716-717, 716t, 717f
definición, 476
depredadores, 481
gestión de la agresión, 479-480, 479f
lazos sociales, 482, 482f
mensajes químicos, 477-478
plantas, 894-895, 894f
señales de apareamiento, 480, 480f, 481f

- sonido, 476-477, 477f
tacto, 478, 478f
tópicos, 478-482, 479f, 480f, 481f, 482f
visual, 476, 476f, 477f
- Comunicación directa, 716, 716t
Comunicación endocrina, 716f, 717, 717f
Comunicación paracrina, 716f, 717
Comunicación sináptica, 716-717, 716t
- Comunicación sonora
animales, 476-477, 477f
comportamientos de apareamiento, 480, 480f
detección de, 762-763, 763f, 765r, 765f
implantes cocleares, 758, 761, 64, 771
ruido fuerte y pérdida de audición, 763, 765r, 765f
- Comunicación visual, 476, 476f, 477f.
Véase también Visión a color; Ojos; Percepción de la luz (visión)
- Comunidad
definición, 491, 413
nivel de organización biológica, 7f, 8
- Comunidad clímax, 525, 528-529
- Comunidades de chimeneas hidrotérmicas, 579, 579f
- Con más detalle
árboles filogenéticos, 344-345r, 344f, 345f
branquias e intercambio de gases a contracorriente, 646r, 646f
control hormonal del ciclo menstrual, 802-803r, 803f
crecimiento poblacional logístico, 496r
estructura y replicación de ADN, 208-209r, 208f, 209f, 210f
formación de orina en nefronas, 686-687r, 687f
glucólisis, 126r, 126f
principio Hardy-Weinberg, 289r, 289f
producción de acetil CoA y ciclo de Krebs, 130r, 130f
reconocimiento de antígenos por parte del sistema inmunitario, 701r, 701f
replicación de virus, 364r, 364f
rutas alternas para aumentar la fijación de carbono, 117-118r, 117f, 118f
señalización eléctrica en neuronas, 738-739r, 739f
transmisión sináptica, 740r, 740f
- Concentración de una sustancia, 80
- Conclusiones científicas, 9
- Condicionamiento, 470-471, 471f
clásico, 470
operante, 470-471, 471f
por ensayo y error, 470-471, 471f
- Condiciones prebióticas, 315-317, 316f
- Condomes, 807t, 808-809
- Cóndores de California, 470f
- Condrocitos, 785, 785f
- Conducto auditivo (trompa de Eustaquio), 762, 763f
- Conducto recolector, renal, 681, 681f, 686r, 687f
- Conductos deferentes
sistema reproductivo masculino, 796t, 797f, 798
vasectomía, 805, 805f, 807
- Conexiones, 89f, 90
- Confianza, y oxitocina, 753r
- Conflictos éticos
biotecnología, 254-257, 255r, 255f, 257f
comportamiento humano, investigación de, 487
- Coníferas
plantas terrestres tempranas, 302t, 325
plantas vasculares con semillas, 393f, 394-395, 394f
- Conjugación, 290, 359, 359f
- Connell, Joseph, 497
- Conos, 766f, 768
- Consumidores en ecosistemas, 534, 535f
- Consumidores primarios, 534, 535f, 538, 538f
- Consumidores secundarios, 534, 535f, 538, 538f
- Consumidores terciarios, 534, 535f, 538, 538f
- Contaminación
biodiversidad, amenaza a, 591
océano abierto, 578
procariontes, 360-361
- Control de flujo, 584-585, 585f
- Control de plagas, como servicio del ecosistema, 584
- Control, definición, 10
- Coordinación mano-ojo, 330
- Copeland, Aimee, 693, 698, 712
- Copulación
definición, 795
humana, 803-804, 804r, 804f
- Coral
cnidarios, 426, 426t, 427f, 428-429
fecundación externa, 794, 795f
- Coralillo, 520, 521f
"Corazón derecho", 622
"Corazón izquierdo", 622
- Corazones
anélidos, 431, 433f
característica sistema circulatorio, 620, 620f, 621
células que nos dividen, 142
sistema endocrino mamífero, 720f, 721t, 730
vertebrados, 621-626, 622f, 623f, 624f, 625r, 625f
- Corazones de cuatro cámaras, 622, 622f, 623f
- Corazones de dos cámaras, 621, 622f
- Corazones de tres cámaras, 621, 622f
- Cordados (Chordata)
árbol evolutivo, 449f
craneados, 449f, 451-453, 452f, 452t
evolución animal, 422f, 423, 424
invertebrados, 444
lanceolados, 449f, 451, 451f
principales características, 449-450, 450f
tunicados, 449f, 450, 451f
- Cordones nerviosos, 430, 450
- Cordyceps*, 415f
- Corión, 817t, 818
- Córnea, 766f, 767
- Coroides, 766f, 767
- Corona radiante, 804, 804f
- Corpúsculo renal, 681, 681f, 686r, 687f
- Corpúsculos de Meissner, 761, 761f
- Corpúsculos de Pacini, 761, 761f
- Corpúsculos de Ruffini, 761, 761f
- Corredores de vida silvestre, 593, 593f
- Corrientes de aire y clima, 556, 557f, 558-559, 559f
- Corrientes y ríos, 573-574, 573f
- Corteza, 845f, 846
- Corteza cerebral
estructura y funciones, 751, 751f
- lóbulos de, 751, 751f
- neuroimagenología, 752-753r, 752f, 753f
- panorama, 748f, 749
- Corteza de plantas
crecimiento primario de tallos, 843, 844f
raíces, en, 849, 849f
- Corteza de sauce, 895r
- Corteza renal, 680, 680f
- Corteza suprarrenal, 720f, 721t, 728, 728r
- Cortisol, 720f, 721t, 728, 728r
- Corzo, 479
- Cotiledones
desarrollo de semillas, 871, 871f, 872
germinación de semillas, 872-873, 873f
monocotiledóneas y dicotiledóneas, 836, 836f
- Courtenay-Latimer, Marjorie, 448, 453, 463
- Coyotes, 498, 600, 601
- CPH (complejo principal de histocompatibilidad), 697
- Craneados, 449f, 451-453, 452f, 452t.
Véase también Vertebrados; Vertebrados, diversidad de
- Cráter Chicxulub, México, 120, 329
- Creimiento
división celular requerida para, 141
organismos, 2f, 3
- Creimiento exponencial
ciclos de auge y decadencia, 493-494, 493f, 494r, 494f
población humana, 503-504, 503f, 508r, 508f
resistencia ambiental, reducción de, 494-495, 495f
tasa de crecimiento positiva, 492, 492f
- Creimiento indeterminado, definición, 837
- Creimiento poblacional estadounidense, 509, 509f
- Creimiento poblacional logístico, 495-497, 495f, 496r, 496f, 497f
- Creimiento primario
meristemos apicales, 837, 837f
tallos, 843, 844
- Creimiento secundario
meristemos laterales, 837, 837f
raíces, 849
tallos, 843, 844f, 845-846, 845f, 846f
- Creimiento y regulación poblacionales, 490-511
- cambio poblacional humano
avances técnicos, 504
crecimiento exponencial, 503-504, 503f, 508r, 508f
distribución desigual, 504-505, 505f
estructura etaria, 505-506, 506f, 507f
población estadounidense, 509, 509f
tasas de fertilidad, 506, 507t
- crecimiento exponencial, 493-495, 493f, 494r, 494f, 495f, 496r
- definiciones y cambio de tamaño poblacional, 491-493, 492f, 493r
- estrategias de historia de vida, 500-505, 505f
- Estudio de caso, elefantes marinos, 490, 491, 493, 500, 509
- organismos, distribución de, 502-503, 502f
- reposito del capítulo, 510-511
- resistencia ambiental, 495-500, 495f, 496r, 496f, 497f, 498f, 499f
- Crenarchaeota, 354
- Crestas, 70, 70f
- Cretinismo, 724
- Crick, Francis, 201, 201f, 204, 204f
- Cromaños, 334-335, 334f, 335f
- Cromátidas, 147, 147f
- Cromatina, 64, 64f
- Cromistas (estramenópilos), 371t, 373-374, 373f, 374f
- Cromo, 659t
- Cromosomas
células procariontes, 58, 58f
definición, 141
descripción, 57t, 64, 64f
homólogos, mezcla, 165-166, 166f
organización de ADN en células eucariontes, 145-146, 145f
ser humano y chimpancé, 342, 342f
variabilidad genética, 157-158, 158f
- Cromosomas duplicados, 146, 146f, 147, 147f
- Cromosomas hijas, 149-150
- Cromosomas homólogos. *Véase también* Homólogos
meiosis metafase I, 160f, 161-162
variabilidad genética, 157-158, 158f
- Cromosomas sexuales
cantidad anormal, y trastornos genéticos, 170, 170t
definición, 158, 158f
determinación sexual, 187-188, 188f
- Cromosomas X, 187-188, 188f
- Cromosomas Y, 187-188, 188f
- Crustáceos, 427t, 441-442, 441f
- Cruza asistida por marcador, 879r, 879f
- Cruza consanguínea, 290, 486
- Cruza controlada, 275, 275f
- Cruza de prueba para rasgos individuales, 180
- Cruzamiento
alelos ligados, 186-187, 187f
meiosis profase I, 160f, 161, 162f
variabilidad genética, 166, 166f
- Cryptococcus gattii*, 416
- CT/CGRP, gen, 221
- Ctenophora. *Véase* Medusas con peine (Ctenophora)
- Cuajo, 665f, 666
- Cubierta de cultivo, 596, 597f
- Cucú, 467-468, 467f
- Cuello de botella poblacional, 287-288, 288f, 291r, 291f, 509
- Cuerdas vocales, 648
- Cuerpo basal, 57t, 63, 63f
- Cuerpo calloso, 748f, 751, 753-754, 754f
- Cuerpo celular, 734f, 735
- Cuerpo celular de un nervio, 613f, 614
- Cuerpo de Barr, 232, 232f
- Cuerpo lúteo, 801, 801f
- Cuerpo polar, 800, 801f
- Cuerpos fructíferos, 378, 379f
- Cuervos de Nueva Caledonia, 472, 472f
- Cultivo, 664, 664f
- Cultivo de cacao, 554, 563, 580
- Cultivos transgénicos, 254-256, 255r, 255f
- Cultura
comportamientos innatos, 486
Homo sapiens, 336-337
- Curruca capirotada, 468

- Curva J, cambio en tamaño poblacional, 492, 492f
- Curva S de crecimiento logístico, 503f, 504
- poblacional logístico, 495-496, 495f
- Curvas de supervivencia, 501-502, 501f
- Curvatura de la Tierra, 556, 557f
- Cutícula
- hojas, 109, 110f
 - plantas, 385, 386f
 - sistema tisular dérmico de plantas, 839
- Cuvier, Georges, 264f, 266
- D**
- Danza de las abejas, 482, 482f
- Darling, Devard, 192r, 192f
- Darling, Devaughn, 192r
- Darwin, Charles
- competencia, 293
 - crecimiento poblacional, 493
 - evolución, 4, 264f, 266-267, 267f, 268r, 268f, 278
 - hormonas vegetales, 886r
 - lombrices de tierra, 433
 - particionamiento de recursos, 514
 - Venus atrapamoscas, 897
- Darwin, Francis, 886r
- Datación radiométrica, 321r, 321f
- Davis, Leon, 236, 240, 243
- DDT
- águilas calvas, 495, 495f, 512, 517
 - biodiversidad, amenaza a, 591
 - magnificación biológica, 540r, 540f
 - perturbador endocrino, 729r
- De Risi, Joseph, 251
- Decodificación de información genética, 224, 224f
- Defensa de las plantas, 895-896, 895r, 895f, 896f
- Defensas internas específicas (respuesta inmunitaria adaptativa)
- descripción, 694f, 695
 - respuestas ante invasión, 695t
 - tipos de células involucradas, 695t
- Defensas internas inespecíficas (respuesta inmunitaria innata)
- descripción, 694f, 695
 - fiebre, 698
 - leucocitos, 695t, 696-697, 696f
 - respuesta inflamatoria, 695t, 697, 697f
 - respuestas a invasión, 695t
 - tipos de células involucradas, 695t
- Defensina, 696
- Deforestación
- bosques caducifolios tropicales, 563
 - bosques lluviosos tropicales, 563
 - cambio climático, 546
- Deglulio, Anthony, 677, 681, 690, 690f
- Del origen de las especies mediante selección natural* (Darwin), 267, 269, 270, 275, 278, 293
- Delfines, 471-472, 472f, 484
- Demonios de Tasmania, 462
- Dendritas, 613-614, 613f, 734f, 735
- Dengue, 249
- Departamento de Agricultura de Estados Unidos
- cultivos transgénicos, 246, 247t
 - lineamientos nutrimentales, 661
- Departamento de Justicia de Estados Unidos, 240
- Deposición ácida (lluvia ácida), 544-545, 545f
- Depósitos de nutrimentos, 539
- Depredación. *Véase también* Interacciones consumidor-presa
- diversidad animal, 323
 - evolución, 293
 - extinción, 310
 - formas de, 517, 517f
 - zorros de las Islas del Canal, 512, 517, 522, 525
- Depredadores
- comunicación acerca de, 481
 - controles poblacionales dependientes de la densidad, 497-498, 498f, 499f
 - definición, 517, 517f
 - Didinium*, 377, 377f
 - hongos, 404, 404f
 - perros de la pradera como presa, 469, 469f
 - plantas depredadoras, 883, 894, 896, 896f, 897, 897f
 - protistas, 369
 - visión binocular, 768, 769f
- Deriva continental, 307, 328-329, 329f
- Deriva genética
- cuello de botella poblacional, 287-288, 288f, 291r, 291f
 - definición, 286
 - efecto fundador, 288-289, 289f
 - especiación alopátrica, 307
 - influenza, 286r
 - panorama, 286-287, 286f, 290t
 - resistencia a antibióticos, 290
 - tamaño poblacional, 287, 287f
- Dermis, 614-615, 614f
- Desarrollo animal, 813-832
- control del desarrollo, 818-820, 818f, 819f, 820f
 - desarrollo directo e indirecto, 814-815, 814f, 815f
 - desarrollo humano
 - etapa embrionaria (primeros dos meses), 820-824, 821f, 822-823r, 823f, 824f
 - etapa fetal (últimos siete meses), 824, 824f
 - parto y alumbramiento, 825-826, 825f, 826r
 - placenta, 824-825, 825f, 828-829r, 829f
 - secreción de leche, 826-827, 827f - envejecimiento como etapa final de desarrollo, 827-829, 827f, 828f
 - Estudio de caso, regeneración, 813, 820, 822, 830
 - principios de, 814
 - proceso de desarrollo temprano, 815-818, 816f, 817t
 - repaso del capítulo, 830-832
 - reproducción asexual, 793-794, 793f, 794f
 - reproducción sexual, 793, 794-796, 794f, 795f
 - sistema reproductivo humano copulación, 803-804, 804r, 804f
 - enfermedades de transmisión sexual, 807, 807t, 808-809r, 809f
 - fecundación, 804-805, 804f, 806r, 806f
 - prevención del embarazo, 805, 805f, 807-810, 807t
 - pubertad, 796
 - sistema reproductivo femenino, 800-803, 800f, 800t, 801f, 802-803r, 803f
 - sistema reproductivo masculino, 796-799, 796t, 797f, 798f, 799f
- Desarrollo humano
- etapa embrionaria (primeros dos meses), 820-824, 821f, 822-823r, 823f, 824f
 - etapa fetal (últimos siete meses), 824, 824f

- Distribución localizada y extinción, 310
- Distribución uniforme, 502f, 503
- Distrofia muscular de Becker, 194r
- Distrofia muscular de Duchenne, 194r
- Distrofia muscular, 193, 194r, 194f, 252r
- Distrofina, gen, 194r
- DIU (dispositivos intrauterinos), 807t, 809
- Diversidad de ecosistema, 584
- Diversidad de especies, 584
- Diversidad genética
- biología de la conservación, 584
 - crusa animal, 810
 - elefantes marinos, 509
 - reducción de pozas génicas, 291r, 291f
- División celular
- definición, 141
 - funciones de 141-144, 141f, 142f, 143f
- División celular meiótica
- definición, 159, 159f
 - etapas de, 159-160, 159f, 160-161f
 - eucariontes, ciclos de vida de, 167-169, 167f, 168f
 - meiosis I, 159, 159f, 160-162, 160f, 162f, 163t
 - meiosis II, 159, 159f, 161f, 162, 163t
- División celular mitótica
- anafase, 149-150, 149, 149f, 163t
 - citocinesis, 149f, 150, 150f
 - cromosomas duplicados, 146, 146f, 147, 147f
 - definición, 141
 - eucariontes, ciclos de vida de, 167-169, 167f, 168f
 - fases de, 147, 148-149f
 - interfase, 146, 146f, 148f, 163t
 - metafase, 148f, 149, 163t
 - procesos de, 146
 - profase, 147-149, 148f, 163t
 - reparación de lesiones, 147, 150
 - telofase, 149f, 150, 163t
- División parasimpática, sistema nervioso autónomo, 743f, 744f, 745
- División simpática, sistema nervioso autónomo, 630, 743f, 744f, 745
- Djekoule, Sep, 508r
- Dólares de arena, 443
- Dolor, percepción de, 759t, 771
- Dolores de espalda, 274r
- Dominancia apical, 890, 891f
- Dominancia incompleta, 182-183, 183f
- Dominios
- descripción, 343, 346, 346f, 347f
 - relaciones evolutivas, 2f, 8-9, 8f
 - sistema de clasificación de Linneo, 343
- Donación de riñón en vida, 677, 681, 689, 690, 690f
- Donación y trasplante de órganos
- corazón, 619, 622, 636, 637
 - proteínas de reconocimiento, 79
 - riñones, 677, 681, 689, 690, 690f
- Donaciones "en dominó" de riñones, 677, 681, 690, 690f
- Dopaje sanguíneo, 640
- Dopamina
- drogas y adicción, 750r, 750f
 - mesencéfalo, 749
 - sistema nervioso y amor, 733, 740, 749, 755
 - ubicación en sistema nervioso y funciones, 735t
- Downton, Samantha Brilling, 758, 771
- Doxiciclina, 808r
- Dragón de komodo, 459
- Dragón marino foliado, 519f
- Drogas ilícitas
- neurotransmisores y adicción, 750r, 750f
 - placenta, que atraviesan, 828r
- Drosera, 894, 896, 896f
- Ducto linfático derecho, 635f, 636
- Ducto pancreático, 670, 670f
- Ducto torácico, 635f, 636
- Dugrar, Michelle, 493r
- Dunas del Sahara, 565, 565f
- Duodeno, 669-670
- Duramen, 845, 846f
- E**
- Ecdisoos, 424
- ECJ (enfermedad de Creutzfeldt-Jakob), 365
- Ecolocalización
- ballenas, 765r
 - murciélagos, 518, 518f
- Ecología
- definición, 491
 - plantas, papel de, 397-399
- Economía ecológica, 586
- Ecosistemas
- componentes de, 534
 - definición, 491
 - inversión a largo plazo, 580
 - nivel de organización biológica, 7f, 8
 - remiendo, y polinizadores, 875r, 875f
- Ecosistemas acuáticos, y perturbación del ciclo de nutrientes, 544, 544f
- Ecosistemas de la Tierra, diversidad de, 554-582
- biomas acuáticos
 - biomas marinos, 574-579, 575f, 576f, 577f, 578f, 579f
 - corrientes y ríos, 573-574, 573f
 - humedales de agua dulce, 574
 - lagos de agua dulce, 571-573, 571f, 572f
 - requisitos para la vida, 555 - biomas terrestres
 - bosques caducifolios templados, 559f, 566f, 568, 568f
 - bosques caducifolios tropicales, 556f, 559f, 563
 - bosques de coníferas septentrionales, 556f, 557f, 559f, 569-570, 569f, 570f
 - bosques lluviosos templados, 556f, 559f, 568-569, 569f
 - bosques lluviosos tropicales, 556f, 557f, 559f, 562-563, 562f
 - bosques tropicales de arbustos y sabanas, 556f, 559f, 563-565, 564f
 - chaparral, 556f, 559f, 566-567, 567f
 - desiertos, 556f, 557f, 559f, 565-566, 565f, 566f
 - pastizales, 556f, 559f, 567, 567f, 568f
 - requisitos para la vida, 555
 - tundra, 556f, 559f, 570-571, 570f, 572r
- clima, influencias sobre
- capa de ozono, 555, 558r, 558f
 - corrientes de aire, 556, 557f, 558-559, 559f
 - curvatura de la Tierra e inclinación sobre su eje, 556, 557f
 - montañas, 561, 561f
 - vientos prevalentes y proximidad a los océanos, 559-560, 560f
- distribución de la vida, determinantes de, 555, 556f
- Estudio de caso, cultivo sustentable de cacao y café, 554, 562, 563, 580
- reparo del capítulo, 580-582
- Ecoturismo, 399, 585, 585f, 598
- Ectodermo, 421, 423, 816, 816f, 817t
- Ectotermos, 606, 606f
- Edulcorantes, artificiales, 37, 38r, 38f
- Efecto fundador, 288-289, 289f
- Efecto invernadero, 546, 546f
- Efectores, 607, 607f, 741, 742
- Ehrlich, Paul, 120
- Eiseley, Loren, 26
- "e-jelly", 436r, 436f
- Ejercicio
- diabetes mellitus tipo 2, 730
 - huesos, 787-788, 788r, 788f
- Ejército estadounidense, 192r
- El Niño/Oscilación del sur, 560
- ELA (esclerosis lateral amiotrófica o enfermedad de Lou Gehrig), 49, 153
- Electroforesis en gel, 241, 241f
- Electrones
- capas de electrones, 20-22, 21f, 22-23, 25r, 25f
 - captura y liberación de energía, 21, 21f
 - partícula subatómica, 19, 19f, 19t
- Elefantes
- comunicación sonora, 477
 - especie clave, 524, 525f
 - especie selección K, 500f
 - especies de, 348
- Elefantes marinos septentrionales
- cuellos de botella poblacionales, 288, 288f
 - Estudio de caso, 490, 491, 493, 500, 509
- Elefantiasis, 636, 636f
- Elementos
- definición, 19
 - elementos comunes en cosas vivientes, 19t
 - nivel de organización biológica, 8
- Elementos de respuesta, 219
- Elementos de tubo criboso, 840, 840f, 841
- Elementos de vaso, 840, 840f
- Eliminación, 662
- Elongación
- traducción, 223f, 224
 - transcripción, 219-220, 220f
- Embarazo
- ácido fólico (folato), 660
 - gonadotropina coriónica, 803
 - tabaquismo, 650r
 - toxoplasmosis, 375r
- Embrión
- definición, 794
 - desarrollo temprano, 818-819, 819f
 - etapa embrionaria de desarrollo, 820-824, 821f, 822-823r, 823f, 824f
 - plantas, 384
 - semejanza, y ancestro común, 272, 273f
- Emigración, 491, 499, 499f
- Enanismo, 722
- Encefalitis esponjiforme bovina (enfermedad de las vacas locas), 32, 42, 49, 365
- Encéfalo
- aprendizaje y memoria, 754-755
 - cefalópodos, 437
 - células que no se dividen, 142
- encéfalos vertebrados, partes de, 747, 747f
- grande, evolución de, 335-336
- lados izquierdo y derecho, funciones de, 753-754, 754f
- mesencéfalo, 747, 747f, 748f, 749, 750r, 750f
- neandertales, 333
- neuroimagenología, 752-753r, 752f, 753f
- proscencéfalo, 747, 747f, 748f, 749, 751, 751f
- rombencéfalo, 747, 747f, 748f, 749
- sistema límbico, 752-753, 752f, 753r
- sistema nervioso central, componente de, 743, 743f
- tamaño, y evolución humana, 330
- Endocitosis, 66, 81t, 86-88, 86f, 87f
- Endocitosis mediada por receptor, 87, 87f
- Endodermis, 849
- Endodermo, 421, 423, 816, 816f, 817t
- Endoesqueleto
- definición, 782f, 783
 - equinodermos, 443
 - esqueletos vertebrados, 783-784, 784f
 - funciones de, 783
- Endofitas, 413-414
- Endomembrana, sistema, 66, 68, 68f
- Endometrio, 800f, 802-803
- Endorfinas, 735t
- Endosimbiosis secundaria, 370
- Endospermo, 870
- Endosporas, 356, 356f
- Endotelio, 630, 631f
- Endotermos, 606, 606f
- Energía
- adquisición y uso por organismos, 2, 3f
 - agua, calentamiento, 28, 28r
 - captura y liberación por electrones, 21, 21f
 - conservación, 599
 - definición, 94
 - fuentes de nutrición, 657-658, 657f, 658r, 658f
 - nucleótidos como portadores, 44-45, 45f
 - plantas como proveedores de, 398
 - recursos renovables, 595
 - servicios de los ecosistemas, 584
- Energía cinética, 94, 94f, 98
- Energía de activación
- catalizadores, 99-100, 100f
 - enzimas, 101
 - reacciones químicas, 97-98, 97f
- Energía eléctrica, 94
- Energía nuclear, Estudio de caso, 18, 20, 28, 30
- Energía potencial, 94, 94f
- Energía química, definición, 94
- Energía radiante, 94
- Energía solar, 108-122. Véase también Fotosíntesis
- ciclo de Calvin
- biocombustibles, 119r, 119f
 - etapa de fotosíntesis, 110, 111, 111f
 - glucosa, síntesis de, 116f, 118
 - panorama, 115-116, 116f, 117-118r, 117f, 118f
- Estudio de caso, fotosíntesis y extinción de dinosaurios, 108, 111, 115, 120
- fotosíntesis (Véase Fotosíntesis)
- reacciones luminosas, 111-115, 112r, 112f, 113f, 114f
 - reparo del capítulo, 120-122
 - vida, mantenimiento, 95-96
- Energía térmica, 94

- Energía, adquisición de, por células fotosíntesis, 124, 124f
glucosa como fuente de energía, 124, 125f
- Energía, cosecha con glucólisis y respiración celular, 123-138
energía para células, fuente de, 124-125, 124f, 125f
- Estudio de caso, ADN mitocondrial, 123, 132, 234, 135-136, 136f
- fermentación, 132-135, 134f, 135f
- glucólisis, 125, 125f, 126r, 126f
- repaso del capítulo, 136-138
- respiración celular
cadena de transporte de electrones y quimiosmosis, 128-129
definición, 127
descomposición de glucosa, 124, 125f, 131f, 131t
formación de acetil CoA y ciclo de Krebs, 127-128, 128f, 130r, 130f
tipos de moléculas usadas, 132, 132f, 133r, 133f
ubicación de, 127, 127f
- Energía, etapa de cosecha de glucólisis, 125, 125f, 126f
- Energía, etapa de inversión, de glucólisis, 125, 125f, 126f
- Energía, flujo a través de ecosistemas
cadenas tróficas y redes tróficas, 536, 537f, 538f
fotosíntesis, 534, 535f
niveles tróficos, paso a través, 534, 535f
producción primaria neta, 535-536, 536f
transferencia de energía, ineficiencia de, 536-539, 538f, 540r, 540f
- Energía, flujo en una célula, 93-107
energía, descripción, 94-96, 94f, 95f, 96r, 96f
enzimas, regulación de, 101-105, 101f, 102r, 102f, 103f, 104f, 105f
Estudio de caso, energía celular, 93, 95, 98, 106
promoción enzimática de reacciones bioquímicas, 99-101, 100r, 100f, 101f
repaso del capítulo, 106-107
transformación de energía durante reacciones químicas, 97-98, 97f
transporte de energía dentro de células, 98-99, 98f, 99f
- Energía, moléculas portadoras de ATP, 98-99, 98f, 99f
definición, 98
portadores de electrones, 99
reacciones acopladas, 99, 99f
- Enfermedad cardiovascular, 632-633r, 632f, 633f, 650r, 730
- Enfermedad de Alzheimer
proteínas mal plegadas, 49
tomografías TEP, 22f, 22f
- Enfermedad de Chagas, 375r
- Enfermedad de Creutzfeldt-Jakob (ECJ), 365
- Enfermedad de Creutzfeldt-Jakob, variante (vECJ), 32, 49
- Enfermedad de Gaucher, 247-248
- Enfermedad de Huntington, 192, 751
- Enfermedad de las vacas locas (encefalitis espongiforme bovina), 32, 42, 49, 365
- Enfermedad de Lou Gehrig (esclerosis lateral amiotrófica o ELA), 49, 153
- Enfermedad de Lyme, 361
- Enfermedad de Parkinson, 49, 153, 254, 751
- Enfermedad del sueño africana, 371t, 372-373, 373f
- Enfermedad holandesa del olmo, 407t, 415
- Enfermedad infecciosa, diagnóstico con tecnología de ADN, 251
- Enfermedad pulmonar obstructiva crónica (EPOC), 650r, 650f
- Enfermedad renal terminal (ERT), 684r
- Enfermedad, defensas contra, 693-714
asistencia médica para
medicamentos antimicrobianos, 706
vacunas, 706, 708r, 708f
cáncer, combate de, 711
defensas inespecíficas, 695-698, 695t, 696f, 697f
defensas, panorama de, 694-695, 694f, 695t
Estudio de caso, bacterias comedoras de carne, 693, 698, 704, 709, 712
mal funcionamiento del sistema inmunitario, 709-701, 709f, 710f
repaso del capítulo, 712-714
sistema inmunitario adaptativo
componentes de, 695t, 698-699, 699f
inmunidad, mantenimiento, 695t, 704-706, 706r, 706f, 707r, 707f
invasores, atacar, 695t, 702-704, 703f, 704f, 705f
invasores, reconocimiento, 695t, 699-702, 700f, 701r, 701f
- Enfermedades autoinmunes, 445, 709
- Enfermedades de transmisión sexual (ETS), 807, 807t, 808-809r, 809f
- Enfermedades inmunodeficientes, 710, 710f
- Enfermedades relacionadas con el estrés, 728r
- Enfermedades transmitidas por alimentos
envenenamiento por alimentos, y resistencia a antibióticos, 281
Estudio de caso, 352, 356, 361, 365, 366
prevención de, 366
- Enfisema, 248, 640, 650r
- Enlaces covalentes
carbono en moléculas orgánicas, 33-34, 33f
descripción, 24, 24t
moléculas polares y no polares, 23t, 24, 24f
- Enlaces covalentes no polares, 23t, 24, 24f
- Enlaces covalentes polares, 23t, 24, 24f
- Enlaces de hidrógeno
cohesión entre moléculas de agua, 853, 854f
descripción, 23t, 26, 26f
doble hélice de ADN, 204-205, 204f
enzimas, 605
moléculas de agua, cohesión entre, 26, 26f
- Enlaces disulfuro
cabello rizado, 44r, 44f
estructura terciaria de proteínas, 42
proteínas, 40, 41f
- Enlaces iónicos, 23-24, 23f, 23t
- Enlaces peptídicos, 41, 41f
- Enlaces químicos
definición, 23
enlaces covalentes, 23t, 24, 24f, 24t, 33-34, 33f
enlaces de hidrógeno (Véase Enlaces de hidrógeno)
- enlaces iónicos, 23-24, 23f, 23t
- Ensayo sobre el principio de población (Malthus), 269
- Enterocolitis necrotizante, 358r
- Entropía, 95, 95f
- Envejecimiento programado, 827-828, 827f
- Envejecimiento, como etapa final de desarrollo, 827-829, 827f, 828f
- Envenenamiento de moluscos, 375
- Envenenamiento por cornezuelo, 416
- Envenenamiento sanguíneo, y resistencia a antibióticos, 281
- Enviropiop, 248
- Envoltura nuclear, 57t, 63-64, 64f
- Envolturas de sushi, 380r
- Enzimas
definición, 100
drogas, venenos y ambiente, 104-105, 105f
formas inactivas, 103
homeostasis, 605
inhibición competitiva o no competitiva, 103, 103f
membranas celulares, 76f, 79
pH, efecto de, 104-105, 105f
reacciones bioquímicas, promoción de, 99-101, 100r, 100f, 101f
regulación alostérica, 103-104, 104f
regulación de, 101-105, 101f, 102r, 102f, 103f, 104f, 105f
tipo de proteína, 40
- Enzimas alostéricas, 103
- Enzimas de restricción, 245, 245f, 250
- Enzimas desnaturalizadas, 104
- Eosinófilos, 626t, 628
- EPA. Véase Environmental Protection Agency (Agencia de Protección Ambiental) (EPA)
- EPAS1, gen, 314
- Ephedra, género, 393
- Epidermis
artrópodos, 437
crecimiento primario de tallos, 843, 844f
hojas, 109, 110f
organización del cuerpo animal, 614, 614f, 615
raíces, 848-849, 848f
sistema de tejido dérmico de plantas, 838t, 839, 839f
- Epidídimo, 796t, 797f, 798
- Epigenética, 229, 231r, 231f
- Epiglottis
sistema digestivo, 666f, 667, 667f
sistema respiratorio, 647f, 648
- Epinefrina (adrenalina)
arteriolas, 630
hormona derivada de aminoácido, 719
médula suprarrenal, 720f, 721t, 728
ritmo cardíaco, 626
- Epitelio ciliado, 610, 611f
columnar, 610, 611f
columnar simple, 610, 611f
- Epitelio cuboide, 610, 611f
- Epitelio escamoso, 610, 611f
- Epitelio estratificado, 610, 611f
- Epitelio simple, 610, 611f
- EPOC (enfermedad pulmonar obstructiva crónica), 650r, 650f
- Equidnas (hormigueros espinosos), 460, 461, 461f
- Equinodermos (Echinodermata)
evolución animal, 422f, 423, 424
invertebrados, 427t, 443-444, 443f, 444f
- Equisetos, 325, 325f, 387f, 387t, 390f, 391
- Era cenozoica, 320t
- Era mesozoica, 320t
- Era paleozoica, 320t, 323, 324
- Era precámbrica, 319, 320t, 33
- Erección, 803, 804f
- Eritrocitos (glóbulos rojos)
anemia falciforme, 190-191, 191f
descripción, 626, 626t, 627-628, 627f, 628f
ósmosis, 84, 84f
tejido conectivo, 612, 612f
- Eritropoyetina
animales modificados genéticamente, a partir de, 248
gran altitud, 653
niveles de oxígeno en sangre, 688-689
potenciador del rendimiento atlético, 727r, 727f
riñones, producción en, 628, 628f, 720f, 721t, 728-729
sintética, 640
- Erizos de mar, 304, 427t, 443f, 600-601, 600f
- Erosión, 584-585
- ERT (enfermedad renal terminal), 684r
- Escala pH, definición, 29-30, 29f
- "Escalera de la naturaleza", 263, 263f
- Escarabajo bombardero, 439, 518
- Escarabajo de algodóncillo, 475f
- Escarabajo de junio, 439f
- Escarabajos
carroñeros, 863, 880
invertebrados voladores, 439, 439f
- Escarabajos de la corteza del pino, 592, 592f
- Escherichia coli
enfermedades transmitidas por alimentos, 361
regulación de expresión génica, 227-228, 227f
reproducción procariontes y conjugación, 359f
tamaño, 362f
- Esclerosis lateral amiotrófica (ELA, o enfermedad de Lou Gehrig), 49, 153
- Esclerosis múltiple, 153, 709
- Esclerótica, 766f, 767
- Escoba de bruja, 563
- Escobón, 874, 874f
- Escorpiones, 437, 440f
- Escroto, 797, 797f
- Esfínter esofágico inferior, 668, 668f
- Esfínter pilórico, 668, 668f
- Esfínteres, 668, 668f
- Esfínteres precapilares, 631f, 634
- Esófago
digestión humana, 666f, 667, 667f, 668, 668f
digestión lombriz de tierra, 664, 664f
- Espacio intermembranoso, mitocondrial, 127, 127f, 128, 129, 129f, 131, 131t
- Especiación
aislamiento genético, 312
alopátrica, 305, 305f, 307
árboles evolutivos y radiación adaptativa, 308-309, 309f
Censo de Vida Marina, 306r, 306f
definición, 305
procesos de, 305
simpátrica, 305, 307-308, 308f
Especiación alopátrica, 305, 305f, 307, 310
Especiación simpátrica, 305, 307-308, 308f
- Especialización, y extinción, 310, 310f, 311r, 311f
- Especie biológica
concepto de, 300

- definición, 348
 Especie filogenética, concepto, 348
 Especies
 ancestros comunes, 268r, 268f
 definición, 5, 300, 341
 nivel de organización biológica, 27f
 nueva, descubrimiento de, 299, 302, 307, 307f, 310, 312
 número de, 300r, 348-349, 349f
 sistema binomial, 9
 sistema de clasificación de Linneo, 343
 Especies amenazadas, definición, 588
 Especies clave
 estructura comunitaria, 524-525, 525f
 función del ecosistema, 587, 587r, 587f
 Especies en peligro crítico de extinción, 588
 Especies en peligro de extinción
 código de barras de ADN, 244r
 definición, 588
 especies invasoras, 516r, 516f
 pozas génicas en reducción, 291r, 291f
 Especies invasoras
 biodiversidad, amenazas a, 590-591, 591f
 especies introducidas, fondos para combatir, 381
 Estudio de caso, 368, 376, 381
 interacciones comunitarias, 516r, 516f
 resistencia ambiental, 495
 Especies, origen de, 299-313
 aislamiento reproductivo
 definición, 300
 mecanismos anteriores al apareamiento, 302-304, 302f, 302t, 303f, 304f
 mecanismos posteriores al apareamiento, 302t, 304, 305f
 especie, descripción, 300-301, 300r, 301f
 Estudio de caso, nuevas especies, 299, 302, 307, 307f, 310, 312
 extinción, 310-312, 310f, 311, 311f
 formación de nuevas especies
 árboles evolutivos y radiación adaptativa, 308-309, 309f
 Censo de Vida Marina, 306r, 306f
 especiación alopátrica, 305, 305f, 307, 310
 especiación simpátrica, 305, 307-308, 308f
 procesos de especiación, 305
 repaso del capítulo, 312-313
 Especies selección *K*, 500, 500f, 501
 Especies selección *r*, 500-501, 500f
 Especies vulnerables, definición, 588
 Espectro electromagnético, 111-112, 112f
 Espermatocida, 807t, 809
 Espermatóides, 798, 798f
 Espermatocito primario, 798, 798f
 Espermatocitos secundarios, 798, 798f
 Espermatóforo, 795
 Espermatogénesis, 798, 798f, 799f
 Espermatogonias, 797-798, 797f, 798f
 Espermatozoides
 congelados, para reproducción animal, 810
 definición, 794
 espermatogénesis, 798, 798f
 producción de, 796t, 797-798, 797f, 798f
 tecnología de clasificación de espermatozoides, 806r
 Espículas, 426, 426f
 Espina bífida, 253r
 Espinas, 846, 847f
 Espiráculos, 644, 644f
 Espirilos, 58, 58f
 Esponja acampanada, 425f
 Esponja incrustada, 425f
 Esponja tubular, 425f
 Esponjas (Porifera)
 digestión, 662, 663f
 evolución animal, 421, 422f
 invertebrados, 425-426, 425f, 426f, 426t
 respiración, 641-642, 642f
 Esponjas anticonceptivas, 807t, 809
 Esporangios, 391, 391f, 411, 411f
 Esporas
 alternación de generaciones, 864-865, 864f, 865f
 descripción, 384, 384f
 helechos, 391-392, 391f
 hongos, 404, 404f, 405, 405f
 mixomicetos, 378, 379, 379f
 Esporofitos, 384, 384f, 386, 864-865, 864f, 865f
 Esqueleto
 articulaciones, 788-789, 788f, 789f
 cartilago, 784-785, 785f
 definición, 782
 desarrollo animal, 323-324
 endoesqueleto de equinodermo, 443
 endoesqueleto vertebrado, 783-784, 784f
 estructuras y papeles, 616t
 exoesqueletos, 323, 326, 437, 437f
 hueso, 785-788, 785f, 786f, 787r, 787f, 788f
 ligamentos, 784, 785, 786-787, 788, 788f
 músculos antagonistas, 782-783, 782f, 783f
 repaso del capítulo, 790-791
 sistema esquelético humano, 784, 784f
 tendones, 786-787, 788, 788f
 Esqueleto apendicular, 784, 784f
 Esqueleto axial, 784, 784f
 Esqueleto azúcar-fosfato, 204, 204f, 208r, 208f, 209f
 Esqueleto hidrostático, 431, 728-783, 782f
 Estadística, definición, 10
 Estadísticamente significativo, definición, 10
 Estambres, 866, 867f
 Estantes, sucesión en, 528, 529f
 Estatinas, 104
 Estatolitos, 888, 888f
 Esterilización (reproductiva), 805, 805f, 807
 Esteroides, 35t, 47-48, 47f, 48r, 48f
 Esteroides anabólicos, 727r, 727f
 Estigma
 angiospermas, 396, 396f
 flores completas, 866, 867f
 Estilo, 866, 867f
 Estilo de vida
 conservar con biodiversidad, 598-599
 enfermedad cardíaca, 48r
 Estimulos
 condicionamiento, 470
 intensidad de, 741-742, 741f
 percepción y respuesta de organismos, 3, 3f
 sensación de, 759-760, 760f
 Estolones (plantas), 846, 847f
 Estómago
 digestión humana, 666f, 667t, 668-669, 668f, 669r, 669f
 sistema endocrino mamífero, 720f, 721t, 730
 Estomas
 hojas, 109, 109f, 110f, 841, 841f
 plantas, 385, 386f
 tasa de transpiración, 856-857, 856f
 Estramenópios (cromistas), 371t, 373-374, 373f, 374f
 Estrategias de historia de vida, 500-502, 500f, 501f
 Estrella de tierra, 404f
 Estrellas de mar, 427t, 443, 443f, 444, 444f
 Estreptomicina, 285f
 Estrés, indicadores químicos de, 487
 Estrés oxidativo, 25r, 25f
 Estribo, 762-763f
 Estrilda piquigorda ventinegra, 296, 296f
 Estrógeno
 ciclo menstrual, 802-803, 802r, 803r, 803f
 cuerpo lúteo, 801
 decepción endocrina, 729r
 hormona esteroide, 35t, 47f, 48
 osteoporosis, 787r
 pubertad, 796
 secreción ovárica, 720f, 721t, 726
 Estroma, 70, 71f, 110, 110f
 Estructura cuaternaria, 42-43, 42f
 Estructura doble hélice del ADN
 cadenas antiparalelas, 205, 208r, 209f
 células eucariontes, 145, 145f
 descripción, 45, 45f, 141, 141f
 descubrimiento de, 201, 201f, 204-205, 204f
 Estructura primaria, definición, 41, 42f
 Estructura secundaria, definición, 41-42, 42-43f
 Estructura terciaria, definición, 42, 42f
 Estructura y función de la célula, 52-74
 atributos básicos de las células, 53, 53f, 56, 56f, 57t
 características de célula eucarionte
 cilios y flagelos, 57t, 59f, 62-63, 63f
 citoesqueleto, 57t, 61-62, 62f, 65r, 65f
 citoplasma y organelos, 57t, 59f, 60f, 66-68, 67f, 68f, 69f
 estructuras dentro de, 57t, 59-60, 59f, 60f
 estructuras extracelulares, 57t, 60, 60f, 61, 61f, 72
 mitocondrias y cloroplastos, 57t, 59f, 60f, 70-71, 70f, 71f
 núcleo, 57t, 59f, 60f, 63-64, 64f, 66, 66f
 plástidos, 57t, 60f, 71, 71f
 vacuolas, 57t, 60f, 68-69, 69f
 características de célula procarionte, 57-59, 58f
 células, descubrimiento de, 54-55r, 54f, 55f
 Estudio de caso, nuevas partes para cuerpos humanos, 52, 57, 61, 72
 repaso del capítulo 72-74
 teoría celular, 53
 Estructuras análogas, 273, 273f
 Estructuras homólogas y evolución, 270, 270f
 Estructuras vestigiales
 Estudio de caso, 262, 272, 275, 278, 278f
 evolución, 270, 272, 272f, 278
 Estuarios, 574, 576f
 Etanol, 119r, 119f
 Etapa diploide de generaciones de plantas, 384, 384f, 864-866, 864f, 865f
 Etapa haploide de generaciones vegetales, 384, 384f, 864-866, 864f, 865f
 Etapa industrial de la transición demográfica, 504, 505f
 Etapa postindustrial de la transición demográfica, 505, 505f
 Etapa preindustrial de la transición demográfica, 504, 505f
 Etapa transicional de la transición demográfica, 504, 505f
 Etapas subclimax de un ecosistema, 525, 529-530
 Etileno
 crecimiento vegetal, 889-890
 maduración de frutos, 893
 senescencia, 893-894
 sitio de síntesis y principales efectos, 884t, 885
 Etinilestradiol, 729r
 Eucariontes
 dominios de la vida, 346, 346f, 347f
 historia de la vida, 320t, 321-322, 322f
 Euforbia, 386
 Euforbias, 565, 565f
 Euglena, 371t, 372, 372f
 Euglenidos, 371t, 372, 372f
 Euglenozoos, 371t, 372-373, 372f, 373f, 375r
 Eukarya (dominio)
 esquema de clasificación, 346, 346f, 347f
 protistas, 369
 relaciones evolutivas, 8, 8f, 9
 Euryarchaeota, 354
 Evaporación, 28
 Evento de extinción y capa de frontera cretácico-terciario (C-T), 108, 115, 120
 Evolución
 capacidad para, en una especie genéticamente homogénea, 509
 cronología de pensamiento evolutivo, 264f
 descripción, 4-5, 263
 estructuras vestigiales, 278
 investigación médica, 350
 organismos, por, 4
 poblaciones y genes, relación con, 282-284, 282f, 283f, 289r, 289f
 postulados de Darwin y Wallace, 267, 269-270, 269f
 procesos subyacentes, 5-6, 6f
 promoción por las personas, 277r, 277f
 relaciones evolutivas, 2f, 8-9, 8f
 semejanzas entre organismos, 4-5, 5f
 sistemática, 341-342, 342f
 Evolución convergente, 272-273, 273f
 Evolución de poblaciones, 281-298
 Estudio de caso, resistencia a antibióticos, 281, 290, 293, 296
 evolución, causas de
 apareamiento selectivo, 290, 290f, 290t
 deriva genética (Véase Deriva genética)
 flujo génico, 285, 290t
 mutaciones, 284-285, 285f, 290t
 selecciones natural y sexual, 290, 290f
 poblaciones, genes y evolución, 282-284, 282f, 283f, 289r, 289f

- repaso del capítulo, 297-298
 selección natural, proceso de, 291-296, 292r, 294f, 295f, 296f
- Evolución humana**
 cultura, desarrollo de, 336-337
 género *Homo*, 320t, 331, 332f, 333-334, 333f, 334f
 línea homínina, 330-331, 331f, 332f
 primates, 330, 330f
 seres humanos modernos, 334-335, 334f, 335f, 336f
 tamaño del cerebro, 335-336
- Evolución, principios de**, 262-280
- Estudio de caso, estructuras**
 vestigiales, 262, 272, 275, 278, 278f
- evolución, evidencia para, 270-275, 271f, 272f, 273f, 274r, 274f
- evolución poblacional por selección natural, 275-278, 275f, 276f, 277r, 277f
- pensamiento evolutivo, desarrollo de, 263-267, 263f, 264f, 265f, 267f, 268r, 268f
- repaso del capítulo, 279-280
- selección natural, 267, 269-270, 269f
- Excavados, 370, 370f, 371t, 372, 372f
- Excreción, 678-679, 678t
- Exhalación, 648, 649f
- Exocitosis, 6, 81t, 88, 88f
- Exoesqueletos**
 artrópodos, 326, 437, 437f
 desarrollo animal, 323
 movimiento muscular, 782f, 783, 783f
- Exoesqueletos, muda, 437, 437f
- Exones, 221-222, 221f
- Experiencia**
 aprendizaje, 468-469
 aprendizaje social, 471-472, 472f
 condicionamiento, 470-471, 471f
 habituación, 469, 469f
 impronta, 469-470, 470f
 intuitiva, 472, 472f
- Experimentos**
 controlados, 10, 12-13r, 12f, 13f
 método científico, 9
- Explotación forestal/madera**
 bosques caducifolios templados, 568
 bosques de coníferas septentrionales, 570, 570f
 bosques lluviosos templados, 569
 bosques proporcionan su propia agua, 855r
- Expresión y regulación génica**, 215-235
- Estudio de caso, fibrosis quística, 251, 225, 226, 233, 233f
- eucariontes, regulación en
 ARN no codificador, 230, 232, 232f
 controles epigenéticos, 229, 231f, 232f
 hemoglobina, 227r
 pasos en, 228-229, 228f
 tasa de transcripción, 229, 230r, 230f
- información de ADN, uso celular de, 216-219, 216t, 217f, 217t, 218f, 219t
- mutaciones, 225-226, 226t
- procariontes, regulación en, 226-228, 227f
- repaso del capítulo, 233-235
- traducción de información genética, 217-218, 217t, 218f, 222-224, 222f, 223f, 224f
- transcripción de información genética, 217-218, 217t, 218f, 219-222, 220f, 221f
- Expulsión de leche ("bajada"), reflejo, 723, 723f, 826
- Éxtasis (MDMA), 750r
- Extinción**
 biodiversidad, disminución, 587-588, 588r
 causas de, 310-312, 310f, 311r, 311f
 clonación, 328r
 definición, 310
 dinosaurios, 108, 111, 115, 120
 evolución, 6, 6f
 vida, historia de, 320t, 328-329, 328r, 329f
- Extinción en masa**
 biodiversidad, disminución, 588
 cambio climático, 120
 episodios de, 320t, 328-329, 329f
- Extremo anterior (cabeza, cefálico), 422f, 423
- Extremo posterior (cola, caudal), 422f, 423
- "Extremos pegajosos" en ADN, 245, 245f, 246
- Exxon Valdez, derrame de petróleo, 360
- Eyaculación, 803
- F**
- Factores de coagulación, 629
- Factores de crecimiento
 control de ciclo celular, 151, 151f, 152r, 152f
 modificación epigenética, 229
 lesiones, 140, 151r, 153
 síndrome de Marfan, 174
- Factores de resistencia ambiental
 dependientes de la densidad, 496r, 497-499, 498f, 499f, 500
- Factores de resistencia ambiental independientes de la densidad, 497, 499, 500
- Factores de transcripción en células, 818
- FADH₂. Véase Flavina adenina dinucleótido (FADH₂)
- Fagocitos, 695t, 696, 696f
- Fagocitosis, 87-88, 87f, 696, 704
- Fallo cardíaco, 619, 622, 636, 637
- Falos hediondos, 408, 409f
- Familiar, en sistema de clasificación de Linneo, 343
- Faringe**
 sistema digestivo humano, 666f, 667, 667f
 sistema respiratorio humano, 647, 647f
- Faringitis estreptocócica, 693, 709
- FDA. Véase Food and Drug Administration (Administración de Alimentos y Medicamentos) (FDA)
- Fecundación**
 definición, 794
 etapa embrionaria de desarrollo, 820, 821f
 externa, 794-795, 795f
 interna, 795-796, 795f
 reproducción humana, 804-805, 804f, 806r, 806f
- Fecundación cruzada, 176, 176f, 177, 177f
- Fecundación doble, 870, 870f
- Fecundación externa, 794-795, 795f
- Fecundación *in vitro* (FIV), 257, 792, 806r, 810, 822r
- Fecundación interna, 795-796, 795f
- Fenilcetonuria (PKU), 38r
- Fenotipo**
 evidencia forense de ADN, 243, 243f, 244r, 244f
- experimentos mendelianos, 17f, 179-180, 179f, 180f
- genes y ambiente, 282-283, 282f
- reproducción y selección natural, 292-294
- Fermentación**
 cerveza y vino, 417-418
 condiciones aerobias, 132
 condiciones anaerobias, 132-133
 definición, 133
 dieta humana, 134-135, 135f
 fermentación alcohólica, 134, 134f
 fermentación de ácido láctico, 133, 134, 134f, 135
 resumen de descomposición de glucosa, 131t
- Fermentación alcohólica, 134-135, 134f, 135f
- Fermentación anaerobia, 132-133
- Fermentación de ácido láctico, 133, 134, 134f, 135
- Feromonas**
 agresión, comunicación, 480
 alimento, comunicación acerca de, 481, 481f
 comportamientos de apareamiento, 480, 481f
 comunicación, 477-478
 respuesta humana, 486-487
- Fertilidad a nivel de reemplazo (FNR), 504, 506, 507t
- Fertilizante, 543, 544, 596-597, 897
- Feto, descripción, 824, 824f
- Fibras de Purkinje, 625-626, 625f
- Fibras musculares**
 definición, 775, 775f
- Fibras musculares de contracción lenta, 778, 778f, 779, 780r, 789, 789f
- Fibras musculares de contracción rápida, 778, 778f, 779, 780r, 789, 789f
- Fibrilación, cardíaca, 626
- Fibrilina, 174, 184
- Fibrina, 629, 629f
- Fibrinógeno, 626t, 627, 629, 629f
- Fibrosis quística**
 Estudio de caso, 215, 225, 226, 233, 233f
 medicación a partir de animales genéticamente modificados, 248
 respiración, 640
 tamizado genético prenatal, 252r, 253r
 tecnología de ADN, 250, 251f
- Fiebre, 698
- "Fiebre del heno", 709
- Fiebre del valle, 416
- Fiebre reumática, 709
- Fifer, William, 486f
- Fijación de carbono, 116, 116f, 117-118r, 117f, 118f
- Fijación de nitrógeno, 542f, 543, 852, 853, 863f
- Filamento, 866, 867f
- Filamentos delgados, 776-777, 776f, 777f, 778f
- Filamentos gruesos, 776-777, 776f, 777f, 778f
- Filamentos intermedios, 61, 62f
- Filo, en sistema de clasificación de Linneo, 343
- Filodendro, 863, 880, 880f
- Filogenia**
 definición, 341
 semejanzas moleculares, 342, 342f
- Filtración, en formación de orina, 682-683, 682f
- Filtrado, en formación de orina, 681
- Fimbrias, 800f, 800t, 802
- Firmicutes, 354
- Fisión binaria (procarionte), 144, 144f, 357, 359, 359f
- Fisión procarionte (binaria), 144, 144f, 357, 359, 359f
- Fitocromos, 892, 892t
- Fitoplancton**
 ballenas, 587r
 cadenas tróficas, 536, 537f
 diatomeas, 373
 lagos, 572
 niveles tróficos en ecosistemas, 539, 543, 551, 552
 océano abierto, 577, 577f, 578
- Fitzroy, Robert, 268r
- FIV (fecundación *in vitro*), 257, 792, 806r, 810, 822r
- FIV de tres progenitores, 806r
- Flagelos**
 células procariontes, 58, 58f
 descripción, 57t, 59f, 62-63, 63f
 dinoflagelados, 371t, 374, 374f
 espermatozoide, 798, 798f
 euglenidos, 371t, 372, 372f
 kinetoplastidos, 371t, 372
 procariontes, 355, 355f
- Flagelos "rueda y eje", 355, 355f
- Flavina adenina dinucleótido (FADH₂)
 portador de electrones, 45
 respiración celular, 128, 128f, 129f, 130r, 130f, 131f, 131t
- Flavonoides, 25r
- Fleming, Alexander, 11, 11f
- Floema**
 funciones de, 385-386, 386f, 838t, 840-841, 840f
 hojas, transporte en, 841f, 842
 transporte de azúcar, 857-859, 857f, 858f
- Floema primario, 843, 844f
- Floema secundario, 844f, 845
- Flor completa, 866, 867f
- Flor estrella de mar, 863, 880
- Florecimiento de algas nocivas, 494r, 494f, 544, 544f
- Flores**
 angiospermas, 395, 395f, 396, 396f
 definición, 866
 estructuras y funciones, 866-870, 867r, 867f, 868f, 869f, 870f
 funciones de, 835f, 836
 mariposas y polillas, 438
 plantas terrestres tempranas, 320t, 325
 polinización y fecundación, 870, 870f
 señuelos para apareamiento, 876, 876f
- Flores cadáver, 863, 866, 874, 878, 880
- Flores imperfectas, 866, 868, 868f
- Flores incompletas, 866, 868, 868f
- Flores polinizadas por el viento, 869, 869f
- Flores que generan calor, 863, 874, 880
- Florigenos**
 floración, estimulación, 892
 sitio de síntesis y principales efectos, 884t, 885
- Flotadores llenos con gas en algas pardas, 374, 374f
- Fluido intersticial, 77, 634
- Fluido, definición, 77
- Flujo de energía y reciclado de nutrientes en ecosistemas
 Estudio de caso, salmón rojo, 533, 539, 543, 551-552, 551f
 flujo de energía
 cadenas tróficas y redes tróficas, 536, 537f, 538f

- fotosíntesis, 534, 535f
niveles tróficos, paso a través, 534, 535f
producción primaria neta, 535-536, 536f
transferencia de energía, ineficiencia de, 536-539, 538f, 540r, 540f
- movimiento de nutrimentos y energía a través de los ecosistemas, 534, 535f
- perturbación del ciclo de nutrimentos
cambio climático, 545-551, 545r, 546f, 547f, 548r, 548f, 549f, 550r, 550f
deposición ácida, 544-545, 545f
ecosistemas acuáticos, 544, 544f
- reciclado de nutrimentos
ciclo del carbono, 541-542, 541f
ciclo del fósforo, 543-544, 543f
ciclo del nitrógeno, 542-543, 542f
ciclo hidrológico, 539, 539f, 541, 548-549r, 548f, 549f
repaso del capítulo, 552-553
- Flujo génico
evolución, 285, 290t
población de equilibrio, 284, 289r
- Flujo masivo, 641
- Flúor
fuentes, papeles y síntomas de deficiencia, 659, 659t
número atómico, número de masa y % por peso en cuerpo humano, 19t
- FNR (fertilidad a nivel de reemplazo), 504, 506, 507t
- Folículos, 800-801, 801f
- Folículos pilosos, 614f, 615
- Food and Drug Administration (Administración de Alimentos y Medicamentos) (FDA) de Estados Unidos
alimentos OMG, 248r
códigos de barras de ADN, 244r
etiquetado de alimentos, 661f
grasas *trans*, 48r
invertebrados, 434, 443
Ivacaftor, 233
medicación a partir de plantas transgénicas, 247
sanguijuelas, 434, 443
terapia con células madre, 153
terapia VBLOC, 672r
- Foraminíferas, 371t, 377-378, 377f
- Formación reticular, 749
- Fosfatidilcolina, 77f
- Fosfoenolpiruvato (PEP) carboxilasa, 117r, 117f
- Fosfofructocinasa, 103-104, 104f
- Fosfolipasas, 77, 90, 90f, 91
- Fosfolípidos
lípidos, 35t, 47, 47f
membranas celulares, 76f, 77, 77f, 78r, 78f
- Fósforo
almacenamiento invernal de las plantas, 859
fuentes, papeles y síntomas de deficiencia, 659, 659t
número atómico, número de masa y % por peso en cuerpo humano, 19t
requisito de plantas, 850t
- Fósiles
edad, determinación, 319, 31r, 321f
esporas de helecho, 392
evolución, 264-266, 264f, 270, 271f
- explicaciones no evolutivas, 264f, 266
- Fotones, 111
- Fotopigmentos, 766, 768
- Fotorreceptores, 759t, 766
- Fotorrespiración, 116, 117r
- Fotosíntesis. Véase también Energía solar; Luz solar
angiospermas, 397
bacterias, 58f, 59
ciclo de Calvin
biocombustibles, 119r, 119f
glucosa, síntesis de, 116f, 118
panorama, 115-116, 116f, 117-118r, 117f, 118f
cloroplastos, 70-71
color de hoja, 834, 842, 859
definición, 109
desarrollo temprano de, 319, 320t
ecosistemas, 534, 535f
ecuación química para, 96, 124
energía celular, fuente última de, 124, 124f
fijación de carbono, 541, 541f
hojas, 841, 841f, 842
hojas y cloroplastos, 109-110, 109f, 110f
impactos de asteroides, 108, 111, 115, 120
metabolismo procarionte, 357, 357f
organismos, uso por, 2, 3f
plantas, característica de, 384
plantas como proveedoras de energía, 398
protistas, 370
reacciones luminosas, 111-115, 112r, 112f, 113f, 114f
servicios de los ecosistemas, 585
vida vegetal sobre tierra, 324
- Fotosistemas
definición, 112-113
fotosistema I, 113, 113f, 114, 114f
fotosistema II, 113-114, 113f, 114f
- Fototropismo
auxina, descubrimiento de, 886r, 886f
definición, 888
respuestas de brote y raíz, 888-889, 889f
- Fototropismo negativo, 889
- Fototropismo positivo, 888, 889f
- Fóvea, 766f, 767, 768f
- Fragmentación de hábitat, 590, 590f
- Fragmentación, y reproducción asexual, 793
- Franklin, Rosalind, 201
- Frecuencia alélica
cuellos de botella poblacionales, 287-288, 288f, 291r, 291f
efecto fundador, 288-289, 289f
panorama, 286-287, 286f, 290t
poza génica, 283-284, 283f
tamaño poblacional, 287, 287f
- Fregata, 480, 480f
- Frenado regenerativo de automóviles, 96r, 96f
- Fresas, 846, 847f
- Frijoles, 873f
- Fructosa, 35t, 36, 36f, 37f, 38r
- Fructosa difosfato, 125, 125f, 126f
- Fruto
angiospermas, 396f, 397
coordinación hormonal del desarrollo, 892-893, 893f
desarrollo de, 870-871, 871f
dispersión de semillas, 877-878, 877f, 878f, 879r, 879f
dispersos por el viento, 878, 878f
explosivo, 878, 878f
flores completas, 866
- flotante, 878, 879f
- pegajoso o comestible, 877, 877f, 879r, 879f
- sabor mejorado, tecnología para, 879r
- vegetales, diferenciación de, 872r
- Fruto del abrojo, 877f
- Frutos dispersos con el viento, 878, 878f
- Frutos explosivos, 878, 878f
- FSH. Véase Hormona foliculoestimulante (FSH)
- FTO, gen, 672r
- Fucus, 374f
- Fuente de azúcar, 858-859, 858f
- Fukushima Daiishi, planta nuclear, falla de, 18, 20, 28, 30
- G**
- G3P (gliceraldehído-3-fosfato)
glucólisis, 125, 125f, 126f
síntesis de, 115, 116, 116f, 118
- GABA (ácido gamma-aminobutírico), 735t, 750r
- Gage, Phineas, 752r, 752f
- Galactosa, 26f, 36
- Galápagos, islas, 267f, 268r, 268f
- Galgos "bully", 212, 212f, 213
- Gametofitos
alternación de generaciones, 384, 384f, 864-866, 864f, 865f
hembra, en plantas, 869-780, 869f
macho, en plantas, 868-869, 868f, 869f
plantas de evolución reciente, 386
- Gametofitos hembra, formación de, 869-870, 869f
- Gametofitos macho, granos de polen como, 868-869, 868f, 869f
- Gametos
definición, 157
plantas, 384, 384f
reproducción sexual, 142
variabilidad genética, 167
- Gamow, George, 218
- Ganado Belgian Blue, 198, 205, 207, 212, 213
- Gancho epicótilo, 873, 873f
- Gancho hipocótilo, 873, 873f
- Ganglios
platelmintos, 430
sistema nervioso, 742f, 743
- Ganglios basales, 748f, 749, 751
- Ganglios de la raíz dorsal, 745f, 746
- Garrapatas, 439, 440f
- Gases de efecto invernadero, 546, 546f
- Gastrina, 673, 721t, 730
- Gastrópodos, 427t, 434-435, 434f
- Gástrula, 816, 816f
- Gastrulación, 816, 816f, 820, 822
- Gatos, y color de pelaje, 185-186, 185f, 232, 232f
- Gause, C. F., 514, 514f
- Gazzaniga, Michael, 753
- Gemación
cnidarios, 428
reproducción asexual, 142, 143f, 793, 793f
- Generación espontánea, 12r, 12f, 315, 315f
- Género
definición, 341
sistema binomial, 9
sistema de clasificación de Linneo, 343
- Género *Australopithecus*, 331, 332f
- Genes
ambiente que influye la expresión, 184, 185-186, 185f
- comportamiento animal, 467-468, 467f
definición, 141, 157
efectos múltiples de, 184, 184f
enzimas, 102-103, 102r, 102f
evolución, 5
herencia, 175, 175f
herencia poligénica, 185, 185f
individuales, y múltiples alelos, 183-184, 184t
mismo cromosoma, en, 186-187, 186f, 187f
organización de ADN en células eucariontes, 145
poblaciones y evolución, relación con, 282-284, 282f, 283f, 289r, 289f
variabilidad genética, 157-158, 158f
- Genes de cadena ligera, 700, 700f, 701r, 701f
- Genes de cadena pesada, 700, 700f, 701r, 701f
- Genes dominantes, 282f, 283
- Genes estructurales, 227, 227f
- Genes ligados al sexo
herencia de, 188-189, 189f
trastornos genéticos, 192-193, 193f, 194r, 194f
- Genes recesivos, 282f, 283
- Genes reguladores, 226-227, 227f
- Genes virales "fósiles", 238
- Genética de poblaciones, 283
- Genomas
biotecnología, 249-250, 249f
definición, 282
humano, y conflictos éticos, 256-257, 257f
- Genotipo
experimentos mendelianos, 178f, 179-180, 179f, 180f
genes y ambiente, 282-283, 282f
- Germinación de semillas, 872-873, 873f
- Gerridae*, 477, 477f
- Ghrelin, 672r, 674, 721t, 730
- Giardia*, 370, 370f, 371t, 372
- Giberelinas
desarrollo de frutos y semillas, 892-893, 893f
germinación de semillas, 887, 889r, 889f
sitio de síntesis y principales efectos, 884-885, 884t, 885f
- Giddings, Chris, 156, 159, 163, 167
- Giddings, Tess, 156, 159, 163, 167
- Gimnospermas, 387f, 387t, 392-395, 393f, 394f
- Ginkgo biloba*, 392-393, 393f
- Giros, 559-560, 560f
- Glaciar, 547, 547f
- Glándula pineal, 720f, 721t, 728
- Glándulas
epitelio, 610, 611f
piel, en, 614f, 615
- Glándulas bulbouretrales, 796t, 797f, 799
- Glándulas endocrinas, definición, 610, 717
- Glándulas exocrinas, 610
- Glándulas mamarias, 460, 826, 827f
- Glándulas paratiroides, 720f, 721t, 724, 725
- Glándulas salivales, 666f, 667, 667t
- Glándulas suprarrenales, 720f, 721t, 728, 728r
- Glia, 734

- Gliceráldehído-3-fosfato (G3P).
Véase G3P (gliceráldehído-3-fosfato)
- Glicerol, 46
- Glicina, 735t
- Global Footprint Network, 508r, 588
- Globigerina*, 371t
- Globulinas, 626t, 627
- Glóbulos blancos, 612, 612f. Véase también Leucocitos (glóbulos blancos)
- Glóbulos rojos, 612, 612f. Véase también Eritrocitos (glóbulos rojos)
- Glomeromicetos, 406f, 407-408, 407f, 407t
- Glomérulos, 681, 681f
- Glucagón, 720f, 721t, 725-726, 725f
- Glucocorticoides, 720f, 721t, 728, 728r
- Glucógeno, 35t, 38, 93, 98, 106
- Glucolípidos, 77
- Glucólisis
definición, 125
descomposición de glucosa, 124, 125f, 131t
etapas de, 125, 125f, 126r, 126f
fermentación alcohólica, 134, 134f
fermentación de ácido láctico, 134, 134f
liberación de energía, 124, 124f, 125f
- Glucoproteínas
células humanas, 56, 56f
membranas celulares, 76f, 78
- Glucosa
carbohidratos, 35t, 36, 36f, 37f
ciclo de Calvin, 116f, 118
descomposición completa, ecuación química para, 124
descomposición, resumen de, 131t
descomposición, y relación con fotosíntesis, 124, 124f
fuente de energía celular, 124, 125f
respiración celular, 132, 132f, 133r, 133f
- Glutamato, 735t
- Gnetofitas, 393-394, 393f
- GnRH. Véase Hormona liberadora de gonadotropina (GnRH)
- Golgi, Camillo, 67
- Golpe de calor, 604, 605, 608, 617
- Gónadas
definición, 793
macho y hembra, 794
- Gonadotropina coriónica (CG), 803
- Gonoreya, 281, 361, 808r
- Gonyaulax*, 371t
- Gorrión sabanero marino, 480
- Gould, John, 268r
- Gould, Stephen Jay, 337
- GRACE, satélites, 549r
- Gradiente de ión hidrógeno (H⁺)
generación de ATP, 114-115, 114f
respiración celular, 129, 129f, 130r, 130f, 131f
- Gradiente, definición, 80
- Gramnegativo, bacterias, 354
- Grampositivo, bacterias, 354
- "Gran evento de oxigenación", 111
- Grano, 70, 71f, 110, 110f
- Grano de polen
alternación de generaciones, 865f, 866
gametofito macho, 868-869, 868f, 869f
- Granos (alimento), 397r
- Grasa parda, 615r
- Grasas
almacenamiento de energía, 133r, 133f
almacenamiento de mercurio en grasa, 540r
fuentes de energía, 657-658, 658f
lípidos, 35t, 46, 46f, 48f
respiración celular, 132, 132f
- Grasas *trans*, 48r
- Gravedad, percepción, 764-765, 764f
- Gravitropismo, 887, 888, 888f
- Gravitropismo negativo, 888, 888f
- Gravitropismo positivo, 888, 888f
- Griffith, Frederick, 199-200, 199f
- Grillos
comportamientos de apareamiento, 480
comunicación, 478
despliegue agresivo, 479
selección natural, 276, 276f
- Grillos de campo polinesios, 276, 276f
- Gripe aviar (ave), 248, 707r, 707f
- Gripe porcina (H1N1), 707r
- Groenlandia, hielo, 549r
- Grupo de control para experimentos, 10
- Grupo funcional amino, 34t
- Grupo funcional carboxilo, 34t
- Grupo funcional fosfato (forma ionizada), 34t
- Grupo funcional hidroxilo, 34t
- Grupo funcional metilo, 34t
- Grupo funcional sulfhidrilo, 34t
- Grupos funcionales en moléculas orgánicas, 34, 34t
- Grupos funcionales hidrofílicos en aminoácidos, 40, 41f
- Grupos funcionales hidrofóbicos en aminoácidos, 40, 41f
- Grupos funcionales que contienen azufre, 40, 41f
- Grupos monofiléticos, 345r, 345f
- Grupos parafiléticos, 345r, 345f
- Grupos sociales poco organizados, 484, 484f
- Guanina (G)
base nucleótido, 44, 45f, 200-201, 201f, 204-205, 204f
división celular, 141, 141f
síntesis de proteína, 216t, 218, 223f
- Guardián de la salud
alelo falciforme y atletas, 192r, 192f
alimentos falsos, 38r, 38f
arroz dorado, 255r, 255f
aterosclerosis, 632-633, 632f, 633f
cáncer, 152r, 152f
cáncer y medicina darwiniana, 292r
células madre, 822-823r, 823f
colesterol, grasas *trans* y tu corazón, 48r, 48f
cómo engordar por comer azúcar, 133r, 133f
distrofia muscular, 194r, 194f
drogas, neurotransmisores y adicción, 750r, 750f
drogas potenciadoras del rendimiento, 727r, 727f
enfermedades de transmisión sexual, 808-809r, 809f
epigenética, 231r, 231f
fallo renal, 684r, 684f
fluidez de membrana y fosfolípidos, 78r, 78f
grasas que queman calorías, 615
infecciones protistas, 375r
intolerancia a la lactosa, 102r, 102f
magnificación biológica de sustancias tóxicas, 540r, 540f
medicamentos a partir de plantas, 398r, 398f
obesidad, superación, 672r, 672f
osteoporosis, 784r, 787f
- parasitismo, coevolución y coexistencia, 523r, 523
- placenta como barrera o puerta abierta, 828-829r, 829f
- polen, alergia a, 867r, 867f
- radicales libres, 25r, 25f
- reproducción de alta tecnología, 806r, 806f
- salud del ecosistema del cuerpo, 358r, 358f
- síndrome de insensibilidad a los andrógenos, 230r, 230f
- tabaquismo, 650r, 650f
- virus mortales emergentes, 707r, 707f
- Guardián de la Tierra
agujero en la capa de ozono, taponamiento, 558r, 558f
arrecifes de coral, y calentamiento de temperaturas oceánicas, 432r, 432f
ballenas como clave, 587r, 587f
biocombustibles, 119r, 119f
biodiversidad, preservación, 311r, 311f
bosques proporcionan su propia agua, 855r, 855f
capacidad de carga de la Tierra, 508r, 508f
carne bioartificial, 65r, 65f
ciclos de auge y decadencia, 494r, 494f
códigos de barras de ADN, 244r, 244f
especies invasoras, 516r, 516f
frenado regenerador en automóviles, 96r, 96f
germinación después de fuego, 889r, 889f
intervención climática, 550r, 550f
murciélagos y síndrome de nariz blanca, 414r, 414f
polinizadores, dispersores de semillas y remiendo del ecosistema, 875r, 875f
promoción de evolución por las personas, 277r, 277f
ranas en peligro, 458r, 458f
realimentación positiva en el Ártico, 609r, 609f
reducción de las pozas génicas, 291r, 291f
ruido oceánico y comunicación de ballenas, 765r, 765f
tortugas marinas, salvamento, 594-595r, 594f, 595f
- Guepardo, 462f
- Guerra química, interacciones consumidor-presa, 518, 518f
- Guisantes
herencia de rasgo individual, 176, 176f, 177, 177f
herencia de rasgo múltiple, 180-181, 181f
- Gusto, 769, 770-771, 770f
- Gusto, sentido de, 667, 769, 770-771, 770f
- H**
- H1N1 (gripe porcina), 707r
- H5N1, virus influenza, 248
- Hábitat
anfibios, 458r
biodiversidad, amenazas a, 589-590, 589f, 590f, 594-595r, 594f, 595f
destrucción, y biodiversidad, 349
destrucción, y especies en peligro de extinción, 291r
especiación allopátrica, 305, 305f, 307
evolución vegetal, 385
extinción, 311r, 311f, 312
- procariontes, 356-357, 356f, 357r, 358r, 358f
protección, necesidad de, 593, 593f
Rafflesia arnoldii, 399
servicios de los ecosistemas, 585
- Habitación, 469, 469f
- Haces vasculares en hojas, 109, 110f, 841f, 842
- Haeckel, Ernest, 378
- Halcones, 536, 538f
- Haldane, J. B. S., 315
- Hambre y hormonas, 673-673, 673f
- Hamilton, Ashley, 656
- Hardy, Godfrey H., 284
- Hauser, Joe, 792
- Haynesworth, Thomas, 236, 240, 243, 258
- Haz aurículoventricular (AV), 625, 625f
- Haz AV (auriculoventricular), 625, 625f
- HCl (ácido clorhídrico), 667t, 668
- HDL (lipoproteínas de alta densidad), 48r, 632r
- Heces, 672
- Helechos
alternación de generaciones, 168f, 169, 864-865, 865f
ciclo de vida, 391-392, 391f
diversidad de plantas, 387f, 387t
- Helechos arbóreos, 320t, 325, 390f, 391
- Hélice, definición, 41, 42f
- Helicobacter pylori*, 523r, 669r
- Hembras
excitación sexual, 804
osteoporosis, 787r
selección sexual, 294-295, 294f
sistema reproductivo, 616t, 800-803, 800f, 800t, 801f, 802-803r, 803f
- Hemisferios cerebrales, 749, 753-754, 754f
- Hemocele, 434, 620, 620f, 621, 679, 679f
- Hemodiálisis, 684r, 684f
- Hemofilia, 193, 193f, 248, 254, 629
- Hemoglobina
anemia falciforme, 43, 296
descripción, 627, 627f
monóxido de carbono, 627-628
mutaciones por sustitución de nucleótido, 225-226, 226t
tipo de proteína, 35t, 40
transporte de oxígeno, 652, 652f
- Hemolinfa, 620-621, 620f, 679, 679f, 680
- Hendidura branquial, 450, 450f
- Hendidura sináptica, 737, 737f
- Henson, Jim, 693, 698
- Hepáticas, 387f, 387t, 388, 388f
- Hepatitis A, virus, 365
- Hepatitis B, 248, 828r
vacuna, 711
- Herbicidas, 276-277, 596, 597f, 884, 887r
2,4-D herbicida, 884, 887r
- Herbívoros
consumidores primarios, 534
definición, 498, 517, 517f
intestino delgado, 666
sistemas digestivos, 664-665, 664f
- Herencia de rasgo individual
alelos dominantes y recesivos en cromosomas homólogos, 177-179, 177f, 178f
autofecundación y fecundación cruzada, 176, 176f, 177, 177f
predicción de genotipo y fenotipo, 179-180, 179f

- predicciones mendelianas, 180, 180f
- Herencia de rasgos múltiples
alelos dominantes y recesivos, 180-181, 181f
herencia independiente, 181-182, 181f, 182f
- Herencia, definición, 175
- Herencia poligénica, 185, 185f
- Hermafrodita, definición, 425, 450
- Hermafroditas, 794, 794f
- Herpes genital, 808-809r, 828r
- Herpes, virus, 363
- Herramientas
aprendizaje social, 471-472, 472f
evolución humana, 333, 333f, 336
pulpos, 437
- Hershey, Alfred, 200, 202f, 202f, 203f
- Heterocigoto
dominancia incompleta, 182-183, 183f
experimentos mendelianos, 177-179, 177f, 179f
genes y ambiente, 282-283, 282f
genes y herencia, 175f, 176
- Heterótrofo (consumidor), 534, 535f
- Híbridos
aislamiento comportamental, 303
herencia de un solo rasgo, 177, 177f
- Hidrofílico, moléculas polares como, 27
- Hidrofóbico, moléculas no polares como, 27, 27f
- Hidrógeno
número atómico, número de masa y % por peso en cuerpo humano, 19t
requisito de plantas, 850t
- Hidrólisis, 35, 35f
- Hidrozoos, 426
- Hielo, 28, 28f, 29f
- Hielo antártico, 547-548, 549r
- Hierbas, 276-277
- Hierro
fuentes, papeles y síntomas de deficiencia, 659, 659t
hemoglobina, 628
número atómico, número de masa y % por peso en cuerpo humano, 19t
requisitos de plantas, 850t
- Hifas, 403, 403f
- Hígado, humano, 106, 605, 666f, 667t, 670, 670f
- Hipercolesteremia familiar, 191
- Hipertensión, 624, 730
- Hipertermia, 604, 605, 608, 617
- Hipertrofia muscular relacionada con miostatina, 213
- Hipocampo
descripción, 748f, 749
memoria a largo plazo, 755
sistema límbico, 752f, 753
- Hipodermis, 614f, 615
- Hipófisis
definición, 722
hipófisis anterior, 720f, 721t, 722-723, 722f, 727r, 727f,
hipófisis posterior, 720f, 721t, 722, 722f, 723, 723f
- Hipófisis anterior
sistema endocrino mamífero, 720f, 721t, 722-723, 722f, 727r, 727f
TSH, 724-725, 724f
- Hipófisis posterior, 720f, 721t, 722, 722f, 723, 723f
- Hiponatremia, 607r
- Hipotálamo
proscéfalos, 748f, 749
- realimentación negativa, 608
sistema endocrino mamífero, 720f, 721t, 722, 722f, 723
sistema límbico, 752-753, 752f
TSH, 724-725, 724f
- Hipótesis
experimentos controlados, 10, 12-13r, 12f, 13f
método científico, 9
Hipótesis de Álvarez, 108, 120
“Hipótesis de higiene”, 523r
Hipótesis de mundo verde, 600
Hipótesis de “origen multirregional”, 335, 336f
“Hipótesis de redundancia” de función del ecosistema, 586
Hipótesis de “reemplazo africano”, 335, 336f
“Hipótesis del remache” de función del ecosistema, 586
Hipótesis endosimbionte
células eucariontes, 32-322, 322f
descripción, 70
protistas, 370
- HlrisPlex, sistema, 243
- Histamina, 697, 709, 709f, 771
- Histones, 229
- Histoplasmosis, 416
- Historia evolutiva
clasificación procarionte, 354
invertebrados, 421-424, 422f, 423f, 424f
plantas, 385-386, 385f, 386f
HMS *Beagle*, 268r
“Hobbit” (*Homo floresiensis*), 332f, 334, 334f
- Hoja primordial, 843, 844f
- Hojas
angiospermas, 397
especializada, 842, 842f
estructuras y funciones, 841-842, 841f, 842f
Estudio de caso, colores de hojas otoñales, 834, 842, 853, 859
fotosíntesis, 109, 109f, 110f
funciones de, 835f, 836
hoja, definición, 841
- Homeobox, genes, 819-820, 820f
- Homeostasis
definición, 605
organismos que mantienen, 3, 3f
sistema urinario, 679
sistemas urinarios vertebrados
agua y contenido iónico de sangre, 682f, 683-685, 685f, 688, 688r, 688f
alcohol y deshidratación, 688r
ambientes acuáticos, 689, 689f
fallo renal, 683, 684r, 684f
pH sanguíneo, 688
presión arterial y niveles de oxígeno, 688-689
- Homeostasis y la organización del cuerpo animal, 604-618
Estudio de caso, golpe de calor, 604, 605, 608, 617
función enzimática, 605
homeostasis
organización del cuerpo animal
jerarquía de estructura, 608-609, 609f
órganos, 614-615, 614f
sistemas orgánicos, 615, 616t
tejido conectivo, 609f, 610, 612-613, 612f, 615r
tejido epitelial, 609-610, 609f, 611f
tejido muscular, 609f, 613, 613f
tejido nervioso, 613-614, 613f
regulación de temperatura corporal, 605-606, 606f
repaso del capítulo 617-618
- sistema de realimentación, 606-608, 607r, 607f, 609r, 609f
- Homínino, definición, 314
- Homíninos denisovianos, 250, 314, 334, 337
- Homo erectus*, 331, 332f, 335, 336
- Homo ergaster*, 331, 332f, 333, 333f
- Homo floresiensis* (“Hobbit”), 332f, 334, 334f
- Homo habilis*, 331, 332f, 333f
- Homo heidelbergensis*, 332f, 333, 335
- Homo neanderthalensis* (neandertales
cromañones, cruza con, 335
evolución humana, 332f, 333-334
fenotipificación de ADN, 243, 243f
Homo sapiens, cruza con, 337
Homo sapiens
cromañones, 334-335, 334f, 335f
evolución de, 331, 332f, 333-334
neandertales, cruza con, 333-334, 337
seres humanos modernos, surgimiento de, 334-337, 334f, 335f, 336f
- Homocigoto
dominancia incompleta, 182-183, 183f
experimentos mendelianos, 177-179, 177f, 178f
genes y ambiente, 282-283, 282f
genes y herencia, 175f, 176
- Homólogos. Véase también Cromosomas homólogos
mezcla, 165-166, 166f
variabilidad genética, 157-158, 158f
- Hongo de la miel (*Amillaria solidipes*), 402, 409, 415, 418
- Hongo halo blanco, 563
- Hongo sombrero escarlata, 410f
- Hongos
patógeno anfibio, 458r
“pesticidas fúngicos”, 415, 415f
Hongos *Amanita*, 407t, 416-417, 416f
Hongos de repisa (*Polysporus*), 407t, 408, 409f
Hongos, diversidad de, 402-419
Estudio de caso, hongo de la miel, 402, 409, 415, 418
grupos principales
ascomicetos, 406f, 407t, 409, 410f, 414r, 414f
basidiomicetos, 406f, 407t, 408, 409, 409f
blastoclados, 406f, 407, 407f, 407t
glomeromicetos, 406f, 407-408, 407f, 407t
hongos rumen, 406, 406f, 407t
mohos de pan, 407t, 411, 411f
panorama, 405-406, 406f, 407t
quitridos, 406, 406f, 407t
otras especies, interacción con, 412-414, 412f, 413f
principales características, 403-405, 403f, 404f, 405f
repaso del capítulo, 418-419
seres humanos, efecto sobre, 415-418, 415f, 416f, 417r, 417f
- Hongos rumen, 406, 406f, 407t
- Hongos saco (ascomicetos), 406f, 407t, 409, 410f, 414r, 414f
- Hooke, Robert, 54, 54f
- Hormigas, 438-439, 439f
- Hormigueros espinosos (equidnas), 460, 461, 461f
- Hormona adrenocorticotrópica (ACTH), 720f, 721f, 722
- Hormona antidiurética (HAD)
hipófisis posterior, 720f, 721t, 722f, 723
- regulación renal, 685, 685f, 686r, 687f, 688r Antígenos, 699, 701r, 701f
- Hormona de crecimiento (GH)
rendimiento atlético, 727r, 727f
sistema endocrino, 720f, 721t, 722
tipo de proteína, 40
- Hormona estimulante de tiroides (TSH), 720f, 721t, 722
- Hormona foliculostimulante (FSH)
ciclo ovárico, 802r, 803f
desarrollo de folículo, 800, 802-803r, 803f
espermatogénesis, 798, 799f
hipófisis anterior, 720f, 721t, 722
pubertad, 726, 796
- Hormona liberadora de gonadotropina (GnRH)
ciclo ovárico, 802r, 803f
desarrollo de folículo, 800, 802-803r, 803f
espermatogénesis, 798, 799f
ovulación, inducción, 810
pubertad, 796
- Hormona liberadora de hormona estimulante de tiroides, 724-725, 724f
- Hormona luteinizante (LH)
ciclo ovárico, 802r, 803f
desarrollo de folículo, 800, 802-803r, 803f
espermatogénesis, 798, 799f
hipófisis anterior, 720f, 721t, 722
pubertad, 726, 796
- Hormona paratiroidea, 720f, 721t, 725
- Hormona tiroidea, 718. Véase también tiroxina
- Hormonas derivadas de aminoácidos, 718-719, 719f
- Hormonas endocrinas, clases y efectos
regulación de mecanismo de realimentación, 719-720
- Hormonas esteroides, 718, 718f
- Hormonas liberadoras, 722f, 723
- Hormonas locales, 716t, 717
- Hormonas peptídicas, 718-719, 719f
- Hormonas vegetales
crecimiento de plantas, 889-890, 890f
definición, 884
florecimiento, temporización, 891-892, 891f, 892t
maduración de fruto y semilla, 892-893, 893f
plántulas que brotan, 887-889, 888f, 889f
principales hormonas, 884-885, 884t, 885f, 886-887r, 886f, 887f
ramificación de tallo y raíz, 890-891, 890f, 891f
semillas, comienzo de vida, 885, 887, 887f, 889r, 889f
senescencia y latencia, 893-894
- Hormonas. Véase también Hormonas vegetales; hormonas específicas
control natal, 807-808, 807t
definición, 717
digestión humana, 673-674, 673f
espermatogénesis, 798, 799f
glándulas endocrinas, 610
proteínas, 40, 40t
- Huella de carbono, 545r
- Huella ecológica, 508r, 588-589, 589f, 599, 599f
- Hueso
cartílago, sustitución, 784-785, 785f
definición, 784
ejercicio, 787-788, 787r, 788f
osteoporosis, 787r, 787f
remodelación, 786-788, 786f, 788f

tejido conectivo, 612, 612f
tipos de hueso, 785-786, 785f
Hueso compacto, 785-786, 785f
Hueso esponjoso, 785-786, 785f
Huésped
definición, 429, 517
parásitos, 498, 522, 523r, 523f
Huevo amniótico, 459, 459f, 817-818, 817t
Huevos, y enfermedades transmitidas por alimentos, 366
Huitlacoche, 415f
Humanitarian Rice Board, 255r
Humanos, y población de pérdida tardía, 501f, 502
Humedales, 574, 883, 897
Humor acuoso, 766f, 767
Humor vítreo, 766f, 767
Husos, 147, 148f
Hutchinson, G. Evelyn, 95
Hutton, James, 264f, 266
Hydra
cnidocitos, 429f
digestión, 662, 663f
reproducción asexual, 142, 143f
sistema nervioso, 742-743, 742f
Hyman, Flo, 174, 180, 195

I
Ibuprofeno, 104, 698, 717
ICG ligada al sexo, 254
ICSI (inyección intracitoplasmática de espermatozoides), 806r, 806f
Ictus, definición, 632r
Identitas Forensic Chip (chip forense de identidad), 243
Iguanas, 606f
Ileón, 670
Imágenes por resonancia magnética funcional (IRMf), 752r, 753f
IMC (índice de masa corporal), 658
Imitación de hembras, 475, 476f
Impactos de asteroides. Véase Impactos de meteoritos (asteroides)
Implantación, 820, 821f
Implantes cocleares, 758, 761, 764, 771
Implantes contraceptivos, 807t, 808
Implantes retinianos, 771
Impronta, 469-470, 470f
Impronta genómica, 231r
Incendios forestales, 889r, 889f
Inclinación del eje de la Tierra, 556, 557f
Incompatibilidad gamética, 302t, 304
Incompatibilidades mecánicas como mecanismo de aislamiento, 302t, 304
Índice de masa corporal (IMC), 658
Individuos "alfa", 473
Inducción, en desarrollo embrionario temprano, 818-819, 819f
Infanticidio, 475
Infección de tejido blando necrotizante (fascitis necrotizante), 693, 698, 704, 709, 712
Infección interespecífica, 340, 349-350, 349f
Infecciones adquiridas en hospital, 356
Infecciones del tracto urinario, 281
Infertilidad híbrida, 302t, 304, 305f
Influenza
Estudio de caso, 1, 6
gripe aviar, 248, 707r, 707f
gripe porcina, 707r
vacunas contra influenza, 286r
Información genética
codificación de ADN de, 204f, 205, 206r

intercambio procarionte, 359, 359f
replicación de ADN, 206-207, 206f, 207f, 208-209r, 208f, 209f, 210f
Ingeniería genética, 237
Ingestión, 662
Inhalación, 648, 649f
Inhibición alostérica, 103
Inhibición competitiva, 103, 103f
Inhibición de hormonas, 722f, 723
Inhibición de realimentación, 104, 104f
Inhibición no competitiva, 103, 103f, 104
Iniciación
traducción, 222, 223f, 224
transcripción, 219, 220f
Iniciativa de Conservación Yukón, 593
Inmigración, 491, 509
Inmunidad adquirida, 706, 708r, 708f
Inmunidad humoral, 695t, 702-703, 703f, 704, 705f
Inmunidad mediada por célula, 695t, 704, 704f, 705f
Inmunodeficiencia combinada grave (ICG, SCID), 254, 710
Inorgánico, definición, 33
Insecticidas, 104
Insectos
artrópodos, 427t, 438-439, 438f, 439f
guardaespaldas de plantas, 894-895, 894f
sistema respiratorio, 644, 644f
sistemas urinarios, 679-680, 679f
Insectos "torito" de Florida, 519f
Inseminación artificial de rinocerontes, 792, 799, 810
Inseparables (*Agapornis*), 304
Inserción del tendón, 788, 788f
Insuficiencia venosa, 420
Insulina
diabetes mellitus tipo 1, 726
funciones de, 715, 719
hormona pancreática, 720f, 721t, 725-726, 725f, 726f
tecnología de ADN recombinante, 251
tipo de proteína, 40, 40t
Integración de potenciales postsinápticos, 738-739
Integumentos, 869, 869f
Intensidad de un estímulo, 759-760, 760f
Interacciones comunitarias, 512-532
cambio con el tiempo, 525-530, 526f, 527f, 528f, 529f
competencia, 513-515, 513t, 514f, 515f, 516r, 516f
especies clave, 524-525, 525f
Estudio de caso, zorro de las Islas del Canal, 512, 517, 522, 525, 530
importancia de, 513, 513t
interacciones consumidor-presa
apariciencia, 518-522, 519f, 520f, 521f, 522f
contrarrestar adaptaciones, panorama de, 517-518, 518r, 518f
definición, 513
guerra química, 518, 518f
panorama, 513t, 517, 517f
parásitos, coevolución con, 522, 523r, 523f
mutualismo, 513, 513t, 524, 524f
nicho ecológico, 513-515, 514f, 515f, 516r, 516f
repaso del capítulo, 530-532

Interacciones consumidor-presa. Véase también Depredación; Depredadores; Presa
apariciencia, 518-522, 519f, 520f, 521f, 522f
contrarrestar adaptaciones, panorama de, 517-518, 518f, 518f
definición, 513
guerra química, 518, 518f
panorama, 513t, 517, 517f
parásitos, coevolución con, 522, 523r, 523f
Intercambio a contracorriente, 643-644, 646r, 646f
Interfase
ciclo de célula eucarionte, 146, 146f
división celular meiótica, 163t
división celular mitótica, 148f, 163t
Interferón, 698
Intermedios vivientes, 322
Interneuronas, 741, 742, 745, 745f, 746, 746f
Internodos, 843, 844f
Intervención climática, 550r, 550f
Intestino delgado
capilares linfáticos, 636
dieta, útil, 666
digestión humana, 666f, 667t, 669-671, 670f, 671f, 672r, 672f
sistema endocrino mamífero, 720f, 721t, 730
Intestino grueso, 666f, 671-673
Intolerancia a la lactosa, 102, 102f
Intrones, 221, 221f
Inversiones, mutaciones de ADN, 211, 212f, 225
Invertebrados
cordados, 449f, 450, 451f
defensas inespecíficas contra enfermedad, 695
definición, 425
diversidad era precámbrica, 320t, 323
sistemas urinarios, 679-680, 679f
Invertebrados, diversidad de, 420-447
Estudio de caso, aplicaciones médicas para invertebrados, 420, 434, 443, 445, 445f
grupos principales
anélidos (Annelida), 427t, 430-431, 433, 433f
artrópodos (Arthropoda), 427t, 437-442, 437f, 438f, 439f, 440r, 440f, 441f, 442f
cnidarios (Cnidaria), 426-429, 426f, 426t, 427f, 428f, 429f, 432r, 432f
cordados (Chordata), 444
ctenóforos (medusas con peine) (Ctenophora), 429, 429f
equinodermos (Echinodermata), 427t, 443-444, 443f, 444f
esponjas (Porifera), 425-426, 425f, 426f, 426t
moluscos (Mollusca), 427t, 434-437, 434f, 435f, 436r, 436f
nematodos (Nematoda), 427t, 442-443
platelmintos (Platyhelminthes), 426t, 429-430, 430f, 431f
historia evolutiva, 421-424, 422f, 423f, 424f
principales características, 421
repaso del capítulo, 445-447
Inviabilidad de híbrido, 302t, 304
Inyección intracitoplasmática de espermatozoides (ICSI), 806r, 806f
Inyecciones para control natal, 807t, 808
Iones
agua, 28-29, 29f

definición, 23-24, 23f
Iones de bicarbonato (HCO_3^-), 652, 652f
IPSC (células madre pluripotentes inducidas), 822r
Iridio, 108
Iris, 766f, 767
Irisina, 615r
IRMf (imagen por resonancia magnética funcional), 752r, 753f
Isótopos, 20, 22r, 22f
Isotretinoína, 828r
ITS (infecciones de transmisión sexual), 807, 807t, 808-809r, 809f
Ivacaftor, 233

J
Jackson, Randy, 715, 723, 730
Jarabe de maíz de alta fructosa, 38r
Jenner, Edward, 708r
Jerarquía de dominancia, 473
Jesty, Benjamin, 708r
Jirafa, corazón, 625r
Jitomates, estatus legal de, 872r
Johnson, Luther, 677, 690f
Jolie, Angelina, 249, 249f
Jones, Daniel, 656
Jones, Marion, 727t, 727f
Juego, 482-483, 483f
Jugo pancreático, 667t, 670
"Junco que friega" (Equiseto), 391

K
Karenia brevis, 494r, 494f
"Karriquinas", 889r
Kashirina, Tatiana, 194r, 194f
Keshia, 656
Khayyam, Omar, 134
Kiang, Nancy, 112r
Kimetto, Dennis, 774, 779, 788, 789
King, Turi, 123, 135-136, 136f
Krebs, Hans, 127
Krill, 442, 587r
Kubodera, Tsunemi, 436r
Kudzu, 516r, 516f
Kuru, 365
Kwashiorkor, 659, 659f

L
L-gulonolactona oxidasa, 275
La Niña, 560
Labios, 804
Lactancia, 826-827
Lactosa, 33
Lady Gaga, 656
Lagartijas
camuflaje, 519f
comportamientos de apareamiento, 474, 480
despliegues agresivos, 479
reptiles, 459
selección estabilizadora, 296
selección natural, 277-278
temperatura corporal, 606, 606f
Lagartos *Uta*, 474
Lago Apopka, Florida, 729r
Lagos
sucesión, 528, 529f
zona limnética, 571f, 572
zona litoral, 571-572, 571f
zona profunda, 571f, 572
Lagos autróficos, 572-573, 572f
Lagos de agua dulce, 571-573, 571f, 572f
Lagos mesotróficos, 572, 573
Lagos oligotróficos, 572, 573
Lamarck, Jean Baptiste, 264f, 266
Lámina beta, 41, 42, 43f, 49

- Lampreas (Petromyzontiformes), 449f, 452t, 453, 453f
- Lanceolados (Cephalochordata), 449f, 451, 451f
- Langosta (acuática), 441
- Langosta (insecto), 499, 499f
- Laringe, 647-648, 647f
- Larva trocofora, 424, 424f
- Larvas, 438, 439f, 815, 815f
- Larvas de mosca azul (maggots), 445, 445f
- Latencia, 872, 885, 893-894
- Lazos sociales, comunicación acerca de, 482, 482f
- LDL (lipoproteínas de baja densidad), 48r, 632r, 730
- Leakey, Mary, 331
- LeClerc, Georges Louis (conde de Buffon), 264, 264f
- Lenguado, 519f
- Lenguaje
adquisición por infantes, 485-486
Homo sapiens, 336
- Leones, 475
- Leones marinos, 479
- Leopardos de la nieve, 520, 520f
- Leucemia, 254
- Leucocitos (glóbulos blancos)
descripción, 626, 626t, 627f, 628f
fagocitosis, 87f, 88
respuesta inmunitaria innata, 695t, 696-697, 696f
tejido conectivo, 612, 612f
VIH que ataca, 363, 364f
- Levaduras
Artemesia, genes, 398r
cerveza y vino, 417-418
fermentación, 134-135, 135f
hongos, 407t, 409
- Ley de conservación de la energía, 94-95, 95f
- Ley de distribución independiente, 181, 181f
- Ley de Especies en Peligro de Extinción, 552
- Ley de segregación, 178
- "Ley del 10%", 538, 539
- Ley natural, definición, 10
- Leyes de la termodinámica, 94-95, 95f, 96r, 96f
- LH. Véase Hormona luteinizante (LH)
- Licopodio, 320t, 325, 325f, 387f, 387t, 390f, 391
- Ligamento de trompas, 805, 805f
- Ligamentos
huesos, que conectan, 784, 785, 786-787, 788, 788f
lesión a, 140, 147
tejido conectivo denso, 612
- Ligamiento genético, 186, 186f
- Liger, 304, 305f
- Lignina, 386, 386f
- Limbo de hojas de plantas, 841, 841f
- Limo, mixinos, 452-453, 452f
- Línea homínina en evolución, 330-331, 331f, 332f
- Línea pura, 177, 177f
- Linfa
definición, 635
piel, 615
tejido conectivo, 612, 613
- Linfocitos, 626t, 628, 695t, 698
- Linnaeus, Carolus, 341, 554
- Lipasas, 667t, 670
- Lípidos
aceites, grasas y ceras, 35t, 46-57, 46f, 47f
definición, 45
esteroides, 35t, 47-48, 47f, 48r, 48f
fosfolípidos, 35t, 47, 47f, 76f, 77, 77f, 78r, 78f
grupos principales, 35t, 45
tipos, estructura y funciones, 35t
- Lipoproteínas
definición, 48r
HDL y LDL, 48r
- Lipoproteínas de alta densidad (HDL), 48r, 632r
- Lipoproteínas de baja densidad (LDL), 48r, 632r, 730
- Liquen frondoso, 412f
- Liquen incrustado, 412f
- Líquenes
hongos, 412-413, 412f
mutualismo, 524, 524f
- Lirios marinos, 443
- Lisomas
descripción, 57t, 68, 69f
digestión de esponja, 662, 663f
- Lisozima, 696
- Listeria, 828r
- Living Planet Report*, 588
- Llanura de inundación, 573, 573f
- Lluvia. Véase Precipitación
- Lobos
comunicación, 476, 477, 477f
parque Yellowstone, Estudio de caso de, 583, 587, 590, 593, 600
selección artificial, 275, 275f
- Lóbulo frontal de la corteza cerebral, 751, 751f
- Lóbulo occipital de la corteza cerebral, 751, 751f
- Lóbulo parietal de la corteza cerebral, 751, 751f
- Lóbulo temporal de corteza cerebral, 751, 751f
- Locomoción bípeda, 331
- Locus (loci)
definición, 157
genes y herencia, 175, 175f
- Lofóforo, 424, 424f
- Lofotrocozoos, 424, 424f
- Lohan, Lindsay, 656
- Lombrices de tierra
digestión, 664, 664f
invertebrados, 433, 433f
reproducción, 794, 794f
respiración, 642
sistema circulatorio, 620f, 621
sistema urinario, 679f, 680
- Lorenz, Konrad, 470f
- LSD, 416
- Luciérnagas, 100r, 478
- Luciérnagas *Photinus*, 478
- Luciferina, 100r
- Lupus sistémico, 709
- Luz
disponibilidad, y hojas especializadas, 842, 842f
movimiento de agua en plantas, 857
plantas que perciben y responden a, 891-892, 891f, 892t
- Luz solar. Véase también Fotosíntesis
captura de energía por fitoplanton, 551
flujo de energía a través de ecosistemas, 534, 535f
plantaciones a pleno Sol para cacao y café, 554, 562, 563, 580
rayos ultravioleta, y la capa de ozono, 555, 558r
síntesis de vitamina D, 660
- Luz ultravioleta
capa de ozono, 555, 558r
color hojas otoñales, 859
insectos, 746
- polinización por abejas, 874, 874f
- Lyell, Charles, 264f, 266
- Lyon, Mary, 230
- M**
- MacArthur, Robert, 514
- Machos
excitación sexual, 803, 804f
métodos de control natal, 807t, 810
osteoporosis, 787r
selección sexual, 294-295, 294f
sistema reproductivo, 616t, 796-799, 796t, 797f, 798f, 799f
- Machos "furtivos", 475, 476f
- Machos "paternales", 475, 476f
- MacLeod, Colin, 200
- Macroalgas, 371t, 374, 374f
- Macrocystis*, 371t, 374f
- Macrófagos, 626t, 628, 628f, 695t, 696, 696f
- Macronutrientes, 539, 850, 850t
- Maggots (larvas de mosca azul), 445, 445f
- Magnesio
fuentes, papeles y síntomas de deficiencia, 659, 659t
número atómico, número de masa y % por peso en cuerpo humano, 19t
requisito de plantas, 850t
- Magnificación biológica, 539, 540r, 540f
- Maíz, 119r, 119f, 873, 873f, 894, 894f
- Mal aliento, causas de, 357r
- Malatión, 104
- Malthus, Thomas, 269
- Maltosa, 37
- Mamíferos (Mammalia)
comportamientos de apareamiento, 480, 481f
corazones de cuatro cámaras, 622, 622f, 623f
determinación de sexo, 187-188, 188f
estructuras de sistema urinario, 680-681, 680f, 681f
evolución de, 320t, 327-328
vertebrados, 449f, 452t, 460-463, 461f, 462f
visión, 766-768, 766f, 767f, 768f, 769f
- Mamíferos placentarios, 462-463, 462f
- Mamuts lanudos, 328, 328r
- Manadas, 475
- Manchas oculares
coloración de sobresalto, 522, 522f
platelmintos, 429, 430f
protistas, 371t, 372, 372f
- Mandíbulas de vertebrados, 453
- Mandriles, 476, 476f
- Manganeso, 850t
- Mangold, Hilde, 819
- Maniobra Heimlich, 648, 648f
- Manos, y evolución humana, 330, 330f
- Mantarrayas, 453, 454
- Manto, 434, 434f
- Mar Muerto, 357
- Marcapasos del corazón, 625, 625f
- Marcovaldi, Guy, 594r
- Marcovaldi, Neca, 595r
- "Marea roja", 371t, 375, 375f, 376, 494r, 494f
- Mariposa azul de Karner, 310, 310f
- Mariposas, 310, 310f, 438, 815, 815f. Véase también Mariposas monarca
- Mariposas monarca
desarrollo sustentable, 597-598, 598f
- guerra química, interacciones consumidor-presa, 518, 518f
mimetismo mülleriano, 520, 521f
- Mariposas virrey, 519f, 520, 521f
- Marisma, 574, 576f
- Marshall, Barry, 669r
- Marsupiales, 461-462, 461f
- Martillo, 762, 763f
- Masa celular interna
células madre embrionarias, 822r, 823f
etapa de desarrollo embrionaria, 820, 821f
- Mastocitos
alergias, 709, 709f
respuesta inmunitaria innata, 695t, 697, 697f
- Materia blanca, médula espinal, 745f, 746
- Materia gris, médula espinal, 745f, 746
- Matriz extracelular de células eucariotas, 57t, 60, 61, 61f, 72
- Matriz, mitocondrial, 127-129, 127f, 128f, 129f, 130r, 131, 131f, 131t
- Matthaei, Heinrich, 218
- Matthews, Wesley, 788
- McCarty, Mcllyn, 200
- McLuhan, Marshall, 599
- MDMA (éxtasis), 750r
- Meadow, Marquese, 604, 605
- Mecanismo cohesión-tensión, 853-854, 854f, 855r, 855f
- Mecanismo de filamento deslizante, 777, 778f
- Mecanismos de aislamiento
definición, 300
mecanismos anteriores al apareamiento, 302-304, 302f, 302t, 303f, 304f
mecanismos posteriores al apareamiento, 302t, 304, 305f
- Mecanismos de aislamiento anteriores al apareamiento, 302-304, 302f, 302t, 303f, 304f
- Mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento, 302t, 304, 305f
- Mecanismos de flujo por presión, 858-859, 858f
- Mecanorreceptores, 759t, 761-762, 761f
- Medicamentos
antivirales, 363-364
enzimas, 104
OGM, 247-248
placenta, que cruzan, 838r
plantas que proporcionan, 398r, 398f, 399
tecnología de ADN recombinante, 251, 253
- Medicamentos antivirales, 6, 363-364, 706
- Medicamentos inmunosupresores, 619, 637
- Médula, 843, 844f
- Médula espinal
coordinación de acción compleja, 747
panorama, 745-746, 745f
reflejos, 746-757, 746f
sistema nervioso central, componente de, 743, 743f
- Médula ósea
células sanguíneas, 627
trasplante, para ICG, 254, 710
- Médula renal, 680, 680f
- Médula suprarrenal, 720f, 721t, 728
- Medusa, 426, 426t, 427f, 428, 428f, 642, 642f
- Medusas, 426, 426t, 427f, 642, 642f

- Medusas con peine (Ctenophora)
evolución animal, 421, 422f
invertebrados, 429, 429f
- Megacariocitos, 627f, 628
- Megasporas, 869, 869f
- Meiosis
definición, 159
errores, y trastornos genéticos
humanos, 169-171, 169f,
170t, 171f
espermatogénesis, 798, 798f
recombinación genética, 186, 187f
- Meiosis I
anafase I, 160f, 162, 163t
definición, 159, 159f
metafase I, 160f, 161-162, 163t
profase I, 160-161, 160f, 162f, 163t
telofase I, 160f, 162, 163t
- Meiosis II, 159, 159f, 161f, 162, 163t
- Meiosis y reproducción sexual, 156-173
división celular meiótica
etapas de, 159-160, 159f, 160-161f
meiosis I, 159, 159f, 160-162, 160f, 162f, 163t
meiosis II, 159, 159f, 161f, 162, 163t
errores y trastornos genéticos
humanos, 169-171, 169f,
170t, 171f
Estudio de caso, color de pelo, piel
y ojos, 156, 159, 163, 167,
171-172
eucariontes, divisiones celulares mi-
tótica y meiótica en, 167-169,
167f, 168f
repaso del capítulo, 172-173
variabilidad genética, 157-158,
158f, 164r, 164f, 165f
variabilidad genética a partir de
meiosis y unión de gametos,
165-167, 165r, 166f
- Mejillones, 435, 435f
- Melatonina, 720f, 721t, 728
- Membrana basal, 610, 611f
- Membrana basilar, 762, 763f
- Membrana celular, estructura y funcio-
nes. *Véase también* Membrana
plasmática
acuaporinas, 81f, 82, 83r, 83f
difusión, 80, 80f
tamaño y forma de la célula,
88, 88f
transporte pasivo, 81-85, 81f,
81t, 83r, 83f, 84f, 85f
transporte que requiere energía,
81, 81t, 85-88, 86r, 86f, 87f,
88f
estructura y función, relación de,
76-80, 76f, 77f, 78r, 78f, 79f
Estudio de caso, venenos, 75, 77,
80, 90-91, 90f
membranas celulares, funciones
de, 76
movimiento de sustancias a través
de membranas
repaso del capítulo, 91-92
uniones, 89-90, 89f
- Membrana plasmática. *Véase también*
Membrana celular, estructura
y función
característica de célula, 2f, 8
células animales, 59f
células vegetales, 60f
definición y funciones, 56, 56f,
57t
- Membrana respiratoria, 651, 651f
- Membrana tectorial, 762, 763f
- Membrana timpánica, 762, 763f
- Membranas celulares, precursores de,
317-318
- Membranas extraembrionarias, 817-
818, 817t
- Membranas mucosas, 695-696, 696f
- Membranas plasmáticas selectivamen-
te permeables, 81
- Membranas tilacoides, 112-115, 113f,
114f
- Memoria
aprendizaje, 754-755
hipocampo, 749
Memoria a corto plazo, 754-755
Memoria a largo plazo, 749, 754, 755
Mendel, Gregor, 176-181, 176f, 177f,
178f, 181f, 269
- Meningitis, 281
- Menopausia, 787r
- Mensajero secundario, 718-719, 719f
- Mensajes químicos. *Véase* Feromonas
- Menstruación, definición, 803
- Mercurio
enzimas, 104
magnificación biológica, 540r
OGM para bioingeniería ambiental,
248
- Meristemos apicales, 837, 837f, 847-
848, 848f
- Meristemos laterales, 837, 837f
- Mesencéfalo, 747, 747f, 748f, 749,
750r, 750f
- Mesodermo, 421, 423, 816, 816f, 817t
- Mesófilo
ciclo de Calvin, 117-118r, 117f,
118f
fotosíntesis, 109, 110, 110f, 841,
841f
- Metabolismo
celular, 101
procariontes, 357, 357f
- Metabolismo ácido de las crasuláceas
(CAM), ruta, 116, 117-118r,
118f
- Metabolismo aerobio, 319
- Metafase I, en meiosis, 160f, 161-162,
163t
- Metafase II, en meiosis, 161f, 162,
163t
- Metafase, en mitosis, 148, 148f, 163t
- Metales pesados
biodiversidad, amenaza a, 591
bioingeniería ambiental, 248-249
enzimas, competencia con, 104
- Metamorfosis completa, 438
- Metamorfosis incompleta, 438
- Metamorfosis, 438, 815, 815f
- Metanfetaminas, 750r, 750f, 828r
- Metástasis, definición, 152r
- Meteorito (asteroide), impactos
extinción de dinosaurios, 108,
115, 120
extinción en masa, 329
moléculas orgánicas tempranas,
316
- Metformina, 730
- Methanococcus jannaschii*, 346f
- Metil salicilato, 895
- Metilación, 229, 231r, 231f
- Método científico, 9-10, 12-13r, 12f,
13f
- Método de calendario para control
natal, 810
- Método de duchas vaginales de con-
trol natal, 810
- Método de retirada para control natal,
810
- Método del cuadrado de Punnett, 179-
180, 179f, 180f, 181, 181f
- Método del ritmo para control natal,
810
- Métodos de barrera de control natal,
807t, 808-809
- Metrn1, 615r
- Metronidazol, 809r
- Miastenia grave, 709
- Micción, 688r
- Micelio, 403, 403f
- Michel, Helen, 108
- Micorrizas
glomeromicetos, 407
hongos, 413, 413f, 852, 852f
- MicroARN, 232
- Microbiomas
cuerpo humano, 358r, 358f
vertebrados herbívoros, 665
- Microbios
definición, 694
placenta, que cruzan, 828r
- Microfilamentos, 61-62, 62f
- "Microlentes", 444
- Micronutrientes
definición, 539
plantas, 850, 850t
- Microscopios electrónicos, 54f, 55r,
55f
- Microscopios electrónicos de barrido,
55r, 55f
- Microscopios electrónicos de transmi-
sión, 55r, 55f
- Microscopios ópticos, 54-55r, 55f
- Microsporas, 868, 868f
- Microtúbulos, 61, 62, 62f
- Microtúbulos de cinetocoro, 148,
148f, 149
- Microtúbulos del huso, 147, 148f
- Microtúbulos polares, 148, 149, 149f
- Microvellos, intestinales, 671, 671f
- Mid-Atlantic Innocence Project, 236,
258
- Miedo, indicadores químicos de, 487
- Mielina, 736, 736f
- Mildiu, 371t, 373
- Mildiu de la patata, 373
- Milípedos, 440-441, 441f
- Millennium Ecosystem Assessment*, 586
- Miller, Stanley, 315-316, 316f
- Mimetismo agresivo, 520f, 522
- Mimetismo batesiano, 520, 521f
- Mimetismo mülleriano, 520, 521f
- Mimetismo, en interacciones
consumidor-presa, 520-522,
521f, 522f
- Minas terrestres, 471, 471f
- Minerales
animales, 659, 659t
plantas, 850-852, 850t, 851f
transportación en xilema, 856
- Mineralocorticoides, 720f, 721t, 728
- Minipíldoras, 808
- Miofibrillas, 775, 776f
- Mioglobina, 778
- Miometrio, 800f, 802
- Miosina, 40, 40t, 776, 776f
- Miostatina, 198, 205, 207, 212-213,
212f
- Mitocondrias
definición, 127, 127f
estructura celular y función, 57t,
59f, 60f, 70, 70f
FIV de tres progenitores, 806r
origen de, 321-322, 322f
respiración celular
cadena de transporte de
electrones y quimiosmosis,
128-129, 129r, 129f, 131,
131f, 131t
formación de acetil CoA y ciclo
de Krebs, 127-128, 128f,
130r, 130f, 131t
- Mitosis, definición, 146
- Mixinos (Myxini), 449f, 452-453,
452f, 452t
- Mixomicetos, 371t, 378-379, 379f
- Mixomicetos acelulares, 371t, 378,
379f
- Mixomicetos celulares (amebas socia-
les), 371t, 378-379, 379f
- Mochuelos de madriguera, 566, 566f
- Modelo de mosaico fluido de membra-
nas celulares, 76-77, 76f
- Modelos orbitales de estructura atómi-
ca, 19-20, 19f
- Mohos acuáticos, 371t, 373
- Mohos de pan (cigomicetos), 407t,
411, 411f
- Molécula aceptora primaria de electro-
nes, 113-114, 113f
- Moléculas. *Véase también* Moléculas
biológicas
capas de electrones, llenado, 19f,
22-23, 25r, 25f
definición, 22
enlaces covalentes, 23t, 24, 24f, 24t
enlaces de hidrógeno, 23t, 26, 26f
enlaces iónicos, 23-24, 23f, 23t
nivel de organización biológica,
7f, 8
radicales libres, 3, 25r, 25f
- Moléculas biológicas, 32-51
carbohidratos
azúcares, 36, 36f
disacáridos, 35t, 37-37, 37f,
38r, 38f
monosacáridos, 35t, 36, 36f
polisacáridos, 35t, 37-40, 37f,
39f
tipos y funciones, 35t
carbono, importancia del, 33-34,
33f, 34t
clases principales, 35, 35t
definición, 33
Estudio de caso, priones, 32, 42,
45, 49
lípidos
aceites, grasas y ceras, 35t, 46-
47, 46f, 47f
esteroides, 35t, 47-48, 47f, 48r,
48f
fosfolípidos, 35t, 47, 47f
grupos principales, 35t, 45
nucleótidos y ácidos nucleicos, 35t,
44-45, 44f, 45f
proteínas
aminoácidos, formación a par-
tir de, 35t, 40-41, 40f, 41f
estructura que determina fun-
ción, 43, 43f, 44r, 44f
funciones de, 40, 40f, 40t
niveles de estructura, 41-43,
42-43f
repaso del capítulo, 49-51
síntesis de, 34-35, 35f, 35t
- Moléculas mensajeras, 79, 79f
- Moléculas orgánicas. *Véase también*
Moléculas biológicas
definición, 33
formación temprana y acumula-
ción de, 315-317, 316f
- Moléculas polares
enlaces covalentes, 23t, 24, 24f
enlaces de hidrógeno, 23t, 26, 26f
- Molibdeno, 850t
- Molleja, 664, 664f
- Moluscos (Mollusca)
branquias, 643, 643f
evolución animal, 422f, 423, 424
guerra química, interacciones
consumidor-presa, 518
invertebrados, 427t, 434-437, 434f,
435f, 436r, 436f
- Momentum, y tasa de fertilidad, 504
- Moniliasis, 563
- Monocitos, 626t, 628

- Monocotiledóneas
 descripción, 836, 836f
 semillas de, 871, 871f
- Monómeros, definición, 34
- Monos, 481
- Monosacáridos, 35t, 36, 36f
- Monotremas, 460-461, 461f
- Monóxido de carbono (CO), 627-628, 650r
- Montagu, Mary Wortley, 708r
- Montañas y clima, 561, 561f
- Monteil, Kayla, 619, 622, 636, 637
- Monzones, 560
- Morena verde tropical, 455f
- Morsas, 549, 551, 551f
- Mórla, 816, 816f
- Mosca danzante, 474, 474f
- Mosca escorpión, 466
- Moscas
 aislamiento ecológico, 308, 308f
 comunicación, 478
 insectos, 438, 438f
 larvas de mosca azul, 445, 445f
 plantas carnívoras, 862, 880
- Moscas de la fruta
 aislamiento ecológico, 308, 308f
 comportamiento, 468
 comportamientos de apareamiento, 480
- Moscones de la carne, 863, 880
- Mosquitos
 aparición, y diferenciación de especies, 301
 especies selección *r*, 500f
 mezcla de cromosomas, 166, 166f
 OGM para bioingeniería ambiental, 249, 429f
 paludismo, 301, 376, 376f, 377
- Motoneuronas
 contracciones de músculo esquelético, 779-780, 779f
 descripción, 741, 742
 médula espinal, 745-746, 745f, 746f, 747
 sistema nervioso periférico, 743, 743f
 sistema nervioso somático, 745
- Movilidad
 evolución animal, 423
 procariontes, 355, 355f
- Movilidad, y diversidad animal, 323
- Movimiento, percepción, 764-765, 764f
- Movimientos de segmentación, intestino delgado, 671
- Muda de exoesqueletos, 783, 783f
- Muelas del juicio, 262, 275, 278, 278f
- Muérdao enano, 878, 878f
- Muestreo de vello coriónico (MVC), 252-253r, 252f
- Mulas, 165r, 304
- Mullis, Kary, 239, 258
- Murciélagos
 comportamientos de apareamiento, 480, 480f
 comunicación, 478, 478f
 ecolocalización, 518, 518f
 mamífero placentario, 462-463, 462f
 polinizadores, como, 875r, 875f
 síndrome de nariz blanca, 414r, 414f
 territorialidad, 480
- Murciélagos cabeza de martillo, 480, 480f
- Murciélagos de labios con flecos, 478, 478f
- Murciélagos embanuridos, 480
- Músculo
 bioartificial, 61
- células musculares, RE liso en, 67
- definición, 775
- esqueleto, trabajar con
 movimiento articular mediante músculos antagonistas, 788-789, 788f, 789f
 músculos antagonistas, 782-783, 782f, 783f
- estructuras y papeles del sistema muscular, 616t
- Estudio de caso, músculos de atletas, 774, 779, 788, 789, 789f
- Estudio de caso, mutaciones y miostatina, 198, 205, 207, 212-213, 212f
- glucógeno para energía, 93, 98, 106
- músculo cardíaco, 780-781, 781t
- músculo esquelético
 control de sistema nervioso, 779-780, 779f
 energía de ATP para contracción, 777-778, 777f
 estructuras, 775-776, 775f, 776f
 fibras de contracción rápida y de contracción lenta, 778, 778f, 779, 780r
 filamentos delgado y grueso, 776-777, 777f, 778f
 músculos cardíaco y liso, comparación, 781t
 músculo liso, 781-782, 781t
 organización del cuerpo animal, 609f, 613, 613f
 piel, en, 614f, 615
 reparo del capítulo, 790-791
 sistema muscular humano, 784f
 venas, compresión, 634, 634f
- Músculo cardíaco
 sistema circulatorio, 623, 623f
 tejido conectivo, 613, 613t
 tipo de músculo, 708-781, 781t
- Músculo esquelético
 control de sistema nervioso, 779-780, 779f
 definición, 775
 energía de ATP para contracción, 777-778
 estructuras, 775-776, 775f, 776f
 fibras de contracción rápida y contracción lenta, 778, 778f, 779, 780r, 789, 789f
 filamentos delgado y grueso, 776-777, 777f, 778f
 músculos cardíaco y liso, comparación con, 781t
 tejido conectivo, 613, 613f
- Músculo estriado, 775. Véase también Músculo esquelético
- Músculo liso
 descripción, 781-782, 781t
 tejido conectivo, 613, 613f
 vasos sanguíneos, 630, 631f
- Músculos antagonistas
 articulaciones, movimiento, 788-789, 788f, 789f
 cuerpos animales, movimiento, 782-783, 782f, 783f
- Músculos extensores, 782f, 783
- Músculos flexores, 782f, 783
- Músculos intercostales, 648, 649f
- Musgos, 387f, 387t, 388, 388f, 389f
- Mutaciones
 alelos y herencia, 175
 cáncer, 152r, 292r
 causas de, 207
 definición, 5, 207
 especiación simpática, 308
 evolución, 284-285, 285f, 290t
 expresión y regulación génicas, 225-226, 226t
 heredadas, 5-6, 6f
 miostatina, 198, 207, 212-213, 212f
 moléculas tempranas de ARN, 317
- ocurrencia espontánea, 285, 285f
- población de equilibrio, 284, 289r
- replicación de ADN, tasa de error en, 207
- reproducción sexual, evolución de, 164r
- selección natural, 278
- tipos de, 211, 211f, 212f
- variabilidad genética, 157
- Mutaciones heredadas, 5-6, 6f
- Mutaciones neutras, 225
- Mutaciones por delección, 211, 211f, 225
- Mutaciones por inserción, 211, 211f, 225
- Mutaciones por sustitución, 225-226, 226t
- Mutaciones por sustitución de nucleótido, 211, 211f, 225-226, 226t
- Mutualismo, 513, 513t, 524, 524f
- Muzzi, Kelly, 637
- MVC (muestreo de vello coriónico), 252-253r, 252f
- Myxini (mixinos), 449f, 452-453, 452f, 452t
- N**
- Nacimientos múltiples, 806r
- Naciones Unidas, 508r
- NaCl (cloruro de sodio, sal), 27, 27f, 105, 105f, 215, 233
- NAD⁺. Véase Nicotinamida adenina dinucleótido, forma oxidada de (NAD⁺)
- NADH. Véase Nicotinamida adenina dinucleótido fosfato, forma reducida (NADH)
- NADPH. Véase Nicotinamida adenina dinucleótido fosfato (NADPH)
- NADP⁺. Véase Nicotinamida adenina dinucleótido fosfato, agotado de energía (NADP⁺)
- Naranjas navel, 142
- National Academy of Sciences (Academia Nacional de Ciencias, EUA), 708r
- National Collegiate Athletic Association (Asociación Nacional de Atletismo Universitario, EUA), 192r
- National Institutes of Health (Institutos Nacionales de Salud, EUA) BPA, 729r
- drogas potenciadoras del rendimiento, 727r
- Nautilus, 323, 324f, 435f
- Navicula, 371t
- Neandertales. Véase *Homo neanderthalensis* (neandertales)
- Neblina, 855r, 855f
- Nefridiopor, 679f, 680
- Nefridios, 431, 433f, 679f, 680
- Nefronas. Véase también Riñones
- descripción, 681, 681f
- formación de orina, 681f, 682-683, 682f, 686-687r, 687f
- Nefrostoma, 679f, 680
- Nelmes, Sarah, 708r
- Nematoda. Véase Nematodos (Nematoda)
- Nematodos (Nematoda)
 aplicaciones médicas, 443
 evolución animal, 422f, 423, 423f, 424
 hongo, presa de, 404f
 invertebrados, 427t, 442-443
 tratamiento médico para enfermedades autoinmunes, 445
- Neocallimastix*, 407t
- Neoclinus blanchardi*, 479f
- Neonatos
- adultos, que parecen, 814, 814f
- comportamiento, 485, 485f, 486f
- Nervio auditivo, 758, 761, 762, 763f
- Nervio óptico, 766f, 678
- Nervios, definición, 735
- Neumonía
 experimentos con vacunas, 199-200, 199f
 resistencia a antibióticos, 281
- Neuroimágenes del encéfalo, 752-753r, 752f, 753f
- Neurona postsináptica, 737, 737f
- Neurona presináptica, 737, 737f
- Neuronas
 definición, 613-614, 613f
 partes de, y funciones, 734-735, 734f
- Neuronas sensoriales
 descripción, 740, 741-742, 741f
 médula espinal, 745, 745f, 746, 746f
 sistema nervioso periférico, 743, 743f
- Neurotransmisores
 acción breve de, 737f, 739
 comunicación de células animales, 716-717, 716t
 descripción, ubicaciones y funciones, 734f, 735, 735t
 drogas y adicciones, 750r, 750f
- Neuspora*, 158
- Neutralización mediante anticuerpos humores, 702, 703f
- Neutrófilos, 626t, 628, 695t, 696
- Neutrones, 19, 19f, 19t
- Niacina (vitamina B₃), 659-660, 660f, 660t
- Nicho ecológico, 513-515, 514f, 515f, 516r, 516f
- Nicholson, Laura, 677, 690f
- Nicolson, G. L., 77
- Nicotina, 650r, 750r
- Nicotinamida adenina dinucleótido fosfato (NADPH)
 ciclo de Calvin, 116, 116f
 fotosistema I, 113f, 114, 114f
 reacciones luminosas, 111, 111f
- Nicotinamida adenina dinucleótido fosfato, agotada de energía (NADP⁺)
 ciclo de Calvin, 111, 111f, 116f
 fotosistema I, 113f, 114, 114f
- Nicotinamida adenina dinucleótido fosfato, forma reducida (NADH)
 fermentación, 133, 134, 134f
 glucólisis, 125, 125f, 126f, 131t
 respiración celular, 128, 128f, 129f, 130r, 130f, 131f, 131t
- Nicotinamida adenina dinucleótido, forma oxidada (NAD⁺)
 fermentación, 133, 134, 134f
 glucólisis, 125, 125f, 126f
 portador de electrones, 45
 respiración celular, 128f, 129f, 130r, 130f
- Niños, y golpe de calor, 617
- Nirenberg, marshall, 218
- Nitrógeno
 almacenamiento invernal de las plantas, 859
 fuentes de, 543, 551-552
 número atómico, número de masa y % por peso en cuerpo humano, 19t
 plantas depredadoras, 883, 896, 897
 requisito de plantas, 850t
- Nivel de glucosa en sangre, 725-726, 725f
- Niveles tróficos en ecosistemas, 534, 535f, 539, 543, 590, 600

- No disyunción, 169-171, 169f, 170t, 171f
- Nociceptores (receptores de dolor), 759t, 771
- Nodo, en tallos, 843, 844f
- Nódulo auriculoventricular (AV), 625, 625f
- Nódulo AV (auriculoventricular), 625, 625f
- Nódulo sinoauricular (SA), 625, 625f
- Nódulos linfáticos, 635f, 637, 698, 699f
- Nódulos, sobre plantas, 853, 853f
- Nombres científicos, 341, 341f
- Norepinefrina (noradrenalina) división simpática, 744f, 745
- médula suprarrenal, 720f, 721t, 728
- ubicación en sistema nervioso y funciones, 735t
- Notocordio, 450, 454
- Novak, Andrew, 677, 690f
- Núcleo
- característica de célula, 2f, 9
 - células eucariotes, 57t, 59f, 60f, 63-64, 64f, 66, 66f
- Núcleo atómico
- definición, 19, 19f
 - electrones, 20-22, 21f
- Nucleoide, 58, 58f
- Núcleo
- descripción, 57t, 64, 64f, 66, 66f
 - profase, 147, 148f
- Nucleótidos
- definición, 44, 141, 141f, 200
 - estructura de ADN, 200-201, 201f, 208r, 208f
 - estructura y funciones, 35t, 44-45, 44f, 45f
 - nucleótidos libres, 206, 206f
 - secuencia, importancia de, 205
- Nucleótidos desoxirribosa, 35t, 44, 44f, 45, 45f
- Nucleótidos libres
- PCR, 239, 240
 - replicación de ADN, 206, 206f
- Nucleótidos ribosa, 35t, 44-45, 45f
- Número atómico, 19t, 20
- Número de masa de un átomo, 19, 19t
- Número haploide, definición, 158
- Nutrias, 600-601, 600f
- Nutrias marinas septentrionales, 524-525, 525f
- Nutrición y digestión, 656-676. Véase también Sistema digestivo
- animales
 - fuentes de energía, 657-658, 657f, 658r, 658f
 - nutrimentos esenciales, 658-661, 659f, 659t, 660f, 660t - digestión humana
 - boca y garganta, 666f, 667, 667f, 667t
 - esófago, 666f, 668, 668f
 - estómago, 667t, 668-669, 668f, 669r, 669f
 - intestino delgado, 666f, 667t, 669-671, 670f, 671f, 672r, 672f
 - intestino grueso, 666f, 671-673
 - panorama, 666, 666f, 667t
 - sistema nervioso y hormonas, 673-674, 673f - digestión, proceso de, 662-666, 663f, 664f, 665f
 - Estudio de caso, trastornos de la alimentación, 656, 662, 670, 674, 674f
 - repaso del capítulo, 675-676
- Nutrimentos esenciales, 658-661, 659f, 659t, 660f, 660t
- Nutrimentos y nutrición. Véase también Alimento
- circulación de nutrimentos a través de ecosistemas
 - ciclo del carbono, 541-542, 541f
 - ciclo del fósforo, 543-544, 543f
 - ciclo del nitrógeno, 542-543, 542f
 - ciclo hidrológico, 539, 539f, 541, 548-549r, 548f, 549f
 - panorama, 534, 535f - hongos, 403-404, 404f
 - nutrimentos, definición, 534, 657, 849
 - papel procarionte en nutrición, 359-360
 - perturbación del ciclo de nutrimentos
 - cambio climático, 545-551, 545r, 546f, 547f, 548r, 548f, 549f, 550r, 550f
 - daño acuático, 544, 544f
 - deposición ácida, 544-545, 545f - plantas, 850t
 - agua y transporte de minerales, 853-857, 854f, 855r, 855f, 856f
 - nutrimentos, adquisición, 849-853, 850t, 851f, 852f, 853f
 - nutrimentos esenciales, 849-850
 - transporte de azúcar, 857-859, 857f, 858f - protistas, 369-370
 - servicios de los ecosistemas, 586
- O**
- O'Neal, Shaquille, 788
- O'Shea, Steve, 436r
- Obesidad
- almacenamiento de grasa, 658, 658r
 - grasa parda, 615r
 - superación, 672r, 672f
- Observación, en método científico, 9
- Ocas, 470f
- Océano abierto, 574, 575f, 577-578, 577f
- Océanos
- bioma de lecho marino, 578-579, 578f, 579f
 - biomas marinos de agua superficial, 574-577, 575f, 576f
 - océano abierto, 574, 575f, 577-578, 577f
 - proximidad al, y clima, 559-560, 560f
- Oedogonium*, 380, 380f
- Oficina de Censo de Estados Unidos, 504
- OGM, conflictos éticos de, 254-256, 255r, 255f
- OGM por transfección, 246, 246f
- OGM. Véase Organismos genéticamente modificados (OGM)
- Oído exterior, 762, 763f
- Oído interno, 762, 763f
- Oído medio, 762, 763f
- Oídos
- biónico, 758, 761, 764, 771
 - detección de sonido, 762-763, 763f
- Ojo hipermetrope, 767, 767f
- Ojo miope, 767, 767f
- Ojos. Véase también Visión a color; Percepción de luz (visión)
- ceguera, 153, 254
 - ceguera al color, 188-189, 189f, 768
 - color de, 156, 167
 - comunicación visual, 476, 476f, 477f
 - ojos compuestos, 438, 438f, 766, 766f
 - visión, 759t, 766-768, 766f, 767f, 768f, 769f
 - visión a color, 330, 330f
 - visión binocular, 330, 330f, 768, 769f
- Ojos compuestos, 438, 438f, 766, 766f
- Oleandomicina, 417
- Olestra, 38r, 38f
- Olfato, sentido del, 769-770, 769f, 770-771
- Oligoquetos, 433, 433f
- Olinguito, 299, 307, 307f, 310, 588r
- Oliver, Zyrees, 607r
- Olores
- fragancia y sexualidad, 478
 - mal aliento, causas de, 357r
- Omaso, 665, 665f
- Omatidios, 766f
- Omnívoros, 536, 664, 664f
- Oncogenes, 152r
- Ondas permanentes, 43, 44r, 44f
- Oocitos secundarios, 800-801, 801f
- Oogénesis, 800, 801f
- Oogonios, 800, 801f
- Oocitos primarios, 800, 801f
- Oparin, Alexander, 315
- Operadores, en expresión génica, 227, 227f
- Opérculo, 643, 646f
- Operón lactosa, 227-228, 227f
- Operones, 226-228, 227f
- Ophiostoma*, 407t
- Orangutanes, 462f
- "Orden de picoteo", 473
- Orden, en sistema de clasificación de Linneo, 343
- Orejas de mar, 304
- Organelos
- característica de célula, 2f, 9
 - células eucariotes, 59-60, 59f, 60f
 - movimiento, 62
 - organismos tempranos, 319, 30t, 321-322, 322f
 - tipos de, 57t
- Organismos
- complejidad organizada de, 2-3, 3f
 - definición, 2
- Organismos genéticamente modificados (OGM)
- agricultura, 246-248, 247r, 247f, 247t, 254-256, 255r, 255f
 - definición, 237
 - elaboración, 245-246, 245f, 246f
- Organismos multicelulares
- definición, 2, 2f
 - nivel de organización biológica, 7f, 8, 8f, 9
 - primeros, 320t, 323-324, 324f
- Organismos unicelulares, 2, 8, 8f, 9
- Organización Mundial de la Salud, 249
- Organizador, descripción, 819, 819f
- Organogénesis
- bioartificial, 72
 - evolución animal, 423
 - jerarquía de estructuras corporales, 608-609, 609f
 - nivel de organización biológica, 7f, 8
 - sistemas orgánicos vertebrados, 615, 616t
- Órganos sensoriales, definición, 759
- Orificios, 840, 840f
- Origen del tendón, 788
- Orina
- concentración de, 682f, 684-685
 - definición, 678
 - formación de, 681f, 682-683, 682f, 686-687r, 687f
- Ornitorrinco, 460-461, 461f
- Orrorin tugenensis*, 331, 332f
- Ortiz, David, 788
- Oruga de papilio tigre oriental, 522f
- Orugas
- comunicación sonora, 477
 - definición, 439f
 - metamorfosis, 815, 815f
- Oscilación del sur/El Niño, 560
- Osmolaridad de sangre, 683, 684, 685, 685f, 688, 688f
- Osmorregulación, 680, 689, 689f
- Ósmosis
- principios de, 82, 84
 - raíces que toman agua, 852, 852f
 - transporte pasivo, 81f, 81t, 82, 84-85, 84f, 85f
- Osos grizzly, 600
- Osos pardos, 33, 539, 551
- Osos polares, 483f, 814f
- Osteoartritis, 434
- Osteoblastos, 786
- Osteocitos, 785f
- Osteoclastos, 786
- Osteones, 785, 785f
- Osteoporosis, 787r, 787f
- Ostium (ostia), 620, 620f
- Ostras, 435
- Otis, Carré, 656
- Ovarios
- definición, 794
 - flores, 396, 396f
 - flores completas, 866, 867f
 - fruto que se desarrolla a partir de, 870-871, 871f
 - sistema endocrino mamífero, 720f, 721f, 726, 728, 729r, 729f
 - sistema reproductivo femenino, 800, 800f, 800t
- Ovulación
- inducción, 792, 799, 810
 - temporización, para fecundación, 796
- Óvulos
- búhos águila, 517f
 - cambio climático, 277r, 277f
 - definición, 794
 - desarrollo de, en seres humanos, 800, 801f
 - diferenciación embrionaria temprana, 818, 818f
 - mochuelos de madriguera, 566, 566f
- Óxido nítrico, 717, 735t
- Oxígeno
- centro respiratorio del cerebro, 649
 - difusión hacia y desde hojas, 841
 - fijación de carbono, 116, 117r
 - fotosíntesis, 109, 109f, 111, 115, 319
 - hemoglobina, enlace a, 626t, 627-628, 627f
 - metabolismo, uso temprano en, 319
 - niveles sanguíneos, 688-689
 - número atómico, número de masa y % por peso en cuerpo humano, 19t
 - requisito de plantas, 850t
 - respiración celular, 128-129, 129r, 129f
 - sistema respiratorio, 641
 - transporte en la sangre, 651-652, 652f
- Oxitocina
- artistas de la estafa que engañan víctimas, 753r
 - células diana, 717
 - éxtasis, 750r
 - hipófisis posterior, 720f, 721f, 722f, 723, 723f

- lactancia, 826
parto y alumbramiento, 826
realimentación positiva, 720
sistema nervioso, 733, 749, 755
- P**
p21, proteína, 830
p53, proteína, 43, 152r
Pabellón auricular, 762, 763f
Paedophryne amauensis, rana, 299, 302, 307, 312
Países más desarrollados
 diagramas de estructura etaria, 506, 507f
 estadísticas poblacionales, 506, 507t
 transición demográfica, 504
Pájaros carpinteros, 473, 473f
"Paleotemperaturas", 548f
Paludismo
 anemia falciforme, 296
 hongos, 416, 416f
 mosquitos que dispersan, 301, 376, 376f, 377
 OGM para bioingeniería ambiental, 249, 249f
 Plasmodium, 371t, 375r, 376-377, 376f
Pan, y levaduras, 418
Páncreas
 digestión humana, 666f, 667t, 670, 670f
 sistema endocrino mamífero, 720f, 721t, 725-726, 725f, 726f
Panel Intergubernamental acerca de Cambio Climático, 548-549
Paperas, 708r
Papilas en papilas gustativas, 770, 770f
Papilas gustativas, 667, 770, 770f
Parabásidos, 371t, 372, 372f
Parabronquios, 645, 645f, 647
Paramecium
 ciliado, 371t, 377f, 388
 cilios, 55r, 55f, 63
 fagocitosis, 87f, 88
 principio de exclusión competitiva, 514, 514f
 reproducción asexual, 142, 143f
 vacuolas contráctiles, 69, 69f, 84
Paranthropus boisei, 331, 332f
Paranthropus robustus, 331, 332f
Parásitos
 amebas, 378
 apicomplejos, 371t, 376, 376f
 coevolución con huéspedes, 522, 523r, 523f
 controles dependientes de la densidad, 498
 definición, 517
 hongos, 404
 lampreas, 453, 453f
 parasitismo, evolución de, 399
 platelmintos, 429, 430f
 Rafflesia arnoldii, 383, 399
 reproducción sexual, evolución de, 164r, 164f, 165f
Parches contraceptivos, 807t, 808
Paredes celulares
 células procariontes, 58, 58f
 células vegetales, 60, 60f, 69
 citocinesis, 150, 150f
Pares de bases complementarias, 204f, 205, 224, 224f, 245, 245f
Parque Nacional Yellowstone, 356, 356f
Parque Pleistoceno, 572r
Partenogénesis, 793-793, 793f, 794f
Particionamiento de recursos, 513-514, 514f
Partículas subatómicas, 19-20, 19f, 19t
Parto, 825-826, 825f, 826r
Pasteur, Louis
 descubrimientos científicos, 14
 generación espontánea, 315, 315f
 vacunas, 708r
Pastizales, 556f, 559f, 567, 567f, 568f
Patogénico, definición, 361
Patógeno, definición, 694
Patrones de herencia, 174-197
 bases físicas de la herencia, 175-176, 175f
 Estudio de caso, síndrome de Marfan, 174, 180, 184, 195, 195f
 genes en mismos cromosomas, 186-187, 186f, 187f
 herencia de rasgo individual, 177-180, 177f, 178f, 179f, 180f
 herencia de rasgos múltiples, 180-182, 181f, 182f
 principios de herencia, descubrimiento de, 176, 176f
 reglas mendelianas, 182-186, 183f, 184f, 184t, 185r, 185f
 repaso del capítulo, 195-197
 sexo y herencia de rasgos ligados al sexo, 187-189, 188f, 189f
 trastornos genéticos humanos
 alelos con dominancia incompleta, 191
 alelos dominantes, 191-192
 alelos recesivos, 190-191, 190f, 191f, 192r, 192f
 historias familiares, 189, 190f
 trastornos ligados al sexo, 192-193, 193f, 194r, 194f
Paulinella chromatophora, 322f
Pavlov, Ivan, 470
PCR (reacción en cadena de polimerasa), 239-240, 239f, 240f, 250
Peces cartilaginosos (Chondrichthyes), 449f, 452t, 453-454, 454r, 454f, 689
 ADN antiguo, 314, 327, 328, 335, 337
 ADN mitocondrial, 123, 132, 134, 135-136, 136f
 amor y sistema nervioso, 733, 740, 749, 755
 aplicaciones médicas para invertebrados, 420, 434, 443, 445, 445f
 atletas, músculos de, 774, 779, 788, 789, 789f
 audición, oídos biónicos, 758, 761, 764, 771
 bacterias comedoras de carne, 693, 698, 704, 709, 712
 celacantos, 448, 453, 456, 463
 color de pelo, piel y ojos, 156, 159, 163, 167, 171-172
 colores de hojas otoñales, 834, 842, 853, 859
 criar a un rinoceronte, 792, 796, 799, 810
 cultivo sustentable de cacao y café, 554, 562, 563, 580
 donación de riñón, 677, 681, 689, 690, 690f
 elefantes marinos, 490, 491, 493, 500, 509
 energía nuclear, 18, 20, 28, 30
 energía, celular, 93, 95, 98, 106
 enfermedades transmitidas por alimentos, 352, 356, 361, 365, 366
 esforzarse para respirar, 640, 649, 651, 653
 especies invasoras, 368, 376, 381
 estructuras vestigiales, 262, 272, 275, 278, 278f
 Estudios de caso
 evidencia de ADN, 236, 240, 243, 258, 258f
 extinción de dinosaurios, 108, 111, 115, 120
 fibrosis quística, 215, 225, 226, 233, 233f
 flor cadáver, 863, 866, 874, 878, 880
 golpe de calor, 604, 605, 608, 617
 hongo de la miel, 402, 409, 415, 418
 lobos del Parque Nacional Yellowstone, 583, 587, 590, 593, 600-601, 600f
 músculos, mutaciones y miostatina, 198, 205, 207, 212-213, 212f
 nuevas especies, 299, 302, 307, 307f, 310, 312
 nuevas partes para cuerpos humanos, 52, 57, 61, 7
 plantas depredadoras, 883, 894, 897, 897f
 proteínas, priones, 32, 42, 45, 49
 Rafflesia arnoldii, 383, 386, 397, 399
 regeneración, 813, 820, 822, 830
 reparación de tejido dañado, 140, 147, 150, 153
 resistencia a antibióticos, 281, 290, 293, 296
 resistencia a la insulina, 715, 719, 723, 730
 salmón rojo, 533, 539, 543, 551-552, 551f
 sexo y simetría, 466, 478, 481, 487, 487f
 síndrome de Marfan, 174, 180, 184, 195, 195f
 sistema circulatorio, 619, 622, 636, 637, 637f
 trastornos de la alimentación, 656, 662, 670, 674, 674f
 venenos, 75, 77, 80, 90-91, 90f
 VIH/sida, origen de, 340, 343, 349-350, 349f
 virus, 1, 4, 6, 14-15, 14f
 zorro de las Islas del Canal, 512, 517, 522, 525, 523
Peces de agua dulce, 689, 689f
Peces de aletas rayadas (Actinopterygii), 449f, 452t, 454-455, 455f
Peces pulmonados (Dipnoi), 449f, 452t, 455, 455f
Peciolo, 838, 841, 841f
Pedigrí (linaje), 189, 190f
Pejesapo, 455f
Pelo radicular, 848-849, 848f
Pelomyxa palustris, 322
Pelvis renal, 680, 680
Pene
 copulación, 803, 804f
 sistema reproductivo masculino, 796t, 797f, 798-799
Penicilina
 descubrimiento de, 11, 11f
 enzimas, 104
 hongos, 417, 417f
 resistencia a antibióticos, 293
 sífilis, 808r
Penicillium, mohos, 11, 11f
PEP (fosfoenolpiruvato) carboxilasa, 117r, 117f
Pepino de mar, 427t, 443, 443f
Pepsina, 667t, 668
Peptidasas, 667t, 670
Péptido, definición, 35t, 41, 41f
Péptido natriurético auricular (ANP), 720f, 721t, 730
Peptidoglucano, 58, 353, 354t
Perca de agalla azul, 475, 476f
Perca del Nilo, 591, 591f
Percebes, 441, 441f, 497, 497f
Percepción de luz (visión). Véase también Visión a color; Ojos; Comunicación visual
 artrópodos, 766, 766f
 mamíferos, 766-768, 766f, 767f, 768f, 769f
 panorama, 759t, 766
Percepción de quórum, 355
Pérdida de peso, 730
Perfecto, Ivette, 563
Perfiles de ADN, 242-243, 242f
Periciclo, 848f, 849, 849f
Pericos, 303
Peridermo, 838t, 839
Periodo cámbico, 320t, 323
Periodo carbonífero, 320t, 325, 326
Periodo cretácico, 320t, 325
Periodo devónico, 320t, 325
Periodo pérmico, 320t, 325, 326, 328
Periodo sensible de impronta, 469-470, 470f
Periodo silúrico, 320t, 323, 324f
Peristaltismo, 668, 668f
Permafrost, 570-571
Permetrina, 809r
Perros
 clonación, 143, 143f
 comportamientos de apareamiento, 481f
 galgo "bully", 212, 212f
 saliva, 151r
 selección artificial, 275, 275f
 variación de tamaño, 185r
Perros de las praderas, 469, 469f
Personalidad, y toxoplasmosis, 375r
Perturbadores endocrinos, 728, 729r, 729f
Peste bubónica, 361, 503f
Pesticidas
 agricultura sustentable, 596-597
 feromonas, 477-478
 fúngicos, 415, 415f
 magnificación biológica, 540r, 540f
Pétalos de flores, 866, 867f
Petirrojos, 501f, 502, 538, 538f
Petromyzontiformes (lampreas), 449f, 452t, 453, 453f
Pez
 branquias, 643-644, 643r, 646r, 646f
 comportamientos de apareamiento, 475, 476f, 480
 comunicación, 479, 479f
 corazones de dos cámaras, 621, 622f
 desarrollo animal, 320t, 323-324
 distribución agrupada, 502, 502f
 especies invasoras, 591, 591f
 magnificación biológica de sustancias tóxicas, 504r, 540f
 mecanorreceptores, 762
 osmorregulación, 689, 689f
 perturbadores endocrinos, 729r, 729f
 salmón, 256, 533, 539, 543, 551-552, 551f
 transgénico, 256
Pez cebra, 468
Pez cíclido, 591, 591f
Pez de agua salada, 689, 689f
Pez de aletas lobuladas, 326, 455
Pez payaso, 524, 524f
Pez sapo, 520, 520f, 522
PGA (ácido fosfoglicérico), 116, 116f
pH neutro, 29, 29f
Phipps, James, 708r
Píceas Sitka, 552
Pie tubular, 443, 444, 444f

- Piel
barrera contra infecciones, 695-696
color de, 156, 167, 171-172
propiedades orgánicas, 614-615, 614f
- “Piel de gallina”, 615
- Pies, en gastrópodos, 434
- Pigmentos accesorios, 112, 112f
- Pika, 517, 592, 592f
- Píldoras del “día siguiente”, 807t, 808
- Píldoras para control natal, 807-808, 807t
- Pili, 58, 58f
- Pili de adhesión, 58
- Pili sexual, 58, 359, 359f
- Pilobolus*, 404f, 407t
- Piloriza, 848, 848f
- Pimienta, 870, 871f
- Pinocitosis, 86-87, 86f
- Pinos, 303, 303f
- Pinos de conos erizados, 837r
- Pinturas rupestres, cromañón, 335, 335f
- Pinzones cebrá, 468
- Piñas, 118r, 118f
- Piojo
púbico, 809r, 809f
tifo, 523r, 523f
vestimenta y piojo corporal, 348r
- Piojo público, 809r, 809f
- Pioneros, en sucesión, 525
- Pirámide de energía, 538, 538f
- Piridoxina (vitamina B₆), 660t
- Pirógenos, definición, 698
- Piruvato
fermentación de ácido láctico, 133
glucólisis, 125, 125f, 126r, 126f
respiración celular, 127, 128, 128f, 130r, 130f, 131f, 132
- “Pistola de genes” (biolística), 246
- Pitón de Burma, 516r, 516f
- PKU (fenilcetonuria), 38r
- Placa arterial
aterosclerosis, 632-633r, 632f, 633f
diabetes mellitus tipo 2, 730
grasas trans y colesterol, 48r, 48f
- Placa celular, 150, 150f
- Placa cribosa, 443, 444f, 840, 840f
- Placa dental, 355, 355f
- Placenta
definición, 461
desarrollo humano, 824-825, 825f
reproducción humana, 802
sustancias que atraviesan, 828-829r, 829f
- Placer, plantas que proporcionan, 399
- Plancton, 572
- Planta espada plateada, 309, 309f
- Plantaciones de sombra, 554, 563, 580
- “Plantaciones rústicas”, 580
- Plantas
bacterias fijadoras de nitrógeno, 360, 360f
deposición ácida, 545, 545f
incompatibilidad de gametos, 304
incompatibilidades mecánicas, 304
poliploides, 308
vida sobre tierra, 320t, 324-325, 325f
- Plantas carnívoras
Estudio de caso, 883, 894, 897, 897f
hojas especializadas, 842
respuesta ante presa, 896, 896f
- Plantas con semillas
adaptaciones de plantas con semillas, 387f, 387t, 392, 392f
angiospermas, 387f, 387t, 395-397, 395f, 396r, 396f
gimnospermas, 387f, 387t, 392-395, 393f, 394f
- Plantas de día corto, 891-892, 891f
- Plantas de día largo, 891-892, 891f
- Plantas, diversidad de, 383-401
Estudio de caso, *Rafflesia arnoldii*, 383, 386, 397, 399
evolución de las plantas, 385, 386, 385f, 386f
otros organismos, efecto sobre, 397-399, 398r, 398f
plantas no vasculares, 387-390, 387f, 387t, 388f, 389f
plantas, principales características de, 384, 384f
plantas vasculares
adaptaciones de plantas con semillas, 387f, 387t, 392, 392f
angiospermas, 387f, 387t, 395-397, 395f, 396r, 396f
definición, 387
gimnospermas, 387f, 387t, 392-395, 393f, 394f
plantas no vasculares, diferencias con, 389-390
plantas vasculares sin semillas, 387f, 387t, 390-392, 390f, 391f
plantas vasculares sin semillas, 387f, 387t, 390-392, 390f, 391f
repaso del capítulo, 400-401
- Plantas mesohémeras, 891, 891f
- Plantas no vasculares (briofitas), 387-390, 387f, 387t, 388f, 389f
- Plantas suculentas, 118r, 118f, 519f, 842, 842f
- Plantas vasculares (traqueofitas)
adaptaciones de plantas con semillas, 387f, 387t, 392, 392f
angiospermas, 387f, 387t, 395-397, 395f, 396r, 396f
definición, 387
gimnospermas, 387f, 387t, 392-395, 393f, 394f
plantas no vasculares, diferencias con, 389-390
- Plaquetas
coagulación sanguínea, 626t, 629, 629f
descripción, 626, 626t, 627f, 628
factores de crecimiento, 151
plasma rico en plaquetas (PRP), terapia, 153
tejido conectivo, 612, 612f
- Plasma
dióxido de carbono en, 652
sistema circulatorio, 626, 626t, 627
tejido conectivo, 612f, 613
- Plásmidos
células procariontes, 58-59, 58f
clonación de ADN, 245-246, 245f
conjugación procarionte, 359
recombinación de ADN, 237-238, 238f
- Plasmodesmos
floema, 840-841
paredes celulares, 60, 60f
transporte de agua y minerales, 851, 851f
uniones entre células, 89f, 90
- Plasmodio, estructura, 371t, 378, 379f
- Plasmodium*, 371t, 375r, 376-377, 376f, 398r
- Plasmodium relictum*, 376
- Plasmodium*, 371t
- Plástidos, 57t, 60f, 71, 71f
- Platelmintos (Platyhelminthes)
evolución animal, 422f, 423f, 424
invertebrados, 426t, 429-430, 430f, 431f
respiración, 642, 642f
sistema nervioso, 742f
sistema urinario, 679, 679f
- Platón, 263, 263f
- Platyhelminthes. Véase Platelminthos (Platyhelminthes)
- Pleiotropía, 184, 184f
- Plomo, 104, 248
- Población de equilibrio, 284, 289r, 289f
- Población viable mínima (PVM), 590
- Poblaciones. Véase también Evolución de poblaciones
aislamiento y divergencia genética de, 305
crecimiento y conservación de biodiversidad, 598
definición, 4, 263, 282, 491
deriva genética, 287, 287f
genes y evolución, relación con, 282-284, 282f, 283f, 289r, 289f
nivel de organización biológica, 7f
población de equilibrio, 284, 289r
selección natural, 267, 269-270, 269f
- Poblaciones de pérdida constante, 501f, 502
- Poblaciones de pérdida tardía, 501f, 502
- Poblaciones de pérdida temprana, 501f, 502
- Pobreza, y crecimiento poblacional, 505
- Polen
alergia a, 867r, 867f
clasificación de, 342, 342f
plantas con semillas, 392
resistencia a herbicidas, 256
- Polilla de la yuca, 876-877, 876f
- Polilla pavo, 522f
- Polillas
coevolución, 518, 518f
comportamientos de apareamiento, 480, 481f
insectos, 438, 439r
- Polímeros, 34-35, 35f
- Polímeros biológicos, 34-35, 35f, 35t
- Polimorfismo balanceado, 296
- Polimorfismo de nucleótido individual (SNP), 243
- Polinización
flores, de, 870, 870f
servicios de los ecosistemas, 584
- Polinizadores
flor cadáver, 863, 874, 880
flores que proporcionan alimento a, 397
guarderías para, en flores, 876-877, 876f
mutualismo, 524
plantas, interacciones con, 873-877, 874f, 875r, 875f, 876f
- Poliovirus, 15
- Poliploidia, 308
- Pólipos, 428, 428f
- Poliquetos, 433, 433f
- Polirribosomas, 59f, 66, 66f
- Polisacáridos, 35t, 3740, 37f, 39f
- Política de “hijo único”, China, 505
- Polluelo de gaviota, 467, 468
- Polo de la molécula, 24
- Polos del huso, 147-148, 148f
- Polysporus* (hongo de repisa), 407t, 408, 409f
- Porción conductora del sistema respiratorio humano, 647-650, 647f, 648f, 649f, 650r, 650f
- Porción de intercambio de gases en el sistema respiratorio humano, 647, 651-652, 651f, 652f
- Porífera. Véase Esponjas (Porifera)
- Porphyra*, 371t, 380r
- Portadores de alelos recesivos, 190
- Portadores de electrones, 99
- Postura, y evolución humana, 331
- Potasio
bomba sodio-potasio, 738r, 739r, 739f
fuentes, papeles y síntomas de deficiencia, 659, 659t
movimiento de agua en plantas, 857
número atómico, número de masa y % por peso en cuerpo humano, 195t
requisito de plantas, 850t
- Potencia de células madre, 142, 142f
- Potencial biótico, 492-493, 493r
- Potencial de acción
contracciones musculares, 780
cuerpo celular, 734f, 735
eventos eléctricos durante, 736, 736f
sensación, 759-760, 760f
transmisión sináptica, 737f, 738-739r, 739f
- Potencial de reposo
bomba sodio-potasio, 738r, 739r, 739f
definición, 736, 736f
- Potencial postsináptico (PPS), 737-739, 740r, 740f
- Potencial postsináptico excitatorio (PPSE), 738, 740r, 740f
- Potencial postsináptico inhibidor (PPSI), 738, 740r, 740f
- Potencial receptor, 760, 760f
- Potrykus, Ingo, 255r
- Poza génica
población, en, 283, 283f
reducción, 291r, 291f
- Pozo *Deep Water Horizon*, explosión, 360-361
- Pozo recubierto, 87, 87f
- PPS (potencial postsináptico), 737-739, 740r, 740f
- PPSE (potencial postsináptico excitatorio), 738, 740r, 740f
- PPSI (potencial postsináptico inhibidor), 738, 740r, 740f
- Pradera de césped alto, 567
- Pradera de césped corto, 567, 567f, 568f
- Precipitación
desiertos, 565, 565f
distribución de vida sobre tierra, 555
montañas, 561, 561f
- Precursor de ARNm 221, 221f
- Predicción, en método científico, 9
- Pregunta, en método científico, 9
- Presa. Véase también Interacciones consumidor-presa
controles dependientes de la densidad, 497-498, 498f, 499f
plantas carnívoras, 896, 896f
visión, 768
- Presión arterial
hipertensión, 624, 730
regulación renal, 688
sistema circulatorio, 624, 624f, 625r
- Presión de turgencia, 69, 84-85, 85f
- Presión radicular, 852, 852f
- Presión sistólica, 624, 624f
- Primates, 330, 330f
- Primera ley de la termodinámica, 94-95, 95f
- Principio de exclusión competitiva, 514, 514f
- Principio Hardy-Weinberg, 284, 289r, 289f
- Priones
descubrimiento de, 11, 365, 365f
Estudio de caso, 32, 42, 45, 49
replicación de, 365

- PRL (prolactina), 720f, 721f, 722, 826
- Probabilidades
- predicción de genotipo y fenotipo, 179-180, 179f, 180f
 - rasgos múltiples, 181, 181f
- Procámbium, 843, 844f
- Procariontes
- dominios de la vida, 346, 346f
 - endosporas, 356f
 - formas, 353, 353f
 - hábitats, 356-357, 356f, 357r, 358r, 358f
 - intercambio de material genético, 359, 359f
 - metabolismo, 357, 357f
 - motilidad, 355, 355f
 - película protectora, 355-356, 355f
 - primeros organismos, 319, 320t
 - reproducción, 357, 359, 359f
 - sistemas de clasificación, 354
 - tamaño de, 353
- Procariontes y virus, diversidad de, 352-367
- dominios Archaea y Bacteria, 353-354, 353f, 354t
 - efecto de procariontes sobre otros organismos, 359-361, 360f
 - Estudio de caso, enfermedades transmitidas por alimentos, 352, 356, 361, 365, 366
 - repaso del capítulo, 366-367
 - sobrevivencia y reproducción procarionte
 - endosporas, 356f
 - hábitats, 356-357, 356f, 357r, 358r, 358f
 - intercambio de material genético, 359, 359f
 - metabolismos, 357, 357f
 - motilidad, 355, 355f
 - panorama, 354
 - película protectora, 355-356, 355f
 - reproducción, 357, 359, 359f
 - virus, viroides y priones, 361-365, 362f, 363f, 364r, 364f, 365f
- Prochlorococcus*, bacteria, 357
- Producción primaria neta de energía, 565-536, 536f
- Productores, 534, 535f
- Productos, en reacciones químicas, 97, 97f
- Profase I, en meiosis, 160-161, 160f, 162f, 163t
- Profase II, en meiosis, 161f, 162, 163t
- Profase, en mitosis, 147-149, 148f, 163t
- Progesterona
- ciclo menstrual, 802-803, 802r, 803r, 803f
 - cuerpo lúteo, 801
 - secreción ovárica, 720f, 721t, 726
- Projeto Tartarugas Marinhas (TAMAR), 594-595r
- Prolactina (PRL), 720f, 721t, 722, 826
- Promotor, en transcripción, 219, 220f
- Prosencéfalo, 747, 747f, 748f, 749, 751, 751f
- Prostaglandinas, 716t, 717, 771
- Próstata, 796t, 797f, 799
- Proteasas, 667t, 668, 670
- Proteínas
- aminoácidos, formación a partir de, 35t, 40-41, 40f, 41f
 - definición, 40
 - estructura que determina función, 43, 43f, 44r, 44f
 - fabricación y modificación de, 68, 68f
 - funciones de, 40, 40f, 40t
 - membranas celulares, 76-77, 76f, 78-79, 79f, 80
 - niveles de estructura, 41-43, 42-43f
 - priones, 32, 42, 45, 49
 - respiración celular, 132, 132f
 - síntesis de, información genética para, 216-218, 216t, 217f, 217t, 218f
 - tipos y funciones, 35t
- Proteínas de canal, 56, 56f, 81f, 81t, 82
- Proteínas de conexión, 76f, 79
- Proteínas de reconocimiento, 79
- Proteínas de transporte, 76f, 79
- Proteínas desnaturalizadas, 43, 43f
- Proteínas intrínsecamente desordenadas, 43, 43f
- Proteínas motoras, 61-62
- Proteínas portadoras, 81f, 81t, 82
- Proteínas receptoras en membranas celulares, 76f, 79, 79f, 80
- Proteínas represoras, 227, 227f
- Proteobacterias, 354
- Protistas
- definición, 369
 - dominio Eukarya, 8, 8f
 - esquema de clasificación, 346, 346f
 - ITS, 809r
 - plantas, ancestros de, 385
- Protistas, diversidad de, 368-382
- algas rojas, 371t, 380, 380r, 380f
 - alveolados, 371t, 374-377, 374f, 375f, 376f, 377f
 - amebozoos, 371t, 378-379, 378f, 379f
 - clorofitas (algas verdes), 368, 371t, 376, 380-381, 380f
 - estramenopilos (cromistas), 371t, 373-374, 373f, 374f
 - Estudio de caso, especies invasoras, 368, 376, 381
 - euglenozoos, 371t, 372-373, 372f, 373f, 375r
 - excavados, 370, 370f, 371t, 372, 372f
 - nutrición, 369-370
 - otros organismos, efecto sobre, 370
 - repaso del capítulo, 381-382
 - reproducción, 369, 369f
 - rizarios, 371t, 377-378, 377f, 378f
- Protocélula, definición, 318
- Protonefridios, 679, 679f
- Protones, 19, 19f, 19t
- Protostoma, 422f, 423f, 324
- Protozoo, 370
- Protrombina, 629, 629f
- Protuberancia, 747, 748f
- Proyecto Catálogo de Vida, 300r
- Proyecto Genoma Humano, 249, 250
- Pruiser, Stanley, 11, 32, 49, 365
- Pseudoceloma, 423, 423f
- Pseudocelomados, 423, 423f, 442
- Pseudomonas aeruginosa*, 346f
- Pseudoplasmodio, 371t, 378-379, 379f
- Pseudópodos
- ameba, 87f, 88
 - amebozoos, 371t, 378, 378f
 - protistas, 369
 - rizarios, 371t, 377, 377f, 378, 378f
- Pubertad, 726, 728, 796
- Pulgas acuáticas, 441f, 896, 896f
- Pulmones
- sistemas respiratorios, 644-645, 645f, 647
 - tabaquismo, 650r, 650f
- Pulpos, 427t, 435, 435f, 437, 742f
- Pumas, 524, 525f
- Punnett, R. C., 179, 180f
- Punto ciego, 768, 768f
- Puntos de verificación, en control de ciclo celular, 151-153, 152r, 152f
- Pupa, definición, 438
- Pupila, 766f, 767
- PVM (población viable mínima), 590
- Q**
- Queratina
- ondas permanentes, 43, 44r, 44f
 - proteína, 35t, 40, 40f, 40t
- Queso, 417
- Quiasmas, 160f, 161, 162f
- Quilíferos, 636, 671, 671f
- Quilomicrones, 671
- Quimiorreceptores, 759t, 769-771, 769f, 770f, 771r
- Quimiosíntesis, 579
- Quimiosmosis
- cianuro, 129r
 - respiración celular, 129, 129f, 130r, 131, 131f, 131t
 - síntesis de ATP, 114-115, 114f
- Quimioterapia, 104, 292r, 711
- Quimo, 668
- Quinasas dependientes de ciclina (Cdk), 151, 151f, 152r
- Quistes
- protistas, 370, 372
 - tenias, 430, 431f
- Quitina
- artrópodos, 437
 - hongos, 403
 - polisacárido, 35t, 39, 39f
- Quítridos, 406, 406f, 407t
- R**
- Radiación adaptativa, 309, 309f
- Radiación electromagnética, 94
- Radiación, y mutaciones de ADN, 207
- Radiactivo
- definición, 20
 - imágenes radiactivas, 22r, 22
 - isótopos radiactivos, 20, 22r, 22f
 - yodo, 30
- Radicales libres, 23, 25r, 25f
- Radiolarios, 371t, 378, 378f
- Rádula, 435
- Rafflesia*, 399
- Rafflesia arnoldii*, 383, 386, 397, 399, 863, 880
- Raíces
- agua, ingesta, 851-852, 852f
 - definición, 835
 - especializada, 849, 849f
 - estructuras y funciones, 846-849, 847f, 848f, 849f
 - fototropismo, 888-889, 889f
 - funciones de, 835, 835f
 - germinación, 872-873, 873f
 - gravitropismo, 888, 888f
 - ramificación, 891
- Raíz secundaria, 849, 849f
- Ramas del haz AV, 625, 625f
- Rana dardo venenosa dorada, 457
- Rana de ojo falso, 522f
- Ranas
- aislamiento comportamental, 303
 - anfibios, 456f, 457
 - coloración de sobresalto, 522f
 - comunicación, 478, 478f
 - Estudio de caso, 299, 302, 307, 312
 - intestino delgado, 666
 - inviabilidad híbrida, 304
 - números decrecientes, 458r, 458f
 - Paedophryne amauensis*, 299, 302, 307, 312
- Ranas arlequín, 458r
- Ranas tungara, 478, 478f
- Rangos taxonómicos, 343
- Raquitismo, 660, 661f
- Rasgo falciforme, 192r
- Ratas
- comportamiento social, 484
 - comunicación sonora, 477
 - condicionamiento, 471, 471f
 - senescencia despreciable en ratas topo desnudas, 828-829, 828f
- Ratas canguro, 477f, 566, 566f
- Ratas topo desnudas, 484, 484f
- Ratón
- color de pelaje, 231r, 231f
 - comportamiento, 468
 - envejecimiento programado en ratón marsupial, 827-828, 827f
 - mutaciones genéticas, 184, 184f
 - ratón MRL, 830
 - reproducción, 501
- Rayas, 453, 454, 454f
- Razonamiento deductivo, 11
- Razonamiento inductivo, 11
- Reabsorción, en formación de orina, 682f, 683
- Reacción en cadena de polimerasa (PCR), 239-240, 239f, 240f, 250
- Reacciones acopladas, 99, 99f
- Reacciones endergónicas, 97-98, 97r, 99, 99f
- Reacciones exergónicas
- reacciones acopladas, 99, 99f
 - reacciones químicas, 97, 97f
- Reacciones luminosas, 111-115, 112r, 112f, 113f, 114f
- Reacciones químicas
- definición, 19, 97
 - energía de activación, 97-98, 97f
 - reacciones endergónicas, 97-98, 97f, 99, 99f
 - reacciones exergónicas, 97, 97f, 99, 99f
- Reactantes, en reacciones químicas, 97, 97f
- Realimentación negativa
- control hormonal del ciclo menstrual, 803r
 - homeostasis en animales, 606-608, 607r, 607f
 - hormonas, 719-720
 - producción de eritrocitos, 628, 628f
 - realimentación positiva detenida por, 608
- Realimentación positiva
- control hormonal del ciclo menstrual, 803r
 - diabetes mellitus tipo 2, 730
 - homeostasis, 608, 609r, 609f
 - hormonas, 720
 - realimentación negativa que detiene, 608
- Receptores
- comunicación célula animal, 716
 - sensación, 759
- Receptores de célula T, 700, 701r
- Receptores de dolor, 759t, 771
- Receptores olfatorios/olfacción, 769-770, 769f, 770-771
- Receptores sensoriales, 759, 759t
- Reciclado
- biodiversidad, conservación, 599
 - procariontes, 360
- Reciprocidad, en sociedades cooperativas, 485
- Recombinación
- descripción, 166, 166f
 - genes anticuerpo, 701r, 701f
- Recombinación genética, 186-187, 187f
- Recreación, en ecosistemas, 585
- Recto, 666f, 671

- Recursos genéticos, 585-586
 Red nerviosa, 428, 742f, 743
 Redes tróficas, 536, 538f
 Redi, Francesco, 10, 12r, 12f, 315
 Reflejo de retirada del dolor, 746-757, 746f
 Reflejos, 746-47, 46f
 Refugio, plantas que proporcionan, 399
 Regalos nupciales, 474, 474f
 Regeneración de partes corporales
 Caulerpa taxifolia, 381
 equinodermos, 444
 Estudio de caso, 813, 820, 822, 830
 reproducción asexual, 793
 salamandras, 457, 813, 820, 822
 Región constante de anticuerpos, 700, 700f, 701r, 701f
 Región de Sahel, África, 566, 566f
 Región de unión de anticuerpos, 701r, 701f
 Región fuente para corrientes y ríos, 573, 573f
 Regiones de diversidad de anticuerpos, 701r, 701f
 Regiones variables de anticuerpos, 700, 700f, 701r, 701f
 Regla de Chargaff, 201, 205
 Regulación alostérica de enzimas, 103-104, 104f
 Regulación climática, 585
 Reinas, definición, 484
 Reinitas, 514, 514f
 Reino, en sistema de clasificación de Linneo, 343
 Reloj biológico de plantas, 892
 Renacuajos, 456f, 666
 Renina, 629, 688
 Reno, 496, 497f
 Repeticiones cortas en tándem (STR, microsatélites), 240, 240f, 242-243, 242f
 Replicación de ADN
 descripción, 206-207, 206f, 207f, 208-209r, 208f, 209f, 210f
 tasa de error en, 207
 Replicación de virus, 4
 Replicación semiconservadora de ADN, 207, 207f
 Reproducción animal, 792-812
 Estudio de caso, criar a un rinoceronte, 792, 796, 799, 810
 repaso del capítulo, 811-812
 Reproducción asexual. *Véase también* Clones/clonación
 definición, 793
 división celular, 142-144, 143f
 fragmentación y regeneración, 793
 gemación, 793, 793f
 partenogénesis, 793-794, 793f, 794f
 Reproducción celular, 140-155
 ciclo celular eucarionte, 146-147, 146f
 ciclo celular procarionte, 144, 144f
 control de ciclo celular, 150-153, 151r, 151f, 152r, 152f
 división celular mitótica, 147-150, 147f, 148-149f, 150f
 división celular, funciones de, 141-144, 141f, 142f, 143f
 Estudio de caso, reparación de tejido dañado, 140, 147, 150, 153
 organización de ADN en cromosomas eucariontes, 145-146, 145f
 repaso del capítulo, 153-155
 Reproducción sexual
 definición, 157, 793
 división celular, 142
 evolución de, 157, 164r, 164f, 165f
 fecundación externa, 794-795, 795f
 fecundación interna, 795-796, 795f
 hermafroditas, 794, 794f
 panorama, 794
 recombinación de ADN, 237
 variabilidad genética, 157-158, 158f
 Reproducción y desarrollo de plantas, 863-882
 dispersión de semillas por frutos, 877-878, 877f, 878f, 879r, 879f
 estructuras y funciones de flor, 866-870, 867r, 867f, 868f, 869f, 870f
 Estudio de caso, flor cadáver, 863, 866, 874, 878, 880
 frutos y semillas, 870-872, 871f, 872r
 germinación y crecimiento de semillas, 872-873, 873f
 interacciones de planta y polinizador, 873-877, 874f, 875r, 875f, 876f
 repaso del capítulo, 880-882
 vida sexual de las plantas, 864-866, 864f, 866f
 Reproducción. *Véase también* Reproducción animal; Reproducción y desarrollo de plantas
 desigual, y selección natural, 291-292, 292r
 evolución de plantas, 386
 fenotipos, 293-294
 helechos, 391-392, 391f
 hongos, 404-406, 404f, 405f
 organismos, mediante, 2f, 3-4, 4f
 pinos, 394-395, 394f
 plantas no vasculares, 389, 389f
 primeras plantas terrestres, 325
 procariontes, 357, 359, 359f
 protistas, 369, 369f
 selección natural, 269-270
 Reptiles (Reptilia)
 clasificación de, 345r, 345f
 corazones de tres cámaras, 621, 622f
 evolución de, 320t, 326-327, 327f
 sistema respiratorio, 644-645, 645f, 647
 vertebrados, 449f, 452t, 457, 457f, 459-460, 459f, 460f
 Reserva del Bosque Nuboso Monteverde, Costa Rica, 855r
 Reservas básicas, 593
 Resfriado común
 células huésped, 363
 estudio de caso, 1, 6
 frecuencia de, 706r
 Resguardo de la pareja, 475, 475f
 Resistencia a antibióticos
 adaptaciones de pared celular bacteriana, 86r
 alelos asociados con, 296
 antibióticos, uso frecuente de, 712
 Estudio de caso, 281, 290, 293, 296
 selección natural, 293, 294
 Resistencia a la insulina, 715, 719, 723, 726, 730
 Resistencia a medicamentos
 resistencia a antibióticos
 adaptaciones de pared celular bacteriana, 86r
 alelos asociados con, 296
 antibióticos, uso frecuente de, 712
 Estudio de caso, 281, 290, 293, 296
 selección natural, 293, 294
 virus, 6, 364
 Resistencia a pesticidas, 277, 277r
 Resistencia ambiental
 crecimiento exponencial, 494-495, 495f
 crecimiento poblacional logístico, 495-497, 495f, 496r, 496f, 497f
 definición, 493
 factores dependientes de la densidad, 496r, 497-499, 498f, 499f, 500
 factores independientes de la densidad, 497, 499, 500
 Respiración celular
 cadena de transporte de electrones y quimiosmosis, 128-129, 129r, 129f, 131
 definición, 127
 descomposición de glucosa, 124, 124f, 125f, 131f, 131t
 formación de acetil CoA y ciclo de Krebs, 127-128, 128f, 130r, 130f
 tipos de moléculas utilizadas, 132, 132f, 133r, 133f
 ubicación de, 127, 127f
 Respiración cutánea, 644, 645f
 Respuesta inflamatoria
 alergias, 709, 709f
 respuesta inmunitaria innata, 695t, 697, 697f
 Respuesta inmunitaria adaptativa, 694f, 695, 695t
 Respuesta inmunitaria innata
 descripción, 694f, 695
 fiebre, 698
 glóbulos blancos, 695t, 696-697, 696f
 respuesta inflamatoria, 695t, 697, 697f
 respuestas a invasión, 695t
 tipos de células involucradas, 695t
 Respuesta, en condicionamiento, 470
 Respuestas de plantas al ambiente, 883-898
 ciclos de vida de plantas, regulación hormonal de
 crecimiento de plantas, 889-890, 890f
 floreamiento, temporización, 891-892, 891f, 892t
 maduración de fruto y semilla, 892-893, 893f
 ramificación de tallo y raíces, 890-891, 890f, 891f
 semillas, comienzo de la vida, 885, 887, 887f, 889r, 889f
 senescencia y latencia, 893-894
 comunicación, defensa y depredación, 894-896, 894f, 895r, 895f, 896f
 Estudio de caso, plantas depredadoras, 883, 894, 897, 897f
 hormonas vegetales, 884-885, 884t, 885f, 886-887r, 886f, 887f
 repaso del capítulo, 897-898
 Retículo, 665, 665f
 Retículo endoplasmático (RE), 57t, 66-67, 67f
 Retículo endoplasmático liso, 67, 67f
 Retículo endoplasmático rugoso, 66, 67f
 Retículo sarcoplásmico (RS), 775-776, 776f
 Retina, 766f, 767-678, 767f, 768f
 Retrovirus, 364r, 364f
 Revolución Industrial, 337
Rhagoletis pomonella, mosca de la fruta, 308, 308f
Rhizopus, 407t, 411
 Riboflavina (vitamina B₂), 660t
 Ribosa, 36, 36f
 Ribosomas
 células procariontes, 58f, 59
 descripción, 57t, 64, 64f, 66, 66f
 función, 56, 57t
 mitochondrial, 70
 retículo endoplasmático rugoso, 66, 67f
 Ribozimas, 317, 317f, 318
 Ribulosa bífosfato (RuBP), 115-116, 116f, 117r
 Ricardo III (rey de Inglaterra), 123, 132, 134, 135
 Richards, Ben, 604, 605
 Rinocerontes, 792, 796, 799, 810
 Riñón bioartificial, 684r
 Riñones. *Véase también* Nefronas
 bioartificial, 684r
 contenido de agua e iones de la sangre, regulación, 682f, 683-685, 685f, 688, 688r, 688f
 donación de, 677, 681, 689, 690, 690f
 eritropoyetina, 628, 628f, 720f, 721t, 728-729
 estructuras del sistema urinario, 680, 680f
 fallo de, 683, 684r, 684f, 688
 golpe de calor, 605
 pH sanguíneo, mantenimiento, 688
 presión arterial y niveles de oxígeno, regulación, 688-689
 sistema endocrino mamífero, 720f, 721t, 728-729
 Ríos y corrientes, 573-574, 573f
 Ritmo cardíaco, 624, 626
 Rituales de cortejo. *Véase* Comportamientos de apareamiento
 Rituales, y competencia por recursos, 473
 Rizarios, 371t, 377-378, 377f, 378f
 Rizoides, 387
 Rizomorfos, 418
 Rodríguez, Alex, 727r
 Roedores, 462. *Véase también* Ratón; Ratas
 Rombencéfalo, 747, 747f, 748f, 749
 Roya del café, 562, 563
 Roya del trigo, 415, 415f
 Royas, 407t, 415, 415f
 Rubeola, 708r, 828r
 Rubisco, 116, 116f, 117r, 117f, 118r, 118f
 RuBP (ribulosa bífosfato), 115-116, 116f, 117r
 Rumen, 665, 665f
 Rumiantes, 665-666, 665f
 Ruta C₃, 116, 117r, 118r. *Véase también* Ciclo de Calvin
 Ruta C₄, 116, 117-118r, 117f
 Ruta CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas), 116, 117-118r, 118f
 Rutas extracelulares en plantas, 851, 851f
 Rutas intracelulares en plantas, 851, 851f
 Rutas metabólicas
 descripción, 101-102, 101f
 influencias sobre, 104-105, 105f
 regulación de, 102-104, 102r, 102f, 103f, 104f
 Ruzzamenti, Rick, 689
S
 Sabanas, 556f, 559, 563-565, 564f
 Sabor agrio, 770
 Sabor amargo, 770
 Sabor salado, 770
 Sacarosa
 disacárido, 35t, 37, 37f
 respiración celular, 132
Saccharomyces, 407t
 Saco vitelino, 817t, 818
 Sáculo, 764, 764f

- SAF (síndrome de alcoholismo fetal), 829r, 829f
- Sahelanthropus tchadensis*, 331, 331f, 332f
- Sal (cloruro de sodio, NaCl), 27, 27f, 105, 105f, 215, 233
- Salamandras
- anfibios, 456f, 457, 458r
 - regeneración de partes corporales, 457, 813, 820, 822
 - respiración, 644, 645f
- Sales biliares, 670
- Salmón, 256, 533, 539, 543, 551-552, 551f
- Salmón rojo
- Estudio de caso, 533, 539, 543, 551-552, 551f
- Saltafango, 326f
- Saltamontes, 480, 538, 538f, 620f
- Salud humana
- bacterias, 361
 - cambio climático, efecto de, 551
 - forma corporal, 658r
 - hongos, 416, 416f
 - nematodos, 442-443, 442f
 - protistas, 370
 - servicios de los ecosistemas, 585
 - simetría, 487
 - tenias, 430
- Salud mental, 585
- Sangre
- característica de sistema circulatorio, 620, 620f, 621
 - flujo en humanos, dirección de, 622, 624f
 - pH, regulación renal de, 688
 - piel, 615
 - tipos de sangre, 183-184, 184t
- Sangre materna para tamizado genético prenatal, 253r
- Sanguijuelas, 420, 433, 433f, 434, 443
- Saola, 299, 307, 307f, 310, 312
- Sapo de caña, 495, 516r, 516f
- Sapos
- biocontrol, como, 516r, 516f
 - condicionamiento, 470, 471f
 - número decreciente de, 458r
 - potencial biótico, 495
 - saltar, adaptación para, 457
- Sapos corroboree, 458r, 458f
- Saprofitas, 414
- Sarampión, 248
- Sarampión-papera-rubeola (SPR), vacuna, 708r
- Sarcómeros, 776, 776f, 777, 778f
- Sarín, 104
- SARM (*Staphylococcus aureus* resistente a la meticilina), 281, 290
- Schistosoma*, 430
- Schleiden, Matthias, 53
- Schwann, Theodor, 53
- Schweitzer, Mary, 327
- Secreción, en formación de orina, 682f, 683
- Secretina, 673, 721t, 730
- Secuencias de ADN
- celacantos, 456
 - clasificación de procariontes, 354
 - relaciones de diversos organismos, 274, 274f
 - relaciones evolutivas, 342, 342f
 - VIH, origen de, 343
- Secuoya, 501
- Seda, 40, 40f, 40t, 41-42, 43f, 440
- Segmentación en anélidos, 430
- Segmentos desordenados de proteína, 42, 43f
- Segunda ley de la termodinámica, 95, 95f, 96r, 96f, 124
- Seguridad alimenticia, 366
- Seifalian, Alexander, 52
- Selección artificial, 275, 275f
- Selección clonal, 702, 703f
- Selección de linaje, 485
- Selección direccional, 295, 295f
- Selección estabilizadora, 295-296, 295f
- Selección natural
- especiación alopátrica, 307
 - evolución, 5-6, 6f, 290, 290t
 - evolución, evidencia de, 275-278, 275f, 276f, 277r, 277
 - experimentos que demuestran, 277-278
 - parasitismo, 522
 - población de equilibrio, 284, 289r
 - poblaciones, efecto sobre, 267, 269-270, 269f
 - procesos de
 - fenotipos, que actúan sobre, 292
 - poblaciones, influencia sobre, 295-296, 295f, 296f
 - reproducción de fenotipo, éxito de, 293-294
 - reproducción desigual, 291-292, 292r
 - selección sexual, 294-295, 294f
 - resistencia a antibióticos, 281, 293, 294
- Selección perturbadora, 295, 295f, 296
- Selección sexual
- selección natural, 294-295, 294f
- simetría, 466, 478, 481, 487, 487f
- Semejanzas bioquímicas en todas las células vivientes, 274-275
- Semen, 799
- Semillas
- control hormonal, 885, 887, 887f, 889r, 889f
 - coordinación hormonal de desarrollo, 892-893, 893f
 - definición, 392, 392f
 - desarrollo de, 871-872, 871f
 - dispersores, 875r, 875f
 - flores completas, 866
 - germinación y crecimiento, 872-873, 873f
 - plantas terrestres tempranas, 320t, 325
- Senescencia, 893-894
- Senescencia despreciable, 828-829, 828f
- Sensación de estiramiento, 771
- Sensores para realimentación negativa, 607, 607f
- Sentidos, 758-773. Véase también Ojos; Comunicación sonora
- desarrollo evolutivo, 323
 - dolor, 759t, 771
 - estímulos mecánicos, 759t, 761-762, 761f
 - Estudio de caso, audición, oídos biónicos, 758, 761, 764, 771
 - gravedad y movimiento, 764-765, 764f
 - luz (visión), 759t, 766-768, 766f, 767f, 768f, 769f
 - químicos (olfato y gusto), 759t, 769-771, 769f, 770f, 771r
 - repaso del capítulo, 772-773
 - sentidos de animales, 759-760, 759t, 760f
 - sonido, 762-763, 763f, 765r, 765f
 - temperatura, 759t, 761
- Señal de terminación
- traducción, 223f, 224
 - transcripción, 220, 220f
- Señales eléctricas dentro de neuronas, 735-736, 736f, 730-739r, 739f
- Sépalos, 866, 867f
- Septos en hongos, 403, 403f
- Serbas, 877f
- Serotonina, 735t, 750r
- Serpiente arborícola marrón, 310
- Serpiente krait, 80
- Serpiente real de montaña, 457f, 520, 521f
- Serpientes
- apariencias, 300, 301f, 518r, 520, 521f
 - diversidad de, 457f
 - reptiles, 457, 457f, 459
 - respiración, 644, 645f
 - veneno, 75, 77, 80, 90-91, 90f, 518
- Serpientes de cascabel, 75, 90, 90f, 518r
- Serpientes liga, 300, 301f
- Servicios culturales, de los ecosistemas, 585, 585f
- Servicios de apoyo, de los ecosistemas, 585-586
- Servicios de aprovisionamiento, de los ecosistemas, 584
- Servicios de los ecosistemas
- definición, 584
 - economía ecológica, 586
 - servicios culturales, 585, 585f
 - servicios de apoyo, 585-586
 - servicios de aprovisionamiento, 584
 - servicios de regulación, 584-585, 585f
- Servicios de regulación, de los ecosistemas, 584-585, 585f
- Setas
- colmenillas, 409, 410f
 - comestibles, 417, 417r, 417f
 - setas de miel, 402, 409, 415, 418
 - tóxicas, 416-417, 416f
- Sida. Véase Síndrome de inmunodeficiencia adquirida (sida)
- Sífilis, 361, 808r
- Sifón excurrente, 450, 451f
- Sifón incurrente, 450, 451f
- Silicaria, 516
- Sílice, 371t, 373
- Simbiosis/relaciones simbióticas
- hongos y otras especies, 412, 412f
 - interacciones de especies, 513
 - mutualismo, 524, 524f
 - plantas que adquieren nutrimentos, 852-853, 852f, 853f
 - primeras células eucariontes, 322
- Símbolo atómico, definición, 19
- Simetría bilateral en evolución animal, 421, 422f, 423
- Simetría radial, 421, 422f, 423
- Simetría y sexualidad, 466, 478, 481, 487, 487f
- Sinapomorfias, 344r, 344f
- Sinapsis
- acción neurotransmisora, 737f, 739
 - definición, 716, 734f, 735
 - estructura y función, 736-737, 737f
 - integración de potenciales postsinápticos, 738-739
 - potenciales postsinápticos inhibitorio o excitatorio, 737-738, 740r, 740f
- Sinapsis eléctrica, definición, 736
- Sinapsis química, 736
- Síndrome de alcoholismo fetal (SAF), 829r, 829f
- Síndrome de Angelman, 231r
- Síndrome de choque tóxico, 693, 694, 712
- Síndrome de choque tóxico estreptocócico, 693, 712
- Síndrome de Down (trisomía 21)
- conflictos éticos, 257
 - número anormal de autosomas, 171, 171f
- tamizado genético prenatal, 252r, 253r
- Síndrome de Ellis-van Creveld, 289, 289f
- Síndrome de inmunodeficiencia adquirida (sida). Véase también Virus de inmunodeficiencia humana (VIH)
- ITS, 808r
- mal funcionamiento del sistema inmunitario, 710, 710f
- origen de, Estudio de caso, 34
- replicación de VIH, 363, 364r, 364f
- terapia génica, 253-254
- Síndrome de insensibilidad a los andrógenos, 230r, 230f
- Síndrome de Jacob, 170, 170t
- Síndrome de Klinefelter, 170, 170t
- Síndrome de Marfan, 174, 180, 184, 195, 195f
- Síndrome de nariz blanca, 414r, 414f
- Síndrome de Turner, 170, 170t
- Síndrome urémico hemolítico, 352, 361
- Singer, S. J., 77
- Síntesis por deshidratación
- moléculas biológicas, síntesis de, 34-35, 35f
 - moléculas orgánicas, síntesis de, 34-35, 35f
 - unión de monosacáridos, 36-37, 37f
- Sírfidos, 520, 521f
- Sistema aislado, en primera ley de la termodinámica, 94
- Sistema binomial, descripción, 9
- Sistema circulatorio, 619-639
- corazones vertebrados, 621-626, 622f, 623f, 624f, 625r, 625f
 - estructuras y papeles, 616t
 - Estudio de caso, sistema circulatorio, 619, 622, 636, 637, 637f
 - presión arterial, 624, 624f, 625r
 - principales características, tipos y funciones, 620-621, 620f
 - repaso del capítulo, 637-639
 - sangre, 626-629, 626t, 627t, 628f, 629f
 - sistema linfático, 635-637, 635f, 636f
 - sistema respiratorio que trabaja con, 642-643f
 - vasos sanguíneos, 630-634, 630f, 631f, 632-633r, 632f, 633f, 634f
- Sistema circulatorio cerrado
- descripción, 620, 620f, 621
- invertebrados, 431, 433f, 437
- Sistema circulatorio humano, 630, 630f, 631f
- Sistema combinado de índice de ADN (CODIS), 243
- Sistema de clasificación de Linneo, 341, 343
- Sistema de raíces, 835, 835f
- Sistema de raíz fibrosa, 847-848, 847f, 848f
- Sistema de raíz primaria, 846-848, 847f, 848f
- Sistema de tejido fundamental, 838, 838t, 839f
- Sistema de tejido vascular de plantas, 838t, 840-841, 840f
- Sistema digestivo
- definición, 662
 - estructuras y papeles, 616t
 - hormonas, 720f, 721t, 730
- Sistema endocrino, 715-732
- comunicación célula animal, 716-717, 716t, 717f
 - definición, 720
 - estructuras y papeles, 616t

- Estudio de caso, resistencia a la insulina, 715, 719, 723, 730
- hormonas endocrinas, clases y efectos, 718-720, 718f, 719f
- repaso del capítulo, 731-732
- sistema endocrino mamífero
- células grasas, 720f, 721t, 730
 - corazón, 720f, 721t, 730
 - estómago e intestino delgado, 720f, 721t, 730
 - glándula pineal, 720f, 721t, 728
 - glándulas suprarrenales, 720f, 721t, 728, 728r
 - hipotálamo e hipófisis, 720f, 721f, 725-726, 725f, 726f
 - páncreas, 720f, 721t, 725-726, 725f, 726f
 - panorama, 720, 720f, 721t
 - riñones, 720f, 721t, 720-729
 - testículos y ovarios, 720f, 71t, 726, 728, 729r, 729f
 - timo, 720f, 721t, 728
 - tiroides y paratiroides, 720f, 721t, 724-725, 724f
- Sistema inmunitario
- asistencia médica para, 706, 708r, 708f
 - cáncer, 711
 - cortisol, 728
 - estructuras y papeles, 616t
 - mal funcionamiento, 709-710, 709f, 710f
 - nematodos, 443
 - sistema inmunitario adaptativo
 - componentes de, 695t, 698-699, 699f
 - inmunidad, mantenimiento, 695t, 704-706, 706r, 706f, 707r, 707f
 - invasores, ataque a, 695t, 702-704, 703f, 704f, 705f
 - invasores, reconocimiento, 695t, 699-702, 700, 701r, 701f
 - terapia génica, 253-254
- Sistema inmunitario adaptativo
- componentes de, 695t, 698-699, 699f
 - definición, 698
 - inmunidad, mantenimiento, 695t, 704-706, 706r, 760f, 707r, 707f
 - invasores, ataque a, 695t, 702-704, 703f, 704f, 705f
 - invasores, reconocimiento de, 695t, 699-702, 700f, 701r, 701f
- Sistema integumentario, 616t
- Sistema límbico, 752-752, 752f, 753r
- Sistema linfático
- estructuras y papeles, 616t
 - funciones, 635, 635f, 636, 636f
 - órganos linfáticos, 635f, 636-637
 - panorama, 635, 635f
 - quilomicrones transportados en, 671
 - sistema inmunitario adaptativo, 698, 699f
 - vasos linfáticos, 635-636, 635f, 636f
- Sistema nervioso, 733-757
- contracciones de músculo esquelético, 779-780, 779f
 - digestión humana, 673
 - estructuras y funciones de las células nerviosas, 734-735, 734f, 735t
 - estructuras y papeles, 616t
 - Estudio de caso, amor, 733, 740, 749, 755
 - información, producción y transmisión de
 - señales eléctricas, 735-736, 736f, 738-739r, 739f
 - transmisión de señales químicas, 736-749, 737f, 740r, 740f
 - organización del sistema nervioso, 742-743, 742f
 - procesamiento de información y control de comportamiento, 740-742, 741f
 - repaso del capítulo, 755-757
 - ritmo cardíaco, 626
 - sistema nervioso humano
 - partes de, 743, 743f
 - sistema nervioso central (Véase Sistema nervioso central)
 - sistema nervioso periférico, 743-745, 743f, 744f
- Sistema nervioso autónomo
- definición, 745
 - división parasimpática, 743f, 744f, 745
 - división simpática, 743f, 744f, 745
- Sistema nervioso central (SNC)
- componentes de, 743, 743f, 745
 - encéfalo (Véase Encéfalo)
 - médula espinal, 743f, 745-747, 745f, 746f
- Sistema nervioso periférico (SNP)
- componentes y actividades, 743, 743f, 745
 - sistema nervioso autónomo, 743f, 744f, 745
 - sistema nervioso somático, 743f, 745
- Sistema nervioso somático, 743f, 745
- Sistema reproductivo humano
- copulación, 803-804, 804r, 804f
 - enfermedades de transmisión sexual, 807, 807t, 808-809r, 809f
 - fecundación, 804-805, 804f, 806r, 806f
 - prevención del embarazo, 805, 805f, 807-810, 807t
 - pubertad, 796
 - sistema reproductivo femenino, 800-803, 800f, 800t, 801f, 802-803r, 803f
 - sistema reproductivo masculino, 796-799, 796t, 797f, 798f, 799f
- Sistema respiratorio, 640-655
- adaptaciones respiratorias
 - animales inactivos, 641-642, 642f
 - animales terrestres, 644-645, 644f, 645f, 647
 - branquias, 643-644, 643r, 643f, 646r, 646f
 - sistema circulatorio, trabajo con, 642, 643f - repaso del capítulo, 653-655
 - sistema respiratorio humano
 - porción conductora, 647-650, 647f, 648f, 649f, 650r, 650f
 - porción de intercambio de gases, 651-652, 651f, 652f
- Sistema respiratorio humano
- porción conductora, 647-650, 647f, 648f, 649f, 650r, 650f
 - porción de intercambio de gases, 647, 651-652, 651f, 652f
- Sistema tisular dérmico, 838t, 839, 839t
- Sistema urinario, 677-692
- definición, 678
 - estructuras de sistema urinario mamífero, 680-681, 680f, 681f
 - estructuras y papeles, 616t
 - Estudio de caso, donación de riñón, 677, 681, 689, 690, 690f
 - formación de orina, 681f, 682-683, 682f, 686-687r, 687f
 - funciones de, 678-679, 678t
- homeostasis vertebrada, mantenimiento
- agua y contenido iónico de sangre, 682f, 683-685, 685f, 688, 688r, 688f
 - alcohol y deshidratación, 688r
 - ambientes acuáticos, 689, 689f
 - fallo renal, 683, 684r, 684f
 - pH sanguíneo, 688
 - presión sanguínea y nivel de oxígeno, 688-689
 - invertebrados, 679-680, 679
 - repaso del capítulo, 691-692
- Sistema vascular acuático, 443-444, 444f
- Sistemas circulatorios abiertos, 434, 620-621, 620f
- Sistemas de brotes, 835-836, 835f
- Sistemas de tejidos de plantas, 838, 838t
- Sistemas digestivos tubulares, 662, 664, 664f
- Sistemática, 340-351
- clasificaciones, cambio en, 346, 348, 348r
 - definición, 341
 - dominios de la vida, 346, 346f, 347f
 - especies, número de, 348-349, 349f
 - Estudio de caso, VIH/sida, origen, 340, 343, 349-350, 349f
 - nombres y clasificación de organismos, 341-343, 341f, 342f, 343f, 344-345r, 344f, 345f
 - repaso del capítulo, 350-351
- Sístole auricular, 624, 624f
- Sístole ventricular, 624, 624f
- Sitio activo para enzimas, 100, 101, 101f
- Skinner, B. E., 471
- Smith, J. L. B., 448, 463
- Smith, Kierann, 604, 605
- Smith, William, 264f, 265, 265f
- SNC. Véase Sistema nervioso central (SNC)
- SNP (polimorfismo de nucleótido individual), 243
- SNP. Véase Sistema nervioso periférico (SNP)
- Sobreexplotación de poblaciones, 590
- Sobrepastoreo, 508r, 508f, 567, 568f
- Sobrepesca, 578
- Sociedad Zoológica de Londres, 588
- Sociedades cooperativas, 484-485
- Sociedades formadas por animales, 483-485, 484f
- Sodio
- fuentes, papeles y síntomas de deficiencia, 659, 659t
 - hiponatremia, 607r
 - nivel sanguíneo, y aldosterona, 721t, 728
 - número atómico, número de masa y % por peso en cuerpo humano, 19t
- Solución, definición, 27
- Soluciones hipertónicas, 82, 84, 84f
- Soluciones hipotónicas, 82, 84, 84f
- Soluciones isotónicas, 82, 84, 84f
- Solutos, 80
- Solventes, 27, 27f, 80
- Sombra de lluvia, 561, 561f
- Sonar, y comunicación de ballenas, 765r
- Sondas de ADN, 241-242, 250-251, 251f
- Sonreír, recién nacidos, 485
- Speman, Hans, 819
- Spencer, Herbert, 291
- Sperry, Roger, 753
- Sphagnum moss*, 388, 388f
- SPR (sarampión-papera-rubeola), vacuna, 708r
- SRY, gen, 188
- Staphylococcus aureus*, 694
- Staphylococcus aureus* resistente a la metilina (SARM), 281, 290
- Staphylococcus*, especie, 362f, 696
- Stents, arterial, 633r, 633f
- Stoops, Monica, 792, 810
- STR (repeticiones cortas en tándem, microsatélites), 240, 240f, 242-243, 242f
- Streptococcus pneumoniae*, 199-200, 199f
- Streptococcus pyogenes*, 693, 694, 698, 704, 709, 712
- Streptococcus*, especie
- piel, que puebla, 696
 - placenta, que atraviesa, 828r
- Succión
- realimentación negativa, 608
 - reflejo de bajada de leche, 723, 723f
- Sucesión
- comunidad climax, 525, 528-529
 - definición, 525
 - ecosistema perturbado, 530
 - estanques y lagos, en, 528, 529f
 - etapas subclimax, 525, 529-530
 - panorama, 525-526
 - sucesión primaria, 526, 526f, 528, 528f
- Sucesión primaria, 526, 526f, 527, 527f
- Sucesión secundaria, 526, 526f, 528, 528f
- Sucralosa, 39r
- Suculentas "rocas vivientes", 519f
- Sudar, 95, 98
- Suelo, 398-399, 586
- Sumidero, definición, 858-859, 858f
- "Superantígenos", 712
- Superhiebajos resistentes a glifosato, 276-277
- "Supervivencia del más apto", 291
- Supresores de tumor, 152r
- Surfactante, 651, 65f
- Surgenia de aguas profundas, en océano abierto, 578
- Sustancia negra, 748f, 749
- Sustancias tóxicas
- magnificación biológica, 540r, 540f
 - mutaciones de ADN, 207
- Sustratos, 100, 101, 101f
- Suturas (cráneo), 788
- Syncoscapta australis*, avispas, 474
- T**
- Tabaco, 828r
- Tabaquismo, 650r, 650f, 828r
- Tabaquismo pasivo, 650r
- Tabla periódica de los elementos, 20
- Tablas de supervivencia, 501, 501f
- Tabú del incesto, 486
- Tacto
- comunicación, 478, 478f
 - reacción de plantas al, 895-896, 896f
- Taiga (bosques de coníferas septentrionales), 556f, 557f, 559f, 569-570, 569f, 570f
- Tálamo, 748f, 749
- Talidomida, 828r
- Tallo corporal, 822, 823f
- Tallos
- definición, 836
 - especializado, 846, 847f
 - estructuras y funciones, 843-846, 844f, 845f, 846f, 847f
 - funciones de, 835f, 836
 - ramificación, 890, 891f

- Taltuza gigante de Gambia, 471, 471f
 TAMAR (Proyecto Tartarugas Marinhas), 594-595r
 Tamarino león cara negra, 349, 349f
 Tamarinos, 593, 593f
 Tamizado genético, prenatal, 252-253r, 252f
 Tamoxifeno, 727r
 Tampón, definición, 29-30
 Tapón de plaquetas, 629, 629f
 Tarántulas, 440f
 Tasa de crecimiento (*r*) de una población, 491-492
 Tasa de extinción de fondo, 588
 Tasa de fertilidad, 504, 505
 Tasa de mortalidad (*d*), 491-492
 Tasa de natalidad (*b*), 491-492
 Tasa de respiración, 648-649
 Tasa metabólica, definición, 657
 Taxón, definición, 341
 Taxonomía, definición, 341
 ¿Te has preguntado...?
 alimentos OGM, 247r
 animal más ruidoso, 486r
 apareamiento de puerco espín, 804r
 árboles, largas vidas de, 837r
 artistas de la estafa que engañan víctimas, 753r
 ataques de tiburones a personas, 454r
 bioluminiscencia en luciérnagas, 100r
 biomas antiguos, recreación, 572r
 carne de pollo blanca y oscura, 780r
 células, número de, en cuerpo humano, 62r
 cianuro, 129r
 clonación de especies extintas, 328r
 color de plantas en otros planetas, 112r
 corazón de jirafa, 625r
 dificultad en el parto, razones para, 826r
 dolores de espalda, 274r
 enfermedades relacionadas con el estrés, 728r
 envolturas de sushi, 380r
 especies, número de, 300r
 extinción, prevención, 588r
 forma corporal y salud, 658r
 frutos y vegetales, diferenciación, 872r
 hiponatremia, 607r
 huella de carbono, 545r
 influencia genética sobre hazañas atléticas, 206r
 ingesta de alcohol y estimulación de micción, 688r
 mal aliento, causas de, 357r
 moléculas de agua, cohesión entre, 28r
 mulas, esterilidad de, 165r
 número de hijos que puede parir una mujer, 493r
 ondas permanentes, 44r, 44f
 organismos oscuros, estudio, 10r
 paredes celulares bacterianas y antibióticos, 86r
 plantas usadas para alimento, 397r
 primeros analgésicos, 895r
 resfriados, frecuencia de, 706r
 sabor "picante" de chiles, 771r
 saliva de perro, 151r
 telarañas, 440r
 trufas, alto costo de, 417r, 417f
 vacunas contra influenza, 286r
 variación en el tamaño de perros, 185r
 ventilación de tiburón, 643r
 vestimenta y piojos corporales, 348r
 vibras de cascabel, propósito del cascabeleo, 518r
 Tecnología de ADN recombinante, 237, 251, 253
 Tectónica de placas, 328-329, 329f
 Tegumento, 392, 392f, 871, 871f
 Tejido adiposo
 grasas que queman calorías, 615r
 piel, 614f, 615
 sistema endocrino mamífero, 720f, 721t, 730
 tejido conectivo, 610, 612f, 615r
 Tejido colénquima, 838, 838t, 839f
 Tejido conectivo
 fibrilina, 174
 organización del cuerpo animal, 609f, 610, 612-613, 612f, 615r
 piel, en, 614-615, 614f
 tipos de, 784
 vasos sanguíneos, 630, 631f
 Tejido conectivo denso, 612, 612f
 Tejido conectivo laxo, 610, 612f, 615r
 Tejido epitelial
 organización de cuerpo animal, 609-610, 609f, 611f
 piel, en, 614, 614f, 615
 Tejido esclerénquima, 838, 838t, 839f
 Tejido nervioso
 organización del cuerpo animal, 613-614, 614f
 piel, en, 614f, 615
 Tejido parénquima, 838, 838t, 839f
 Tejidos
 conectivo, 609f, 610, 612-613, 612f, 615r
 epitelial, 609-610, 609f, 611f
 evolución animal, 421, 422f, 425
 jerarquía de estructuras corporales, 608, 609f
 músculo, 609f, 613, 613f
 nervio, 613-614, 613f
 nivel de organización biológica, 7f, 8
 órganos, en, 614-615, 614f
 plantas, 838, 838t
 Telofase I, en meiosis, 160f, 162, 163t
 Telofase II, en meiosis, 161f, 162, 163t
 Telofase, en mitosis, 149f, 150, 163t
 Telómeros, 145, 145f
 Tembladera, 11, 32, 49, 365
 Temperatura
 agua, efectos moderadores de, 28, 28r
 arrecifes de coral, y calentamiento temperaturas oceánicas, 432r, 432f
 cambio climático, 546-548, 547f, 548r, 548f
 difusión, 80
 distribución de vida sobre tierra, 555, 556f
 enfermedades transmitidas por alimentos, 366
 enzimas, 105, 105f
 fluidez de membrana celular, 77, 78r, 78f
 hábitats procariontes, 356-357, 356f
 hojas especializadas, 842
 percepción de, 759t, 760, 771
 reacciones químicas, 98
 Tierra temprana, 318-319, 318f
 Temperatura corporal
 elevación, y respuesta del cuerpo, 106
 enzimas, 105, 605
 homeostasis, 604, 605, 608, 617
 realimentación negativa, 606-608, 607f
 regulación de, 605-606, 606f
 reptiles, evolución de, 326-327
 Tendones
 lesión, 140, 147
 sistema musculoesquelético, 775, 775f, 786-787, 788, 788f
 tejido conectivo denso, 612, 612f
 Tenias, 430, 431f
 Tensión, en mecanismo cohesión-tensión, 853-854, 854f, 855r, 855f
 Tensión superficial de moléculas de agua, 26-27, 26f
 Teoría celular
 definición, 10-11
 principios de, 53
 Teoría científica
 definición, 10
 puesta a prueba, 10-11
 razonamiento inductivo y deductivo, 11
 refutación, 11
 TEP (tomografía por emisión de positrones), 22r, 22f, 752r, 752f
 Terapia de radiación, 711
 Terapia génica, 251, 253-254, 710
 Terapia PRP (plasma rico en plaquetas), 153
 Terapia VBLOC, 672r
 Terminal sináptica, 734f, 735
 Terminales de axones, 613f, 614
 Termitas, 372, 372f, 481, 481f
 Termorreceptores, 759t, 761
 Territorialidad
 despliegues agresivos, 479-580
 feromonas, 480
 recursos, 473-474, 473f
 Testículos
 definición, 794
 producción de espermatozoides, 796t, 797, 797f
 sistema endocrino mamífero, 720f, 721t, 726, 728, 729r, 729f
 Testosterona
 engaño endocrino, 729r
 esteroides, 35t, 47f, 48, 718
 osteoporosis, 787r
 potenciador rendimiento atlético, 727r, 727f
 producción en corteza suprarrenal, 720f, 721t, 728
 pubertad, 796
 secreción testicular, 720f, 721t, 726
 Tétanos, 357, 361
 Tetraciclina, 808r
Tetrahymena thermophila, 317
 Tetrapodos, 449f, 455
The Lancet, 708r
The Population Bomb (Ehrlich), 120
Thermus aquaticus, 240f, 258
 Thimann, Kenneth, 887r
Thiomargarita namibiensis, 353
 Thornhill, Randy, 466
 Tiamina (vitamina B₁), 660t
 Tibetanos, 314, 337
 Tiburones, 453, 454, 454r, 454f, 643r
 Tiempo, 497, 500. Véase también Clima
 Tiempo geológico, 319, 320t
 Tiendas y máscaras de altitud, 640, 653, 653f
 Tifo, 523r, 523f
 Tigmotropismo, 890, 890f
 Tigres, 480
 Tigres de Tasmania, 328r
 Tigrinas, 302
 Tilacoides
 cloroplastos, 70, 71f
 reacciones luminosas, 110, 111f
 Timina (T)
 base nucleotídica, 44, 45f, 200-201, 201f, 204-205, 204f
 división celular, 141, 141f
 síntesis de proteínas, 216, 216t, 218
 Timo
 órgano linfático, 635f, 636
 sistema endocrino mamífero, 720f, 721t, 728
 sistema inmunitario adaptativo, 698, 699f
 Timosina, 720f, 721t, 728
 Tiña del maíz, 415f
 Tiroides
 realimentación negativa, 724, 724f
 sistema endocrino mamífero, 720f, 721t, 724-725, 724f
 Tiroxina
 engaño endocrino, 729r
 tiroides, 720f, 721t, 724-725, 724f
 Tizonas, 407t, 415, 415f
 Todo o nada, propiedad de los potenciales de acción, 738r
 Tomografía por emisión de positrones (TEP), 22r, 22f, 752r, 752f
 Topillos de la pradera, 468, 733, 755
 Tórax de artrópodos, 437f, 437
 Tortuga laúd, 459
 Tortugas, 457f, 459
 Tortugas marinas, 594-595r, 594f, 595f
 Tortugas terrestres, 268r, 457f, 893f
Toxoplasma gondii, 375r
 Toxoplasmosis, 375r
 Trabajadores, definición, 484
 Trabajo, definición, 94
 Traducción de información genética
 células eucariotes, 222-224, 223f, 224f, 232
 células procariontes, 222, 222f
 panorama, 217-218, 217t, 218f
 pasos en, 222-224, 223f
 Tragar, 667, 677f
 Transcripción
 células procariontes, 222, 222f
 expresión génica de célula eucariote, 229-230, 230r, 230f, 231r, 231f, 232, 232f
 expresión génica de célula procarionte, 226-228, 227f
 panorama, 217-218, 217t, 218t
 pasos en, 219-222, 220f, 221f
 Transcriptasa inversa, 364r, 364f
 Transformación de cromosomas, 199-200, 199f, 200f
 Transformación, recombinación de ADN, 237-238, 238f
 Transgénico, definición, 237
 Transición demográfica, 504-505, 505f
 Transpiración
 definición, 853
 tasa controlada por estomas, 856-857, 856f
 Transporte activo, 81t, 85, 86r, 86f
 Transporte pasivo
 definición, 81
 difusión facilitada, 81f, 81t, 82, 83r, 83f
 difusión simple, 81-82, 81f, 81t
 ósmosis, 81f, 81t, 82, 84-85, 84f, 85f
 Transporte que requiere energía
 definición, 81
 endocitosis, 81t, 86-88, 86f, 87f
 exocitosis, 81t, 88, 88f
 transporte activo, 81t, 85, 86r, 86f
 Tráquea, humana, 52, 647f, 648
 Tráqueas, insectos, 438, 644, 644f
 Traqueidas, 840, 840f
 Traqueofitas, 387. Véase también Plantas vasculares (traqueofitas)
 Traqueolas, 644, 644f
 Traslocación, y mutaciones de ADN, 211, 212f, 225

- Trasplante de corazón, 619, 622, 636, 637, 637f
- Trasplantes fecales, 358r, 358f
- Trastorno de colapso de colonia, 875r
- Trastornos de la alimentación, 656, 662, 670, 674, 674f
- Trastornos genéticos
- alelos con dominancia incompleta, 191
 - alelos dominantes, 191-192
 - alelos recesivos, 190-191, 190f, 191f, 192r, 192f
 - conflictos éticos, 256-257, 257t
 - diagnóstico prenatal de, 195
 - historias familiares, 189, 190f
 - no disyunción, 169-171, 169f, 170t, 171f
 - tamizado prenatal, 252-253r, 252f
 - trastornos hereditarios, 250-251, 251f
 - trastornos ligados al sexo, 192-193, 193f, 194r, 194f
- Trastornos hereditarios, 250-251, 251. Véase también Trastornos genéticos
- Trematodo, 430, 430f
- Treponema pallidum*, 828r
- Triceratops*, 108, 111, 115
- Trichinella*, 442, 442f, 443
- Trichonympha*, 372f
- Tricomias, 839, 839f
- Tricomoniasis, 809r
- Triglicéridos, 35t, 46, 46f
- Trilobites, 320t, 323, 324f
- Trisomía 21 (síndrome de Down), 171, 171f
- Trisomía X, 170, 170t
- Trochomonas vaginalis*, 371t, 372
- Trombina, 629, 629f
- Trompa de Eustaquio (conducto auditivo), 762, 763f
- Trompa uterina, 800f, 800t, 802
- Tropismos
- definición, 887
 - fototropismo, 886r, 886f, 888-889, 889f
 - gravitropismo, 887, 888, 888f
 - tigmotropismo, 890, 890f
- Tropomiosina, 776, 776f
- Troponina, 776, 776f
- Trufas, 417, 417r, 417f
- Trypanosoma*, 371t, 372-373, 373f
- Trypanosoma cruzi*, 375r
- TSH (hormona estimulante de tiroi-des), 720f, 721t, 722
- Tuberculosis, 281, 471
- Túbulo distal, 681, 681f, 686r, 687f
- Túbulo proximal, 681, 681f, 686r, 687f
- Túbulo renal, 681, 681f
- Túbulos de Malpighi, 679-680, 679f
- Túbulos seminíferos, 797, 797f
- Túbulos T, 776, 776f
- Tucanes, 460f
- Tucídides, 698
- Tumor benigno, definición, 152r
- Tumor maligno, definición, 152r
- Tundra, 556f, 559f, 570-571, 570f, 572r
- Tunicados (Tunicata), 449f, 450, 451f
- Turba, 388
- Tyndall, John, 315
- Tyrannosaurus rex*, 108, 115
- U**
- U.S. Fish and Wildlife Service (Servicio de pesca y vida silvestre de Estados Unidos), 583, 588
- U.S. National Cancer Institute (Instituto Nacional del Cáncer de Estados Unidos), 711
- Úlceras duodenales, 669r, 669f
- Ultrasonido
- inseminación artificial, 810
 - tamizado prenatal, 252r, 252f
- Ulua*, 371t, 380, 380f
- Umami*, sensación de gusto, 770
- Umbral, definición, 736, 736f
- Unidades motoras, 780
- Uniformitarianismo, 266
- Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, 588, 594
- Uniones adhesivas, 89, 89f
- Uniones comunicantes, 89f, 90
- Uniones entre células
- uniones adhesivas, 89, 89f
 - uniones comunicantes y plasmodesmos, 89f, 90
 - uniones estrechas, 89-90, 89f
- Uniones esféricas, 788-789, 789f
- Uniones estrechas, 89-90, 89f
- Uniones neuromusculares, 779, 779f
- Uracilo (U), 44, 216, 216t, 218, 220, 223f
- Urea, 678, 678t, 679
- Úreteres, 680-681, 680f
- Uretra
- descripción, 680f, 681
 - sistema reproductivo masculino, 796t, 797f, 798-799
- Urey, Harold, 315-316, 316f
- Uso de alcohol
- digestión, 669
 - estimulación de micción, 688r
 - neurotransmisores y adicción, 750r, 750f
 - placenta, que atraviesa, 828-829r, 829f
- Útero, 800f, 800t, 802
- Utricularia*, 896, 896f
- Utrículo, 764, 764f
- Utrofina, gen, 194r
- Uvas, 846, 847f, 893, 893f
- V**
- V1aR*, gen, 468
- Vacuna contra poliomyelitis, 708r
- Vacuna contra rabia, 248
- Vacuna contra sarampión, 708r, 708f
- Vacuna contra viruela, 708r
- "Vacunación", 711
- Vacunas
- descubrimiento de, 708r
 - plantas modificadas para elaborar, 248
 - prevención del cáncer, 711, 809r
 - respuesta inmunitaria, ayuda, 706, 708r, 708f
 - virus hepatitis B, 711
 - VPH, 711, 809r
- Vacuola central, 57t, 60f, 69, 84-85, 85f
- Vacuolas, 57t, 60f, 68-69, 69f
- Vacuolas alimenticias
- descripción, 68, 69f
 - digestión de esponja, 662, 663f
 - fagocitosis, 87f, 88
 - protistas, 369
- Vacuolas contráctiles, 69, 69f
- Vagina, 800f, 800t, 802
- Válvulas
- cardíacas, 622, 623f, 624f
 - venas, en, 634, 634f
- Válvulas auriculoventriculares, 622, 623f
- Válvulas semilunares, 622, 623f
- van Leeuwenhoek, Anton, 54r, 54f
- Vandermeer, Joh, 563
- Vara dorada, 867r, 867f
- Variable, definición, 10
- Variante de la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob (vECJ), 32, 49
- Vasectomía, 805, 805f, 807
- Vasos, 840
- Vasos linfáticos, 635-636, 635f, 636f
- Vasos sanguíneos
- arterias y arteriolas, 630-631, 630f, 631f, 632-633r, 632f, 633f
 - aterosclerosis, 632-633r, 632f, 633f
 - capilares, 631, 631f, 633-634, 633f
 - característica de sistema circulatorio, 620, 620f, 621
 - sistema circulatorio humano, 630, 630f, 631f
 - venas y vénulas, 630f, 631f, 634, 634f
- vECJ (variante de la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob), 32, 49
- Vectores, 246
- Vegetales
- frutos, diferencia con, 872r
 - sabor mejorado, tecnología para, 879r
- Vejiga, urinaria, 680f, 681
- Vellos coriónicos, 824, 825f
- Vellos intestinales, 671, 671f
- Velociraptor*, 327f
- Vena renal, 681f, 682
- Venas
- definición, 622, 623f
 - hojas, 841f, 842
 - sistema circulatorio, animal, 620, 630f, 631f, 634, 634f
- Veneno, 75, 77, 80, 90-91, 90f
- Ventana oval, 762, 763f
- Ventana redonda, 762, 763f
- "Ventilación dinámica", 643r
- Ventrículos, cardíacos, 621, 622f, 623-624, 624f
- Vénulas, 631f, 634
- Venus atrapamoscas, 883, 894, 897, 897f
- Vertebrados
- corazones, 621-626, 622f, 623f, 624f, 625r, 625f
 - defensa contra enfermedades, 694-695, 694f, 695t
 - definición, 425
 - encéfalos, partes de, 747, 747f
 - funciones del sistema circulatorio, 621
 - membranas extraembrionarias, 817-818, 718t
 - sistema urinario y homeostasis
 - agua y contenido iónico de sangre, 682f, 683-685, 685f, 688, 688r, 688f
 - alcohol y deshidratación, 688r
 - ambientes acuáticos, 689, 689f
 - fallo renal, 683, 684r, 684f
 - pH sanguíneo, 688
 - presión arterial y niveles de oxígeno, 688-689
 - sistemas digestivos, 664-666, 664f, 665f
 - subgrupo craneados, 452
- Vertebrados, diversidad de, 448-464
- cordados, principales características de, 449-450, 449f, 450f
- Estudio de caso, celacantos, 448, 453, 456, 463
- grupos cordados
- craneados, 449f, 451-453, 452f, 452t
 - lanceolados, 449f, 451, 451f
 - tunicados, 449f, 450, 451f
- grupos principales
- anfibios (Amphibia), 449f, 452t, 456-457, 458r, 458f
 - celacantos (Actinistia), 448, 449f, 452t, 453, 455, 456, 453f
 - lampreas (Petromyzontiformes), 449f, 452t, 453, 453f
 - mamíferos (Mammalia), 449f, 452t, 460-463, 461f, 462f
 - peces cartilaginosos (Chondrichthyes), 449f, 452t, 453-454, 454r, 454f
 - peces con aletas rayadas (Actinopterygii), 449f, 452t, 454-455, 455f
 - peces pulmonados (Dipnoi), 449f, 452t, 455, 455f
 - reptiles (Reptilia), 449f, 452t, 457, 457f, 459-460, 459f, 460f
- repaso del capítulo, 463-464
- Vesícula biliar, 666f, 670, 670f
- Vesículas
- célula animal, 59f
 - célula vegetal, 60f
 - descripción, 57t, 66, 67t
 - membranas celulares, precursores de, 317-318
- Vesículas seminales, 796t, 797f, 799
- Vía biliar, 670, 670f
- Vibraciones, 477, 477f
- Victoria (reina de Inglaterra), 193f
- Vida en grupo, 484
- Vida, historia de la, 314-339
- desacuerdos acerca, 318
 - Estudio de caso, ADN antiguo, 314, 327, 328, 335, 337
 - evolución humana
 - cultura, desarrollo de, 336-337
 - género *Homo*, 320t, 331, 332f, 333-334, 333f, 334f
 - seres humanos modernos, 334-335, 334f, 335f, 336f
 - línea homínina, 330-331, 331f, 332f
 - primates, 330, 330f
 - tamaño del cerebro, 335-336
 - extinción, 320t, 328-329, 328r, 329f
 - organismos multicelulares tempranos, 320t, 323-324, 324f
 - organismos tempranos, 318-322, 318f, 320t, 321r, 321f, 322f
 - repaso del capítulo, 338-339
 - vida, comienzo de, 315-318, 315f, 316f, 317f
 - vida sobre tierra, 320t, 324-328, 325f, 326f, 327f
- Vida media, y datación de fósiles, 321r, 321f
- Vida sobre la Tierra, introducción a, 1-16
- descripción, 2-4, 2f, 3f, 4f
 - estudio de
 - niveles de, 7-8, 7f
 - panorama, 6
 - relaciones evolutivas, 2f, 8-9, 8f
 - Estudio de caso, fronteras de la vida, 1, 4, 6, 14-15, 14f
 - iluminación de, con conocimiento de biología, 14, 14f
 - repaso del capítulo, 15-156
- Vieiras, 435, 435f
- VIH. Véase Virus de inmunodeficiencia humana (VIH)
- Villarreal, Luis, 15
- Vino, 417-418
- Virchow, Rudolf, 53, 141, 206
- Virochip, 251
- Viroides, 365
- Viruela bovina, 708r
- Virus
- bacteriófagos, 200, 202r, 202f, 203f
 - definición, 362
 - estructura, 362-363, 363f

- Estudio de caso, 1, 4, 6, 14-15, 14f
formas, 362, 362f
ITS, 808-809r, 809f
pinocitosis, 87
replicación, 4
reproducción, 363-364, 363f, 364r, 364f
síntesis de, 14-15
tamaño, 362, 362f
transferencia de ADN entre especies, 238-239, 238f
virus mortales emergentes, 707r, 707f
- Virus de influenza, forma de, 362f
- Virus de inmunodeficiencia humana (VIH). *Véase también* Síndrome de inmunodeficiencia adquirida (sida)
células huésped, ataque a, 363, 364r, 364f
Estudio de caso, 1, 4, 6
ITS, 808r
mal funcionamiento del sistema inmunitario, 710, 710f
origen de, Estudio de caso, 340, 343, 349-350, 349f
placenta, que cruza, 828r
terapia génica, 253-254
VIH-1, 340, 349-350, 349f
VIH-2, 349-350, 349f
- Virus de inmunodeficiencia simiesca, 349-350, 349f
- Virus de la rabia, forma de, 362f
- Virus del papiloma humano (VPH), 711, 809r, 809f
- Virus de viruela, 14, 14f, 498
- Virus Ébola
Estudio de caso, 1, 4, 6
tratamiento con anticuerpos, 248
- Virus mosaico del tabaco, 362f
- Virus oncolíticos, 711
- Visión a color
ceguera al color, 188-189, 189f, 768
evolución primate, 330, 330f
- Visión binocular, 330, 330f, 768, 769f
- Visión, 551
- Vitamina A
arroz dorado, 255r
carotenoides, 112
fuentes, funciones y síntomas de deficiencia, 660t
olestra, 38r
suplementos, 255r
- Vitamina B₁ (tiamina), 660t
- Vitamina B₁₂, 360, 660, 660t
- Vitamina B₂ (riboflavina), 660t
- Vitamina B₃ (niacina), 659-660, 660f, 660t
- Vitamina B₅ (ácido pantoténico), 660t
- Vitamina B₆ (piridoxina), 660t
- Vitamina C, 275, 660t
- Vitamina D
color de piel, 171, 172
fuentes, funciones y síntomas de deficiencia, 660, 660t, 661f
olestra, 38r
osteoporosis, 787r
- Vitamina E, 38r, 660, 660t
- Vitamina K, 38r, 360, 660-661, 660t
- Vitaminas, 659-661, 660f, 660t, 661f
- Vitaminas solubles en agua, 659-660, 660f, 660t
- Vitaminas solubles en grasa, 660-661, 660t, 661f
- Volcán Pinatubo, erupción de, 550r, 550f
- Volcanes, 120, 550r, 550f
- Volicitina, 894, 894f
- Volta, Alessandro, 761
- Volvox, 380
- Vómito, 670
- Voz de la madre, y comportamiento de recién nacido, 485, 486f
- VPH (virus del papiloma humano), 711, 809r, 809f
- Vuelo, de insectos, 438, 439f
- W**
- Wakefield, Andrew, 708r
- Wallabies, 190f
- Wallace, Alfred Russel, 4, 264f, 266-267, 290
- Warner, Mark, 236
- Warren, J. Robin, 669r
- Washington, George, 708r
- Water Footprint Network, 588
- Watson, James, 4f, 201, 201f, 202r, 204, 204f
- Weinberg, Wilhelm, 284
- Weiwitschia mirabilis*, 393-394, 393f
- Went, Frits, 886-887r, 886f, 887f
- Widder, Edith, 436r
- Wilkins, Maurice, 201
- Wilson, H. V., 425
- Wimmer, Eckhard, 14-15
- Woese, Carl, 346
- World Wildlife Fund, 588, 598
- X**
- Xilema
funciones de, 385, 386f, 838t, 840, 840f
hojas, transporte en, 841f, 842
- Xilema primario, 843, 844f
- Xilema secundario, 844f, 845, 845f
- Y**
- Yema, 815
definición, 836f, 836
- Yema terminal, 843, 844f
- Yemas florales, 843
- Yemas laterales, 843, 844f
- Yersinia pestis*, 361
- Yeyuno, 670
- Yodo
fuentes, papeles y síntomas de deficiencia, 659, 659t
hipotiroidismo, 724
radiactivo, 30
- Yuca, 876-877, 876f
- Yunque, 762, 763f
- Z**
- Zánganos (abejas melíferas), 484
- Zarcillos, 846, 847f, 890, 890f
- Zarigüeya de Virginia, 462
- Zimov, Sergey, 572r
- ZMapp, 248
- Zona afótica de océanos, 574, 575f
- Zona de transición de corrientes y ríos, 573, 573f
- Zona fótica de océanos, 574, 575f
- Zona limnética en lagos, 571f, 572
- Zona litoral, 574, 575f
- Zona litoral en lagos, 571-572, 571f
- Zona pelúcida, 804-805, 804f
- Zona profunda en lagos, 571f, 572
- Zonas entre mareas, 574-575, 575f, 576f
- Zooplankton
biomas acuáticos, 572
cadenas tróficas, 536, 537f
niveles tróficos en ecosistemas, 539, 551, 552
- Zorrillos, 512, 517, 520f, 525
- Zorro de las Islas del Canal, 512, 517, 522, 525, 530
- Zorros rojos, 483f



Un joven búho boreal se posa en el borde de la cavidad donde salió del cascarón, listo para levantar el vuelo y comenzar una vida como depredador nocturno en los bosques septentrionales de la Tierra. Los bosques donde proliferan los búhos boreales también son hogar de castores, alces, lobos, lince, glotones y cientos de miles de millones de abetos y píceas.

El arte y la ciencia de plantear preguntas es la fuente de todo conocimiento.

—Thomas Berger

Con una tradición probada y efectiva para involucrar a los lectores con aplicaciones de la vida cotidiana, estudios de caso de gran interés y pedagogía basada en cuestionamientos, **Biología: La vida sobre la Tierra con Fisiología, décima edición** alienta una vida de descubrimiento y comprensión científica. Al conservar el estilo de presentación coloquial de pregunta y respuesta, que ha hecho del libro un *best seller*, la **décima edición** sigue incorporando Estudios de caso reales y relevantes a lo largo de cada capítulo junto con nuevos lineamientos, más extensos, para desarrollar las habilidades de pensamiento crítico y competencia científica. Lo más destacado de esta edición incluye:

- **¡NUEVO! Imágenes y fotografías mejoradas** aparecen a lo largo del texto e incluyen diagramas de proceso fáciles de seguir, con pasos señalados y un uso más claro del color para distinguir diferentes estructuras.
- **¡NUEVO! La organización del capítulo** ahora estudia la mitosis y la meiosis en capítulos separados para hacer que este material exigente sea más manejable tanto para estudiantes como para profesores.
- **¡NUEVO! Preguntas de “pensamiento crítico”** desafían a los lectores para que apliquen su conocimiento a la información presentada en una fotografía, imagen, gráfica o tabla.
- **¡NUEVO! Las preguntas “Evalúa esto”** presentan un breve y realista escenario de atención a la salud, y piden al lector evaluar la información antes de formarse una opinión o tomar una decisión.
- **¡NUEVO! Los ensayos “¿Cómo sabes eso?”** exploran el proceso del descubrimiento científico, el diseño de experimentos y las excitantes nuevas técnicas en biotecnología, a la vez que explican cómo los científicos saben lo que saben acerca de la biología.
- **¡NUEVO! Estudios de caso revisados por capítulo** estudian temas de interés reciente entre los biólogos, incluidos el descubrimiento del esqueleto del rey Ricardo III (Capítulo 8), la variabilidad genética entre las familias (Capítulo 10), y más.

Visítenos en:
www.pearsonenespañol.com

ISBN: 978-607-32-4151-9



9 786073 241519